

ANNALES

DU

JARDIN BOTANIQUE DE BUITENZORG.

VOLUME VII.

Mr 1-2

ANNALS

THE HISTORY OF THE

VOLUME VII

ANNALES
DU
JARDIN BOTANIQUE
DE
BUITENZORG,

PUBLIÉES PAR

M. LE DR. MELCHIOR TREUB,
Membre de l'Académie royale néerlandaise des sciences.
Directeur du Jardin.

VOLUME VII.



E. J. BRILL. — LEIDE.
1888.

TABLE DES MATIÈRES.

	Pag.
GOEBEL (K), Morphologische und Biologische Studien	1.
I. Ueber Epiphytische Farne und Muscineen	1.
Figurenerklärung	70.
II. Zur Keimungsgeschichte einiger Farne. (Hierzu Taf. X—XIII).	74.
Figurenerklärung	117.
III. Ueber den bau der Aehrchen und Blüten einiger Javanischer Cyperaceen (Hierzu Pl. XIV und XV).	120.
Figurenerklärung	139.
TREUB (M.), Etudes sur les Lycopodiées	141.
IV. Le prothalle du <i>Lycopodium salakense</i>	141.
V. Les prothalles des <i>Lycopodium carinatum</i> , <i>nummularifolium</i> et <i>Hippuris</i>	146.
Explication des planches	149.
VOIGT (Dr. Alb.), Untersuchungen über Bau und Entwicklung von Samen mit Ruminiertem Endosperm aus den Familien der Palmen, Myristicaceen und Anonaceen.	151.
Figurenerklärung	188.
TREUB (M.), Nouvelles recherches sur le <i>Myrmecodia</i> de Java (<i>Murmecodia Tuberosa</i> Beccari [non Jack])	191.
Explication des planches	211.
TREUB (M.), Notices sur la nouvelle flore de Krakatau	213.
EYKMAN (J. F.), Notes Phytochimiques	224.

MORPHOLOGISCHE UND BIOLOGISCHE STUDIEN

VON

K. GOEBEL.

I.

UEBER EPIPHYTISCHE FARNE UND MUSCINEEN ¹⁾.

1. FARNE.

A. *Polypodium*.

Zu den auffallendsten unter allen epiphytischen Farnen gehören eine Anzahl *Polypodium*-Arten. Fallen andere epiphytische Farne wie *Asplenium Nidus* auf durch die Stellung und riesige Entwicklung ihrer Blätter, so gibt doch z. B. *Polypodium Heracleum* in letzterer Beziehung wenig nach; ich fand bei Tjibodas Exemplare, deren Blätter eine Länge von beinahe 2 $\frac{1}{2}$ m (2,40 m) erreichten. Am meisten Aufmerksamkeit aber verdienen diejenigen *Polypodium*-formen, welche durch *zweierlei* Blattformen ausgezeichnet sind, so *Polypodium Willdenowii*, *rigidulum*, *quercifolium*. Der letzteren, häufigsten Art, widmet schon Eberhard Rumpf ²⁾ eine ausführliche Schilderung. Er hebt namentlich hervor, dass der kriechende Stamm des *Polypodium* so dicht mit einem Pelz röthlicher Spreuschuppen besetzt sei,

1) Ein kurzer Bericht über diese Untersuchung erschien in den Sitzungsber. der naturforschenden Gesellschaft zu Rostock 1886. (Meckl. Archiv Bd XL).

2) *Rumphius*. herbarium Amboinense VI. pag. 78.

dass man ein mit röthlichem Pelz versehenes Thier den Baumstamm hinauflaufen zu sehen glaube. Die zweierlei Blattformen bildet er ebenfalls ab, ohne sich indess über dieselbe eingehender zu äussern.

Die beiden Blattformen werden in Floren und den dürftigen, nur die Formverhältnisse kurz angehenden systematischen Beschreibungen als „fertile“ und „sterile“ unterschieden. Die ersteren sind langgestielt und tief fiederförmig eingeschnitten, sie erreichen ansehnliche Grösse (nicht selten 1 m und mehr). Die „sterilen“ dagegen sind ungestielt, viel kürzer, und sitzen dem Stamme mit breiter Basis auf (vgl. Fig. 1). Die Blattfläche springt über den Ansatzpunkt des Blattes beiderseits vor, und diese Ausbreitung der Blattbasis liegt beiderseits dem Farnstamm, oder dem Baum auf welchem letzterer wächst, dicht an, die Blattbasis ist also stark „herzförmig“. An ihrem Rande sind die „sterilen“ Blätter fiederförmig eingebuchtet. Auf ihrem Rücken sind dieselben convex gewölbt. Sie bilden durch ihre anliegende Basis und die eingekrümmten Seitenränder mit dem Stamm eine oben offene, unten (nicht wasserdicht) geschlossene Nische, und ich werde sie desshalb im Folgenden als „Nischenblätter“ bezeichnen. Sie besitzen recht starke, nach unten vorspringende Rippen, auf deren Funktion unten zurückzukommen sein wird. Auch Nektarien, auf welche ebenfalls später etwas näher eingegangen werden soll, finden sich auf diesen Blättern.

Die äusseren Gestaltunterschiede zwischen „fertilen“ und Nischenblättern sind nicht die einzigen, weitere Differenzen bestehen in der Färbung und Dauer. Die „fertilen“ Blätter sind intensiv grün nach einiger Zeit gehen sie zu Grunde, es bleibt nur die Blattspindel stehen, von welcher sich die Blattfläche abgelöst hat. Dies ist bei den Nischenblättern nicht der Fall. Ihre Blattfläche löst sich nicht ab, sondern geht sehr allmählich durch Verwitterung zu Grunde, zuerst natürlich das Blattparenchym während die Nerven als Gitterwerk nach längere Zeit stehen bleiben. Trotzdem die Blattspreite der Nischenblätter sehr viel länger erhalten bleibt, als die der „fertilen“ ist die Lebensdauer der ersteren doch eine sehr viel kürzere, als die

der letzteren. Sie sind nämlich nur kurze Zeit — die erste nach ihrer Entfaltung — grün, und erreichen auch dann nicht die tief grüne Färbung der „fertilen“ sondern haben ein, durch geringeren Chlorophyllgehalt bedingtes blass gelblich-grünes Aussehen und besitzen auch viel weniger Spaltöffnungen (auf derselben Fläche) als die fertilen. Sobald sie ausgewachsen sind, verlieren sie die grüne Farbe. Denn das Blattparenchym stirbt jetzt ab, das ganze Nischenblatt gewinnt nun die lederbraune Farbe, welche zusammen mit der äusseren Form die Aehnlichkeit mit einem todten Eichenblatte bedingt, nur dass letzteres viel kleiner ist, als ein kräftig ausgebildetes Nischenblatt. Die fertilen Blätter dagegen sind noch lange grün, wenn die zwischen ihnen stehenden, gleichalterigen oder jüngeren Nischenblätter ihre grüne Färbung längst verloren haben. Irgend welche Regelmässigkeit in der Aufeinanderfolge der beiden Blattformen findet übrigens nicht statt. Ein (von dem sich ebenso verhaltenden *Polyp. rigidulum* entnommenes) Beispiel mag dies veranschaulichen: acht Nischenblätter hintereinander, dann ein Laubblatt, drei Nischenblätter, ein Laubblatt, zwei Nischenblätter, ein Laubblatt, Nischenblatt, Laubblatt. Andererseits können auch mehrere Laubblätter hintereinander gebildet werden, jedenfalls aber überwiegen die Nischenblätter an Zahl.

Der gewöhnlichen Bezeichnung zu folge handelt es sich hier also um eine Differenz wie sie zwischen sterilen und fertilen Blättern bei vielen Farnen vorkommt, bei denen die Sporophylle abweichen von den Laubblättern. Ich erinnere nur an *Oncoclea*-Arten (z. B. *O. Struthiopteris* und *sensibilis*) an *Osmunda*, *Helminthostachys*, *Botrychium*, *Polybotrya aurita*. Nun muss es aber Bedenken erregen, dass in diesen Fällen eine Eigenthümlichkeit der Sporophylle die Reduktion des grünen Blattparenchyms zu sein pflegt. Das Sphorophyll von *Polybotrya aurita* ¹⁾ z. B. stellt fast nur das Gerippe eines Laubblattes dar. Bei dem oben geschilderten *Polypodium* dagegen

1) Ich fand diesen Farn in Menge bei Tjampea, an analoge Fälle bei europäischen Farnen z. B. *Osmunda*, *Botrychium*, brauche ich hier kaum zu erinnern.

haben ja gerade die „fertilen“ Blätter reichlichen Chlorophyllgehalt, die sterilen verlieren ihn früh und können bei der Assimilation keine in Betracht kommende Rolle spielen.

In der That ist denn auch die bisherige wesentlich wohl auf Betrachtung getrockneter Exemplare gegründete Auffassung unrichtig, es existirt bei den genannten Polypodium-Arten *keine* Differenz zwischen sterilen und fertilen Blättern, beide sind vielmehr ganz gleichgestaltet, und beide sind grüne Laubblätter; es tritt mit der Sporangienbildung hier ebensowenig eine abweichende Ausbildung derselben ein, als bei Polypodium vulgare und anderen Polypodium-Arten. Dass dem so ist, ergibt sich schon daraus, dass die Heterophyllie schon in einem Stadium der Keimpflanze auftritt, in welchem die letztere nach lange nicht im Stande ist, Sporangien zu produciren. Die Nischenblätter dürfen also nicht schlechtweg als die „sterilen“ bezeichnet werden, vielmehr haben wir es hier zu thun mit einer innerhalb der *vegetativen* Region aufgetretenen Differenzirung der Blätter, welche begründet ist in ihrer verschiedenen biologischen Bedeutung. Und zwar ist die der Nischenblätter die, dass sie dienen *zum Ansammeln von Humus*. Verschiedene Epiphyten haben Einrichtungen, welche es ihnen ermöglichen sich auf den von ihnen bewohnten Bäumen selbst einen Boden zu schaffen. Ich erinnere, unter Hinweis auf A. F. W. Schimpers ¹⁾ interessante Schilderungen hier nur an den Blatttrichter von Asplenium Nidus ²⁾, welches dadurch, wie ich mich in den Gebirgswäldern am Gedéh überzeugen konnte im Stande ist selbst auf dünnen Lianen, wo ihm also sonst kein „Boden“ zur Verfügung steht, bedeutende Grösse zu erreichen, ferner an die Wurzelnester vieler epiphytischen Orchideen. Dass die Nischenblätter der genannten Polypodium-Arten zu derselben Funktion vorzüglich angepasst sind, lässt sich leicht durch direkte Beob-

1) A. F. W. Schimper, über Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. Bot. Centralblatt XVII Bd (1884) pag. 192 ff.

2) Wächst Asplenium Nidus auf der Erde, so kommt es, wie ich wiederholt beobachten konnte, allmählich auf einen keinen durch die fortgesetzte Humusansammlung im Blatttrichter und die Vernitterung der unteren Blätter entstehen.

achtung feststellen. Es sammeln sich in die Nischen herabgefallene und hineingeschwemmte Blätter, Zweigfragmente und anderer Detritus, aus dessen Verwitterung bald Humus hervorgeht, der nun nach allen Seiten hin von den aus dem Farnstamm hervortretenden Wurzeln durchwuchert wird. Zusammengehalten wird die Humusansammlung zunächst durch das Nischenblatt, später nur durch das starke Rippenwerk desselben. Und zwar tritt Humussammlung ein, in welcher Richtung auch der Farnstamm auf der Unterlage wächst. Der kriechende Farnstamm selbst scheint gar nicht, oder doch nur wenig geotropisch empfindlich zu sein. Wenigstens habe ich öfters horizontal an Baumstämmen wachsende Polypodiumstämme, gelegentlich auch mit der Spitze nach abwärts gekehrte, und so, ohne geotropische Aufwärtskrümmung, weiterwachsende beobachtet. Die Nischenblätter aber besitzen einem ausgeprägten negativen Geotropismus, sie krümmen sich, in welcher Richtung der sie tragende Farnstamm auch wachsen mag, so lange nach oben, bis sie mit dem Substrat eine nach oben offene Nische gebildet haben. Dass dann die Wurzeln ebenfalls dazu dienen, den Humus zusammenzuhalten bedarf keiner Erwähnung.

Ebenso wie *Asplenium Nidus* nur durch die Humusansammlung in seinem Blatttrichter es ermöglicht so bedeutende Dimensionen zu erreichen¹⁾, beruht auch bei *Polypodium quercifolium* und den verwandten Farnen die massige Entwicklung des Vegetationskörpers auf dem Vorhandensein der oben nachgewiesenen, hier *nur* dieser Funktion dienenden, humusansammelnden Nischenblätter. Die von den letztern gesammelten Humusmassen sind oft sehr beträchtlich. Am schönsten konnte ich mich davon überzeugen an der Bai von Palaboehan-Ratoe (Wjinkoobsbai) an der Südküste von Java. Dort befindet sich, westlich von dem genannten Dorfe längs des Strandes eine Anzahl von prachtvollen, grossen Exemplaren von *Calophyllum Inophyllum*. Die Stämme und Aeste dieser Bäume sind von

1) Solche Epiphyten, welche nur in *vorher* schon vorhandenen Humusansammlungen vegetieren können, bleiben hier natürlich ausser Betracht.

Polypodium quercifolium und *rigidulum* so dicht bedeckt, dass ihre Oberfläche gar nicht mehr zu sehen ist. Vermöge der hunderte von Nischenblättern klettern die kriechenden *Polypodium*-stämme also viele Meter weit hinauf. Die Nischenblätter erreichen bei diesen alten, kräftigen Exemplaren bedeutende Dimensionen, eines der kleineren besass z. B. eine grösste Länge von 22 cm, eine grösste Breite von 20 cm.

In der Nähe desselben Standortes wächst auch *Polypodium propinquum* 1). Dieser Farn sammelt die Humusmassen zu collossalen, weit über den Ast, auf welchen er wächst hervorragenden Polster. Die Nischenblätter sammeln hier nämlich nicht einzeln, sondern mehrere zusammen Humus an, wie dies bei *horizontal* wachsenden *Pol. quercifolium* mit dicht neben einanderstehenden Nischenblättern ebenfalls vorkommt, und unten auch für *P. Heracleum* anzuführen sein wird.

Es sei hier noch angeführt, dass die genannten *Polypodium*-Arten (wie wohl alle epiphytische Farne) auch in der Erde wachsen können, obwohl dies in der Natur selten der Fall ist. Andererseits befähigen sie ihre Nischenblätter auch auf Stämmen zu wachsen, die sonst nur selten Epiphyten tragen. So z. B. auf dem dünnen glatten Stamm der Betelpalme 2), auf welchem ich gelegentlich *Polyp. quercifolium* wachsend fand. Auf dem hintern, verwitternden Ende des Farnstammes hatten sich dann *Vittaria* und *Moose* angesiedelt, welche auf dem *Arecastamme* selbst nicht wachsen konnten.

Sehen wir bei *Polypodium quercifolium*, *rigidulum* und *propinquum* (wenigstens in dem hier allein berücksichtigten er-

1) Da ich kein Vergleichsmaterial besitze, so vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben, ob die in Palaboehan gesammelte Form wirklich *P. propinquum* ist. Jedenfalls steht sie demselben sehr nahe. Sie unterscheidet sich von den Beschreibung des letzteren bei Beddome (Handbook to the ferns of british India pag. 339) und dessen Figur durch die Nervatur. Die Fiederblättchen sind gezähnt, und sitzen der Blattspindel auf (der Blatt ist also wirklich gefiedert, nicht wie bei *P. quercifolium* etc. nar fiederschnittig,) zu beiden Seiten der Mittelrippe verläuft in den Fiederblättchen ein, offenbar aus Stücken verschiedener Nerven zusammengesetzter Nerv, von dem weitere Nerven abgehen. Die Sori stehen in je einer Reihe parallel der Mittelrippe.

2) Dagegen finden sich auf *Arenga saccharifera*, deren stehenbleibende Blattbasen Humusansammlungen ermöglichen, stets zahlreiche Epiphyten.

wachsenen Zustand) Laubblätter und Nischenblätter in Form und Funktion scharf von einander getrennt, so sind bei *Polypodium Heracleum* beide Funktionen in einer, natürlich Laubblattcharakter tragenden, Blattform vereinigt. Die, wie oben angeführt, sehr bedeutende Dimensionen erreichenden Blätter stehen in zwei Reihen auf dem Rücken des Stammes, der auch hier dicht mit Spreuschuppen bedeckt ist. An einem 3,5 cm breiten, 2,6 cm hohen Stamm betrug der seitliche Abstand zweier auf ein anderfolgende Blätter nur 1,2 cm, der von der Flanke fast 2 cm. Daraus geht der ausgesprochen dorsiventrale Charakter des Farnstammes hervor. Auffallend ist der Mangel an Sklerenchym im Gewebe desselben, es schneidet sich wie eine Rübe. Das saftige Parenchym ist jedenfalls in erster Linie hier Wasserspeicher¹⁾ (ebenso bei *Polyp. quercifolium* obwohl es nicht ausschliesslich dieser Funktion dient) wie das unten zu beschreibende Wassergewebe von *Polyp. sinuosum* und *patelliferum*, man findet, namentlich in den peripherischen Theilen in den Zellen auch Stärke, die übrigens auch in dem Sklerenchymmantel der *Trichomanes*stämmchen auftritt.

Wichtig ist, dass auch hier die Blattrippen, ebenso wie in den Nischenblättern von *Polyp. quercifolium* sehr fest gebaut sind. Sie besitzen einen Sklerenchymmantel, der an einigen Stellen unterbrochen ist durch Streifen von intercellularraumreichem Gewebe, oberhalb dessen allein sich auch die Spaltöffnungen befinden. Vermöge seiner, der der „Nischenblätter“ entsprechenden Basis kann also hier jedes Laubblatt eine humussammelnde Nische bilden, in welcher auch lange nach dem Verwittern des Mesophylls die Blattrippen den Humus zusammenhalten²⁾. Häufiger indess beobachtete ich, dass die Blätter eines Farnstam-

1) Welch grosse Wassermengen derselbe enthalten kann ergibt sich aus der Dicke des Stammes. Ich mass bei *Tjibodas* solche, die 6,2 cm breit, 5,3 cm hoch waren. Beim Austrocknen schrumpfen sie auf einen kleinen Bruchtheil ihres Volumens zusammen. Dass der dichte Haarpelz hier wie bei *P. quercifolium* die Transpiration herabsetzen muss, braucht kaum erwähnt zu werden, da seine Bedeutung gerade bei den wasserreichen Stämmen dieser Epiphyten besonders einleuchtet.

2) Bei *Asplenium Nidus* ist es ganz anders. Hier hängen die alten vertrockneten Blätter schlaff herab, sie besitzen nicht den festen Gitter-Rippenbau der Blätter von *P. quercifolium*, *Heracleum* u. a., deren Nervatur ich als bekannt voraussetze.

mes zusammen die Aussenwand einer Gesamtnische bildeten, deren Innenwand durch die Rinde des Baumstammes gebildet wird. Denken wir uns einen Stamm von *Polypodium Heracleum* horizontal auf einem Baumstamm wachsen, die Internodien wenig gestreckt, und die Blattrihe (resp. die zwei einander sehr genäherten Reihen), nach aussen gekehrt so leuchtet ein, dass vermöge der Form der Blätter *eine* grosse Nische zu Stande kommen muss. Sobald sich in derselben Humus gesammelt hat, entwickeln sich auch auf der Oberseite des Farnstammes (ohne Zweifel in Folge von Feuchtigkeit und Verdunklung) Wurzeln, die vorher nur auf der Unterseite vorhanden waren. Der Weg den der Epiphyt auf dem Baum zurückgelegt hat, wird dann auch in der verwitterten hinteren Partie des ersteren bezeichnet durch die dicken von Wurzeln durchzogenen Humusmassen, die weit über die Stammoberfläche vorstehen. Besonders auffallend ist dies dann, wenn, wie dies öfters beobachtet wurde, das *Polypodium* den Stamm nicht horizontal sondern in einer Schraubenlinie umwächst. Dann bildet die in der Nische gesammelte Humusmasse nach der Verwitterung der Blätter eine den Stamm umlaufende Wendeltreppe. Es wurde oben schon erwähnt, dass auch bei den mit „Nischenblättern“ (im engeren Sinne) versehenen *Polypodium*arten die Bildung einer Gesamtnische vorkommt, und in dieser werden dann ganz unglaubliche Humusmassen gesammelt.

Haben wir in den Blättern von *Pol. Heracleum* (und, wenn gleich in etwas schwächerem Grade), *P. musaeifolium*) eine Form vor uns, welche diejenige der Laubblätter von *P. quercifolium* durch äussere Gliederung und Chlorophyllgehalt mit derjenigen der Nischenblätter (durch ihre Basis) vereinigt, so drängt sich unwillkürlich die Frage nach der phylogenetischen Entwicklung der merkwürdigen Heterophyllie von *Polyp. quercifolium* und andern auf. Es war mir desshalb von Werth die Blattbildung der Keimpflanzen der genannten Farne zu untersuchen aus Gründen, welche ich anderwärts dargelegt ¹⁾ habe. Von *Polyp.*

1) Vergleichende Entwicklungsgesch. der Pflanzenorgane pag. 252 in Schenk, Handbuch der Bot. III Bd.

Heracleum fand ich keine hinreichend jungen Keimpflanzen¹⁾, von Polyp. quercifolium konnte ich dagegen eine grössere Anzahl verschieden alter Keimlinge bei Palaboehan-Ratoe sammeln. Die jüngsten derselben besaßen 4 mm lange Blättchen von spatelförmiger Gestalt, d. h. die Blattspreite war nach unten hin in den Blattstiel verschmälert (vergl. die unteren Blättern des in Fig. 2 dargestellten schon etwas älteren Keimpflanze) von den charakteristischen Maschen der Nervatur war erst *eine* Reihe (die am Mittelnerv) vorhanden, und zwar auf jeder Seite der Nerven nur drei oder vier Maschen. Bei älteren Keimpflanzen haben die Blätter dieselbe Form, nur dass sie grösser sind, sie sind aber noch alle gleichgestaltet. Die Trennung der beiden Blattformen geschieht noch ehe dieselben irgend welche äussere Gliederung erreicht haben, und zwar erfolgt die Trennung ganz allmählich. Die wichtigsten Uebergangsformen seien hier kurz geschildert.

An einzelnen Blättern findet die Verschmälerung der Blattspreite nach unten (wo sie dann nur noch als schmaler Saum des Blattstiels erscheint) nicht allmählich statt, es erscheint die Blattbasis gegen den Stiel etwas schärfer abgesetzt, der Winkel den man erhält, wenn man sich den untern Theil der Blattrandes von geraden, einander schneidenden Linien begränzt denkt, wird grösser (Vergl. das *oberste* Blatt in Fig. 2. und das mit a bezeichnete in Fig. 3.) sowie das unterste, nur noch in den den Blattrippen vorhandene in Fig. 4.). Schon diese Blätter sind manchmal etwas kürzer als die andern, im Uebrigen ihnen ganz gleichgestaltet. Der oben erwähnte Winkel wird bei andern Blättern noch grösser, er nähert sich 180° (zwei Blätter der Art finden sich an der in Fig. 3 dargestellten Keimpflanze) weiterhin beginnt die Blattbasis herzförmig zu

1) Die Blattbildung derselben ist kurz erwähnt bei L. Klein, Bau und Verzweigung einiger dorsiventral gebauter Polypodiaceen Nova acta Bd. XLII Nro 7. pag. 346. Es treten offenbar ganz ähnliche Verhältnisse ein, wie bei P. quercif. Klein sagt von den Primärblättern »endlich waren die Blätter gestielt, und die Lamina verlief mit einem schmalen Flügel nach unten allmählich in den Petiolus" — (Bei später auftretenden) »Blättern lief die Lamina dagegen schon bis zum Rhizom herab", die Blätter sassèn mit schmal herzförmiger Basis."

werden (das oberste Blatt in Fig. 4.) während der Stiel sich immer mehr verkürzt. Die Blätter — welche nun schon in ihrer Basis deutlich den Uebergang zur Nischenblattbildung zeigen, stimmen aber mit den andern in ihrer Umrissform immer noch überein; es fanden sich solche Blätter, welche eine Länge von 17 cm, eine Breite von $2\frac{1}{2}$ cm besaßen. Sie haben jetzt die Form, welche den Blättern von Polyp. *Heracleum* Zeitlebens zukommt. Denn auch sie vereinigen jetzt noch Laubblatt- und Nischenblattcharakter, und stimmen überein mit den bei der Keimung von Pol. *Heracleum* auftretenden Blattformen. Noch an viel älteren Keimpflanzen dieser Art sind die Blätter nicht, wie später fiederschnittig, sondern am Rande nur leicht gewellt, eine dichotome Verzweigung der Primärblätter tritt hier, wie auch bei einigen andern von mir daraufhin untersuchten Polypodiumarten nicht auf.

Später verkürzen sich bei *P. quercifolium* die Blätter mit Nischenbasis, und es verbreitert sich die letztere (Fig. 5.) und es treten nun bei ihnen, wie bei den Laubblättern Verzweigungen am Rande auf. Zunächst aber findet noch, auch schon nachdem ziemlich scharf ausgeprägte Nischenblätter vorhanden sind, ein Schwanken zwischen beiderlei Blattformen, das Auftreten zahlreicher Mittelformen, welche bald nach der einen, bald nach der andern Seite hin gravitiren, statt. Es finden sich also gefiederte Laubblätter mit Nischenbasis, und andererseits Nischenblätter die in ihrem obern Theil Laubblattcharakter haben. Derartige Mittelformen sind, ebenso wie die oben geschilderten Primärblätter, dauernd grün. Bei ganz alten Exemplaren finden sich keine Uebergänge mehr, bei ihnen ist die Differenz eine feste geworden. Diese Keimungserscheinungen geben uns, wie mir scheint, die Möglichkeit einer Vorstellung über das Zustande kommen der Heterophyllie. Die ursprüngliche Blattform ist wohl die, welche — entsprechend derjenigen anderer Polypodium-Arten die *Laubblätter* von *P. quercifolium* zeigen, die ihrerseits höchst wahrscheinlich aus einfachen, nicht gefiederten hervorgiengen. Jedenfalls haben wir auszugehen von *gestielten* Laubblättern, wie sie auch bei der Keimung auftreten.

Später bildeten sich sowohl bei *P. quercifolium* (und Verwandten) als bei *P. Heracleum* *Laubblätter* mit verkürztem Stiel und verbreiteter Basis, Blattformen die bei beiden Arten übereinstimmende Gestaltung gehabt haben mögen, bei *P. Heracleum* aber in späteren Entwicklungsstufen ausschliesslich, bei *P. quercifolium* im Wechsel mit anders gestalteten, gestielten Laubblättern auftreten. Der weitere Schritt ist dann der, dass die Nischenblätter den Laubblattcharakter, welchen sie der obigen Annahme zufolge auch im späteren Lebensalter der Pflanze besaßen, verloren, und so sich scharf von den Laubblättern sonderten. Die Keimpflanzen aber zeigen uns diese Nischenblätter mit Laubblattcharakter auch bei *P. quercifolium* noch und ebenso das Schwanken die Uebergänge zwischen beiden Blattformen.

Es sei hier beiläufig bemerkt, dass Nischenblätter nicht nur bei Farnen vorkommen. Ich beobachtete sie in ganz ausgezeichneter Weise bei einer im Buitenzorger Garten cultivirten epiphytischen Orchidee, welche die Bezeichnung „*Bolbophyllum*, *Beccari*, *Borneo*“ trägt. Der Stamm derselben ist dem Baumstamme dicht angedrängt, er trägt Laubblätter, welche in deutlichster Weise zugleich als Nischenblätter ausgebildet sind. Sie sind von steifer Textur und auf dem Rücken convex gekrümmt, an ihrer Basis befindet sich ein kleiner „*bulbus*“. Mit dem Stamm auf welchen *Bolbophyllum* wächst, bildet die Längsachse der Blattes einen Winkel von etwa 45° und da der untere Theil der eingekrümmten Blattränder den Stamm berührt, entsteht eine ziemlich grosse und tiefe Nische. Humusansammlung und Durchwachsung derselben durch neugebildete Wurzeln erfolgt ebenso wie bei *P. quercifolium*. Gliedert sich dann später das Blatt von seiner stehenbleibenden Basalpartie ab, so kann man die Stelle, an der es sich befand, schon von Weitem an der, consolenförmig vom Baumstamm abstehenden und mit Wurzelgeflecht durchzogenen Humusmasse erkennen. In den älteren dieser Humusmassen sind die Wurzeln vertrocknet, was ja nach Entfernung der schützenden Nischenwand natürlich leicht geschehen kann.

B. *Platynerium*.

Kehren wir zu den Farnen zurück, so ist den oben zuerst erwähnten Polypodium-Arten die Gattung *Platynerium* insofern an die Seite zu stellen, als auch sie Formen aufweist, welche ebenso durch ihre Heterophyllie wie ihre grossen Dimensionen auffallen ¹⁾. Auch hier handelt es sich nicht um eine Differenz zwischen sterilen und fertilen Blättern, sondern um eine Arbeitstheilung innerhalb der vegetativen Region, welche demgemäss auch lange vor der Sporangienbildung auftritt, ebenso wie bei *Polyp. quercifolium*.

Platyc. aleicorne besitzt bekanntlich zwei, auffallend von einander verschiedene Blattformen. Die eine, davon liegt dem Substrat dicht an, und bedeckt bei grösseren Exemplaren ein bedeutendes Areal. Diese Blätter sind ungestielt nierenförmig, ungegliedert (resp. am Rande nur schwach eingekerbt). Die zweite Blattform dagegen stellen die für *Platynerium* charakteristischen hirschgeweihförmig (aber in *Einer* Ebene) verzweigten mit schmaler stielförmiger Basis versehenen Blätter dar. Die Verschiedenheit in der Blattform tritt an der Keimpflanze schon *vor* der Verzweigung der Blätter auf. Die ungestielten Blätter seien im Folgenden kurz als Mantelblätter bezeichnet. Sie schmiegen sich, wie namentlich auch bei der Topfkultur deutlich hervortritt, allen Unebenheiten des Substrats an, wie ein dem letzteren aufgeklatschter nasser Lappen. Ein über den Topfrand herausgewachsener Theil des Mantelblattes legt sich der Aussenfläche der ersteren dicht an, macht also mit dem horizontalen Theil des Blattes einen Winkel von ca 90°. Diese und andere Thatsachen, die hier zu beschreiben überflüssig wäre, zeigen, dass die Unterseite der Mantelblattes reizbar sein muss für Kontakt, es treten die genannten Wachsthumerscheinungen auch dann auf, wenn es sich nicht um negativen Heliotropismus handeln kann.

Bei *Platynerium grande* haben die Mantelblätter viel mehr

1) Riesige Exemplare beobachtete ich z. B. auf Pulu Penang (nahe der Küste von Malakka) in der Nähe der Wasserfalls.

Aehnlichkeit mit den Laubblättern als bei *Pl. alcornae*, nur ihr unterer Theil ist dem Substrate angeschmiegt, der obere schief aufgerichtet und verzweigt. Der Anlage nach stimmen sie ganz mit den Mantelblättern von *Pl. alcornae* überein, da sie anfangs wie diese dem Substrat angedrückte nierenförmige Platten sind, deren nach oben eingebogener Rand die charakteristische Knospenlage des Farnblattes andeutet. Der obere, verzweigte laubblattähnlich ausgebildete Theil tritt erst später auf. Die eigentlichen Laubblätter besitzen auch hier eine schmale Basis. Ein Segment des hängenden Laubblattes verbreitert sich bekanntlich, wenn es fertil wird, sehr bedeutend, und breitet sich horizontal schirmförmig aus. Bei einem relativ kleinen Exemplare des Buitenzorger Gartens war das fertile Segment vorne 62 hinten 50 cm breit.

Was die Funktion der Mantelblätter betrifft, so liegt ein Theil derselben auf der Hand. Schon Hofmeister¹⁾ sagt. „Es ist unschwer zu vermuthen, welche Rolle die zurückgekrümmten dicken Wedel in der Oekonomie unserer Pflanze spielen mögen: sie hindern das Austrocknen des Standorts. Ihre dichte Umhüllung macht das von ihnen bewohnte Rindenstück des Baumstamms auf welchen der Farn wächst, zum Feuchtigkeitsbehälter“. Dies ist in der That der Fall, unter den Mantelblättern (deren Bezeichnung ihre schützende Funktion ausdrücken soll) entwickelt sich das Wurzelsystem. In viel kleinerem Masse findet sich ein ähnliches Verhältniss bei der *Asclepiadee Conchophyllum imbricatum* Bl.²⁾, unter deren Schildkröten-panzerähnlichen Blättern sich die Adventivwurzeln des Stammes entwickeln; die Mantelblätter von *Platyserium alcornae* bedingen aber ausserdem noch eine starke Humusanhäufung, zahlreiche Blätter liegen wie die eines Buches übereinander³⁾. Von diesen Blättern ist nur das oberste lebendig, die andern vermodern und bilden so von zahlreichen Wurzeln durchzogene Humuslagen;

1) Beitr. zur Kenntniss der Gefässkryptogamen II pag. 654. (Abh. der K. S. Ges. d. W. V.).

2) Abbildung bei Beccari Malesia Vol. II. Tav. LX.

3) Bei Topfpflanzen kann dies Verhältniss nicht zur Genüge hervortreten.

die Lebensdauer der Mantelblätter ist eine relativ kurze. Der aufgerichtete Theil des Mantelblattes von *Pl. grande* funktionirt ausserdem noch als Nischenblatt, selbstverständlich zugleich auch als assimilirendes Laubblatt, während in den Mantelblättern von *Pl. alcornu* der Chlorophyllgehalt den Laubblättern gegenüber offenbar ein recht geringer ist. Ausserdem aber sind die Mantelblätter zugleich auch Wasserspeicher. Dies tritt am Auffallendsten hervor bei *Platyserium grande*, wo die zwei Theile des Mantelblattes sich schon durch ihre Dicke auffallend unterscheiden. Während nämlich der obere, mit Laubblattcharakter versehene Theil (welcher mit den Laubblättern auch in seinem Bau übereinstimmt) eine Dicke von noch nicht 1 mm besitzt, betrug an der Anheftungstelle eines Mantelblattes die Dicke desselben 14 mm. Es finden sich folgende Gewebeschichten¹⁾: zu oberst chlorophyllführendes Gewebe, darunter eine Zone, welche durch ihre ziemlich grossen, luftführenden Inter-cellularräume weiss erscheint. Beide zusammen sind etwa $\frac{1}{2}$ mm dick, der ganze übrige Theil der Blattes wird (abgesehen von der Epidermis der Blattunterseite) von einem sehr wasserreichen Gewebe eingenommen. Es macht einen fast gallertigen Eindruck (obwohl keine Schleimbildung auftritt) und zwar schliesse ich aus diesem Aussehen dass die (auch hier vorhandenen) Inter-cellularräume mit Wasser injicirt sind. Jedenfalls genügt ein leichter Druck um Wasser hervorzupressen. In diesem Gewebe verlaufen Auszweigungen der Gefässbündel, die mit einer Schicht lufthaltigen Gewebes überzogen sind.

Ganz dasselbe gilt für die Mantelblätter von *Pl. alcornu*, und es kann, wie ich glaube, keinem Zweifel unterliegen, dass das in den angeschwollenen unteren Partien der Mantelblätter enthaltene Wasser hier ebenso einen Reservestoff vorstellt, wie das in den rübenförmigen, weichen Stämmen von *Polypodium quercifolium* und *Heracleum* aufgespeicherte. Weitere Beispiele werden unten anzuführen sein. Die Frage nach der phylogene-

1) Auf Einzelheiten des anatomischen Baus, soll hier ebensowenig eingegangen werden, als auf die Nervaturverhältnisse.

tischen Entstehung dieser Mantelblätter ist eine naheliegende, speciell die, ob die Entwicklung derselben etwa bei allen *Platyterium*-formen ursprünglich dieselbe gewesen sei, und ob dann *Pl. alciorne* oder *Pl. grande* die ursprünglichere Form der Mantelblätter besitze. Denn dass die letzteren eine sekundär entstandene „Anpassung“ darstellen, kann doch wohl nicht bezweifelt werden. Vielleicht würde die Untersuchung der Primärblätter von *Pl. grande* (welche möglicherweise dieselbe Form haben, wie sie den „erwachsenen“ Mantelblättern von *Pl. alciorne* zukommt, einiges Licht auf diese Frage werfen, diejenigen von *Pl. alciorne* bieten hierfür kaum Anhaltspunkte¹⁾ das erste Blatt (in meinen Kulturen zuweilen eine Anzahl folgender) ist aufgerichtet, von spatelförmigem Umriss. Dann folgen sofort kleine Mantelblätter, (welche bei den reichlich gebildeten Adventivknospen auf Blättern und Wurzeln an älteren Pflanzen sogar zuerst aufzutreten pflegen), oder bilden sich zunächst nur gestielte Blätter in grösserer Zahl. Erwähnt sei noch dass auch die Mantelblätter von *Pl. alciorne* zuweilen Ansätze zu Verzweigungen erkennen lassen, und sich dadurch denen von *Pl. grande* nähern.

Im Anschluss an die oben erwähnten „Wasserspeicher“ im Stamm einiger *Polypodium*-Arten und in den Mantelblättern von *Platyterium* seien hier noch einige analoge Thatsachen bei andern epiphytischen Farnen angeführt. Einige derselben besitzen „fleischige“ Blätter, wie sie den Succulenten zukommen. So z. B. *Drymoglossum*, ein besonderes „Wassergewebe“ wie es sich in den Blättern von *Niphobolus carnosus* und *Gymnogramme caudiformis* unter der Epidermis der Blattoberseite findet, ist hier nicht vorhanden; möglicherweise mag der schleimige Inhalt der Zellen mit der Wasserspeicherung in Beziehung stehen. Wie in den Blättern das Wasser bald in gewöhnlichen Chlorophyllzellen, bald in solchen die nur nach einen sehr dünnen, Protoplasmakörper ohne Chlorophyllkörper besitzen (also ausschliesslich oder doch ganz vorzugsweise als Wasserzellen ausgebildet sind) sich findet, so auch in den durch reichen Was-

1) Vgl. Hofmeister a. a. O. p. 653.

sergehalt ausgezeichneten Stämmen. In den oben erwähnten Fällen ist ein besonderes wasserspeicherndes Gewebe in den Stämmen nicht vorhanden. Dagegen fand ich ein solches in ungemein auffallender Ausbildung bei zwei in mehr als einer Beziehung merkwürdigen epiphytischen Farnen: *Polypodium sinuosum* und *Polypodium patelliferum* Burck. Letzteres verdanke ich in colossalen Exemplaren der Freundlichkeit des Herrn Dr. Burck, ersteres fand ich am 24. Januar 1886 am Gunung Pantjar, als ich an dem von Forbes entdeckten Standort ¹⁾ *Myrmecodia* und *Hydnophytum* sammelte. Wie diese Rubiaceen ist auch *P. sinuosum* eine „Ameisenpflanze“. In den, unten zu beschreibenden Höhlungen des Stammes, der dicht angedrückt auf Baumstämmen lebt, halten sich eine Menge kleiner rother wahrscheinlich mit denen, die in den Myrmecodienknollen wohnen, identischer Ameisen auf. Die Höhlungen der Stammes (vgl. Fig. 102 u. 103) sind braun ausgekleidet, und nehmen den grössten Theil des Stammes in Anspruch. Es sind zweierlei Höhlen zu unterscheiden: die Centralhöhle und die zu den Blattbasen in Beziehung stehenden. Diese Blattbasen sind eigenthümlich organisirt. Das Blatt gliedert sich nicht direkt vom Stamm ab, sondern von einem zitzenförmigen Vorsprung desselben. Dieser ist ebenso wie die Stammoberfläche selbst bekleidet mit charakteristischen schildförmigen Schuppen, dieselben sind innen schwärzlich, nach aussen geht die Farbe in ein dunkles, allmählich heller abgetöntes Braun über, der Rand ist weiss. Am Vegetationspunkt stehen diese Schuppen dicht gedrängt und theilweise übereinander liegend, durch das Längenwachsthum des Stammes werden diese biologisch dem Schuppenpelz von *Polypod. quercifolium* entsprechenden Schuppen auseinandergedrückt. In der oben erwähnten stehen bleibenden Blattbasis (resp. dem zitzenförmigen Stammfortsatz) geht die Höhle bis nahe an die Spitze, und verläuft dann im Stamme eine ziemliche Strecke weit (vgl. Fig. 103) nach hinten (zuweilen auch etwas nach vorne) um schliesslich blind zu endigen. Sie stehen aber mit

1) Forbes, a naturalists wanderings in the eastern Archipelago pag. 79.

der Centralhöhle, durch eine etwas unterhalb der Blattbasis gelegene Oeffnung in Verbindung. Diese Oeffnung ist ziemlich gross (Länge in einem Fall 1 cm, Breite 2,5 mm). Die von der Blattbasis ausgehende Höhle ist durch eine leichte Hervorwölbung auch äusserlich meist kenntlich; ihre Länge hängt ab von der Intensität des Längenwachsthums des Stammes, sie beträgt oft mehrere cm, und ist bei kümmerlich gewachsenen Sprossen entsprechend kleiner. Da die Blätter in zwei, der Oberseite etwas genäherten, Reihen stehen, findet sich hier also eine Centralhöhle mit zwei Reihen von Seitenkammern. Nach hinten hin, wo der Stamm abgestorben ist, ist die Centralhöhle offen. Ausserdem finden sich auch durch die Ameisen selbst gemachte Oeffnungen, die sich als solche leicht durch unregelmässige Begrenzung, abgenagte Gefässbündel etc. zu erkennen geben. Sie sind nicht an allen Stämmen vorhanden und treten, wie nicht zu verwundern ist, in wechselnder Zahl auf. Als Beispiel sei hier nur angeführt, dass an einem 38 cm langen Stammstück drei solcher Ausführungsgänge vorhanden waren, einer auf der Unterseite, zwei auf den Flanken, bei einem andern Stamm wurden auf eine Strecke von $3\frac{1}{2}$ cm 3 Löcher auf der Unterseite beobachtet; nur einmal fand ich an einem Farnstamm auch auf der Oberseite ein Loch.

Ganz ähnlich verhält sich *Polyp. patelliferum* ¹⁾. Wie Burck beschrieben hat, bilden die dicht an einander und übereinanderliegenden verzweigten Rhizome dieser Pflanze Krusten um Stämme (ich sah solche von $c\approx 1\frac{1}{2}$ m Länge und Durchmesser) die von zahlreichen Ameisen bewohnt sind. Die bläulich grüne Farbe rührt wohl von einem Wachsüberzug her, der hier statt der fehlenden Schuppen die Transpiration heruntersetzt. Ein Querschnitt durch den Stamm zeigt hier gewöhnlich drei Höhlen (Fig. 104) die Centralhöhle und zwei Blatthöhlen. Dies rührt davon her, dass die Blätter hier nicht soweit auseinander stehen, wie bei *Polypodium sinuosum*, und dass die unterhalb der Blat-

1) Vgl. Burck, contributions to the Fern-Flora of Borneo. Diese Annales IV. pag. 88 speciell pag. 96 und die Abbildung auf Tafel VII.

insertion befindliche Höhle sich auch mehr nach *vorne* (gegen den Stammvegetationspunkt hin) erstreckt, als bei *Polyp. sinuosum*.

Die Entstehung der Hohlräume ist bei beiden Farnen dieselbe, sie sei an *P. sinuosum* geschildert.

Die beschriebenen Höhlungen kommen zu Stande durch Absterben eines sehr entwickelten *Wassergewebe's*. Dasselbe ist von dem von dünnen Gefässbündeln durchzogenen stärkeführenden Rindenparenchym scharf unterschieden durch die Grösse seiner Zellen, dadurch, dass dieselben ausser einem dünnen Plasma-schlauch nur Wasser führen, und dadurch, dass sie vom übrigen Gewebe abgetrennt sind durch eine oder mehrere Lagen von Zellen mit braun gefärbten, sträker verdickten, getüpfelten Wänden, die letzteren quellen in concentrirter Schwefelsäure nicht auf. Zuweilen nehmen auch die Wände der nächst angrenzenden Zellen des Wassergewebes an der Bräunung und Verdickung etwas Antheil. Das Wassergewebe des Stammes lässt sich bis in die nächste Nähe des apikalen Meristems verfolgen, die jüngeren Partien desselben enthalten noch kleine (später ohne Zweifel beim Wachsthum verbrauchte) Stärkekörner. Das fertige Wassergewebe wurde auch auf Gehalt an Kupferoxyd reducirenden Substanzen geprüft, aber mit negativem Erfolg, während das umgebende Parenchym mit Fehlingscher Lösung eine tief mennigrothe Färbung annimmt, bleibt das Wassergewebe farblos. Wo Fällung eintrat, war wahrscheinlich von den benachbarten Partien beim Schneiden Saft ausgeflossen. Auf das Vorhandensein des Wassergewebes ist es zurückzuführen, dass an abgelösten Rhizomen die Blätter im Zimmer mehrere Tage (über vier) frisch blieben, eine Zeit, in der bei andern Pflanzen bei der hohen Temperatur natürlich längst Welken eingetreten war. Eine Pflanze, bei welcher ich die Höhlung mit Paraffin ausgegossen hatte, trieb auf einen Baum im Garten festgebunden bald Seitentriebe. An andern in den Garten auf Bäume (mit sammt den Ameisen) verpflanzten Exemplaren verschwanden die letzteren bald.

Die Strecke vom Vegetationspunkt des Stammes ab, welche

lebendes Wassergewebe enthält, ist bei den einzelnen Sprossen sehr verschieden lang, 7 und mehr cm, zuweilen auch nur 2–3. Ausgesogenes Wassergewebe vertrocknet. Ausserdem aber findet auch eine Entfernung desselben seitens der Ameisen statt, es konnte in einzelnen Fällen deutlich constatirt werden, dass dieselben in das frische Wassergewebe Gänge gefressen hatten, in denen auch noch Ameisen steckten. Gewöhnlich aber bewohnen sie, wie es scheint, nur die durch das Verschwinden des Wassergewebes entstandenen Höhlungen.

Dieser Fall scheint mir für die umstrittene Frage nach der Bedeutung der — stets von Ameisen bewohnten — Knollen von *Myrmecodia* und *Hydnophytum* von Interesse zu sein. Dass die Ameisen mit der Bildung dieser Knollen nichts zu thun haben, geht aus den Untersuchungen von Treub hervor. Meiner Auffassung nach sind nun die *Myrmecodiaknollen* auch nichts Anderes als Wasserspeicher, ausgezeichnet durch die Eigenthümlichkeit, dass das verbrauchte Wassergewebe (an dessen Stelle dann eine Gallerie entsteht) ersetzt wird durch den höchst eigenthümlichen von Treub entdeckten Wachsthumvorgang. Solche Wasserspeicher sind auch die verdickten (ganz denen von *Polyp. sinuosum* entsprechenden Blattbasen („*Pseudobulbi*“) mancher epiphytischer Orchideen. Wenn das Blatt abgefallen ist, sind sie zunächst noch prall, später werden sie ausgesogen. In den durch Vertrocknung des Wassergewebes entstandenen Höhlungen fand ich im Buitenzorger Garten ebenfalls Ameisen. Diese finden sich in den Tropen eben überall, wo sie günstige Wohnplätze, Höhlungen etc. finden. Eine exquisite Ameisenpflanze ist z. B. *Platyserium*. Die Ameisen leben hier in den Zwischenräumen zwischen den lagenweise aufeinanderliegenden Mantelblättern und fressen durch das äusserste, lebende an verschiedenen Stellen Löcher, Zugänge zu den untern Lagen.

Im Vorstehenden habe ich meine Beobachtungen über die genannten epiphytischen Farne im Wesentlichen so wieder gegeben, wie sie Anfang 1886 in Java niedergeschrieben wurden. Nach meiner Rückkehr erhielt ich durch die Güte des Verfassers Beccari's *Malesia* Bd II. In diesem Werke werden von pag. 243 an auch

einige zu den „piante ospitatrici“ gehörige Farne besprochen und der berühmte Verfasser gelangt dabei über *Polypodium quercifolium* und *Polypodium sinuosum* zu ganz andern Ergebnissen, als den oben vorgetragenen. Bei *Polyp. quercifolium* bespricht er die Heterophyllie, welche er nach der bisher gewöhnlichen Annahme als eine Differenz zwischen fertilen und sterilen Blättern auffasst („che e provisto di fronde sterili distinte da quelle fertili“) Nektarien hat B. an den sterilen Blättern nicht beobachtet, dagegen bei einer neuen Art, *Polyp. nectariferum* Baker. Sie sind indess, wie erwähnt, sowohl an den Nischenblättern ¹⁾, als den Laubblättern von *P. quercifolium* vorhanden und ich habe auch Ameisen den Saft derselben zu sich nehmen gesehen. Aber ich kann Beccari durchaus nicht beistimmen, wenn er (a. a. O. pag. 244 sagt „In quest' ultima (*P. quercifolium*) tali fronde hanno assunto una forma ben definita, ma anormale, tanto che non solo la funzione fisiologica come organo foliare si è in esse profondamente modificata, ma anche quella di organo protettore delle tenere radici ha ceduto il posto all' altra di organo ospitatore di formiche“. Zunächst sei bemerkt, dass weder bei *Polyp. quercifolium* noch bei *P. Heracleum* die Nischenblätter die Funktion haben die Wurzeln zu schützen ²⁾. Denn diese stehen zunächst nur auf der Stammunterseite, erst wenn die Nischenblätter Humus gesammelt haben, entwickeln sie sich auch auf der Oberseite. Dass in diesen Humusansammlungen Ameisen sich finden, ist nicht zu verwundern. Dass sie aber der Pflanze irgend welchen Nutzen brächten ist hier ebensowenig wie in andern Fällen (z. B. *Korthalsia*, *Myrmecodia*, *Humboldtia*) er-

1) Die Nektarien treten als dunkler grüne Stellen im Gewebe des hell = resp. weisslichgrünen Blattes hervor. Die grössten sitzen zu beiden Seiten der Mittelrippe, kleinere an andern Stellen des Blattes. Die Nektarien nehmen die ganze Dicke des Blattes ein (das an diesen Stellen dünner ist als anderwärts) und es werden demgemäss Tropfen zu beiden Seiten des Blattes ausgeschieden. Aus »Sori abortivi“ sind sie hier ebensowenig hervorgegangen, als bei *P. nectariferum* Bak. für welches Beccari (a. a. O. pag. 243) diese Vermuthung ausspricht. — Dasselbe gilt für die Nektarien von *P. rigidulum*.

2) Wenn Rumpf (Herb. Amb. VI pag. 79) von den Nischenblättern sagt »radicem adeo obtegunt ut vix diagnosci possit“ so meint er unter *radix* den *Stamm* des Farns; die Beobachtung selbst ist ganz richtig.

wiesen. Aus der Nektarienbildung kann dies natürlich noch nicht geschlossen werden, sie findet sich ja auch z. B. bei *Pteris aquilina*, welche gewiss keine Ameisenpflanze ist; diese „Nektarien“ stellen hier eben offenbar nur Sekretionsorgane dar, die aber eine „biologische“ Rolle ebensowenig zu spielen brauchen, als die Kalkabsonderung mancher Pflanzen (*Saxifraga*-Arten, *Plumbagineen*) dies thut.

Auch *Polypodium sinuosum* und *patelliferum* (*Lecanopteris deparioïdes* Bak nach Beccari) hat Beccari stets von Ameisen bewohnt gefunden. Das Wassergewebe hat er nicht beobachtet sondern nur die vertrockneten Reste desselben („L'estremità giovane dei rizomi, come pure le prominenze coniche delle foglie ultime comparse anche negli esemplari disseccati, si trovano nell' interno ripiene di tessuto *floccoso*, che, nel modo più evidente, è in seguito rimosso dalle formiche“). Dass die Ameisen auch hier eben nur (wenn man das nicht sehr glücklich gebildete Wort benützen will) „Raumparasiten“ sind, scheint mir aus dem oben Mitgetheilten zur Genüge hervorzugehen, eine gegenseitige Anpassung zwischen Pflanzen und Ameisen aber hier noch weniger als in andern Fällen erwiesen zu sein.

II.

LEBERMOOSE.

A. Bei der Untersuchung javanischer *Frullania*-Arten fiel mir die oft sehr eigenthümliche Form der Gebilde auf, die man in der Systematik längst unter dem Namen der „auriculæ“ kennt. Dieselben sind vielfach so auffallend, ihr Bau zuweilen so complicirt, dass sich unwillkürlich die Vermuthung aufdrängt, es komme ihnen eine bestimmte biologische Funktion zu. Es ist, wie es scheint, diese Frage niemals aufgeworfen worden, die Litteraturangaben beschränken sich auf mehr oder minder

korrekte Beschreibung der äusseren Form, und auch diese ist nur in den systematischen Beschreibungen zu finden. Die kurze Besprechung derselben in Nees von Esenbeck's Naturgeschichte der europaeischen Lebermoose¹⁾ lässt viel zu wünschen übrig. Er bemerkt, dass man bei Lejeunien oft die Ränder des Blattunterlappens mehr oder weniger zurückgeschlagen finde, wodurch ihre Unterfläche hohl wird, „und dürfen wir diese Bildungen unbedenklich als eine Folge der Lage unter dem gewölbten Oberlappen und nächst dem Stengel selbst, dem die Ränder der Unterlappen ausweichen müssen, betrachten (a. a. O. pag. 34) „Durch weiter fortschreitende Umrollung der Ränder der Unterläppchen nach unten entsteht nun die seltsam erscheinende, und beim ersten Anblick befremdende Bildung derselben, bei welcher sie als Ohrchen, auriculae, bezeichnet werden“ (a. a. O. pag. 35.).

Es sei hier nur bemerkt, dass diese Vorstellung eine irrig ist, auf weitere Angaben, soweit sie hier in Betracht kommen, soll unten hingewiesen werden, Gottsche's treffende Angaben in seinen Diagnosen bedürfen hier — als allgemein bekannt — kaum der Erwähnung.

Die foliosen Jungermannien, welche die erwähnten Gebilde zeigen, sind epiphytische, zum allergrössten Theil rindenbewohnende, einige auch blattbewohnende, Formen. Mit dieser Lebensweise steht auch die Ausbildung der „auriculae“ und der ihnen analogen Organe im Zusammenhang. *Diese Organe stellen nämlich capillare Wasserbehälter dar, welche es der Pflanze ermöglichen, Wasser längere Zeit festzuhalten.* Solche capillaren Hohlräume, in denen Wasser festgehalten und fortgeleitet wird, besitzen viele foliose Lebermoose ebenso wie die Laubmoose durch ihre dichte Beblätterung, und ferner dadurch, dass bei vielen Formen die kriechenden Stämmchen der Unterlage dicht angedrückt sind. An eine einigermaßen erhebliche, den Transpirationsverlust deckende Fortleitung des Wassers im Stämmchen

1) Nees von Esenbeck, Naturgeschichte der europäischen Lebermoose. Berlin 1833. I Bd.

ist bei den Lebermoosen nicht zu denken. Es ist ferner bekannt, dass die Vegetation epiphytischer Lebermoose nur bei direkter Benetzung vor sich geht. Je länger sie das am Stamm herabrieselnde, oder sonst ihnen zugekommene Wasser festzuhalten vermögen, desto länger, resp. energischer vermögen sie zu vegetiren. Von einigen unserer einheimischen Formen, z. B. *Radula* und *Frullania* wissen wir, dass sie nicht zu lange dauernde Perioden der Anstrocknung zu überstehen vermögen, und dasselbe gilt wohl auch von felsbewohnenden *Gymnomitrien* u. a., bei tropischen Formen ist diese Frage bis jetzt noch nicht untersucht. Für die hier in Rede stehenden Verhältnisse ist sie auch ohne weitere Bedeutung, denn die hier nachzuweisenden Anpassungserscheinungen gelten in beiden Fällen, ob die betreffenden Formen nun Anstrocknung zu ertragen vermögen, oder nicht.

Die oben angegebene Funktion der in Rede stehenden Gebilde lässt sich direkt beobachten, dagegen ist es mir nicht gelungen, die Formverhältnisse der Wasserbehälter im Einzelnen mit ihrer Funktion in Beziehung zu setzen. Ehe ich auf die Beschreibung im Einzelnen eingehe — wobei zum Vergleiche auch einige nicht javanische Formen herbeigezogen werden sollen — möchte ich nur noch bemerken, dass die mit Wasserbehältern versehenen Lebermoose zu den Pflanzen gehören, die man mit Beccari als „*piante ospitatrici*“ bezeichnen kann. Es ist überraschend, welche Mengen von kleinen Thieren, vor allem Rotatorien sich in den capillaren Wasserbehältern finden. Es gilt dies namentlich für die *Frullania*-Arten. Sowohl bei den europäischen als den tropischen (resp. javanischen) Formen trifft man oft Exemplare an, bei denen in jeder *auricula*, ein, zuweilen auch zwei Rotatorien sitzen ¹⁾. Es ist bekannt und leicht zu constatiren, dass

1) Es ist dies, wie ich nachträglich bemerke, auch früheren Beobachtern schon aufgefallen. So heisst es bei Nro 215 der *hepaticae europaeae* von Rabenhorst und Gottsche: in den Blättern von *Lejeunia hamatifolia* und *ulicina* in den Höhlungen wie in den Oerchen befinden sich häufig rothe runde Körperchen, welche sich sehr leicht an dem Zahnapparat des Schlundes als Räderthierchen und durch die rothe Farbe als zusammengesogene *Philodina roseola* ausweisen. . . . Dr. Milde hat die Eigenthümlichkeit die *Philodina* zu beherbergen an *Frullania fragilifolia* . . . beobachtet, auch bei *Lej. inconspicua* fanden sich röthliche Räderthiere in den Blättern.“

auch diese Thiere Austrocknung längere Zeit zu ertragen vermögen. Sie ziehen sich in die capillaren Wasserbehälter zurück, in denen Wasser offenbar am längsten sich hält, ebenso etwa wie die Hormogonien von Nostoc in die Schleimhöhlen von Anthoceros hineinkriechen, wo sie günstige Lebensbedingungen finden. Bei einigen Formen wie z. B. Physiotium würden manche die auriculae, wenn sie bei höheren Pflanzen vorkämen, unbedenklich für Thierfallen erklären, ich verweise auf die unten zu gebende Schilderung. Auch bei Metzgeria furcata fand ich übrigens in den muschelförmig um die Geschlechtsorgane gekrümmten Sprossen, welche zum Schutz gegen Austrocknung und zugleich als capillare Wasserbehälter dienen, zahlreiche Rotatorien; bei javanischen Frullanien fand ich in den „auriculae“ in einigen Fällen statt derselben Euglenen.

Es braucht hier nicht daran erinnert zu werden, dass das Blatt der Jungermannieen typisch aus zwei, beim fertigen Blatt in manchen Fällen nicht gesonderten, Theilen besteht dem Ober- und dem Unterlappen, welche häufig sehr abweichende Grösse zeigen. Gewöhnlich ist es vorzugsweise der Unterlappen, welcher bei der Wasserbehälterbildung betheiligt ist, indess kommen wie die unten zu erwähnenden Polyotus-Arten zeigen, capillare Wasserhälter auch auf den Amphigastrien vor. Nach Form und Grösse lassen sich die verschiedensten Abstufungen unterscheiden. Die complicirtesten Wasserbehälter sind diejenigen welche eine bewegliche Verschlussklappe besitzen, ähnlich wie ein Utricularia-Schlauchblatt. Hierher gehören Colura und einige Physiotium-Arten. Zunächst seien hier aber diejenigen erwähnt, welche eine Verschlussklappe nicht besitzen. Entwicklungsgeschichtlich lassen sich bei ihnen drei Kategorien unterscheiden:

- 1). Der Wasserbehälter wird gebildet dadurch, dass der Unterlappen dem Oberlappen so anliegt, dass er *mit demselben* ein taschen-oder krugförmiges Organ bildet: Radula, Phragmicoma, Lejeunia u. a.
- 2). Der Unterlappen liegt wie bei 1) dem Oberlappen zunächst an (ist eingeschlagen) bildet aber für sich *allein* den Wasser-

behälter, er wird auf der (morphologischen) *Oberseite* nicht wie bei 1) auf der *Unterseite* concav: *Frullania*, und (mit der oben erwähnten Modification) *Polyotus*.

3). Es betheiligte sich bei der Wasserbehälterbildung eine auf der Blattfläche entspringende Lamelle, *Physiotium*-Arten.

Von den innerhalb dieser Typen vorkommenden Abänderungen sollen im Folgenden nur einige als Beispiele angeführt werden.

1). Die unvollkommenste Einrichtung findet sich bei der Gattung *Radula*, insofern, als die durch den eingeschlagene- nen Blattunterlappen gebildete Tasche hier bei manchen Arten wenig entwickelt und nicht mit besonderer Eingangs- öffnung versehen ist. Fig. 6 zeigt dem unteren Theil eines Sei- tensprosses von *Radula reflexa*. Hier liegt der Blattlappen dem nächstobern Blatte an, die Blattbasis bildet so einen sack- förmigen oben offenen capillaren Wasserbehälter. Das unterste Blatt links zeigt schon eine Andeutung desjenigen Verhaltens, welches bei dem in Fig. 7 abgebildeten Hauptspross hervortritt. Da der Blattunterlappen hier über das Stämmchen herübergreift, so würde eine oben mit weiter Oeffnung versehene Tasche entstehen. Dem wird vorgebeugt dadurch, das an einer Stelle der Unterlappen von aussen concav eingedrückt ist, und hier auf der convexen Seite dem Oberlappen dicht anliegt. Das bei *Lejeunia* auffallende „Bestreben“ Capillarräume mit enger Ein- gangsmündung herzustellen tritt hier schon hervor. Bei *Radula javanica* sind die Taschen klein (Fig. 8) Der Unterlappen liegt dem Oberlappen so an, dass an zwei Stellen ¹⁾ bei a, und b sich Eingangsöffnungen befinden. Statt der hier kleinen und flachen Tasche findet sich bei andern *Radula*-Arten eine nach aussen stark blasig vorspringende, so bei der auf *Zingibera- ceenblättern* bei *Tjibodas* gefundenen *Radula*, von der Fig. 33 eine Seitenansicht gibt ²⁾. Die Wurzeln entspringen aus der tief- sten Stelle des Wassersacks welcher hier recht beträchtliche Di- mensionen aufweist.

1) Die Lage der betreffenden Striche ist vom Lithographen — wie auch Anderes — nicht ganz richtig wiedergeben.

2) Vgl. auch die junge Pflanze in fig. 60.

Aehnlich wie *Radula* verhält sich auch das in Fig. 10 dargestellte bei Palaboehan steril gefunden Lebermoos ¹⁾ bei welchem der Wassersack an einer Stelle blasenförmig aufgetrieben ist, in Fig. 9 entsteht durch Einrollung des dem eingeschlagenen Unterlappen angrenzenden Blattrand-Theiles des Oberlappens ein auf den Wassersack zuführender Canal.

Zu den gemeinsten epihytischen Lebermoosen gehören in Java, wie wohl in allen Tropenländern die *Lejeunien*. Sie sind dadurch charakterisirt, das der Blattunterlappen mit dem Oberlappen zusammen ein krugförmiges Gebilde darstellt, das sich an der Mündung verengert (Fig. 11, 12) nach unten bauchig erweitert. Bei einigen kleinen *Lejeunia*-Arten, wie der in Fig. 11 abgebildeten (ganz ähnlich bei der europäischen *L. minima*) ist der Oberlappen so reducirt, dass der Wasserbehälter als auffallendster Theil des Blattes erscheint, während er bei andern nur ein unbedeutendes Anhängsel bildet. Fig. 12 und 13 stellen einen intermediären Fall dar. Der Oberlappen ist hier auf seiner Unterfläche concav gewölbt, und bildet so, namentlich wenn er dem nächstfolgenden Blatte auflegt einen capillaren Hohlraum mit der Unterlage ²⁾.

Diese Beispiele mögen für die grosse Gattung *Lejeunia* (von welcher die unten zu beschreibende *Colura* mit Recht abgetrennt wurde) genügen.

II. Auch von *Frullania* seien nur einige wenige Formen hier genannt. Das Blatt von *Frullania* besteht bekanntlich aus drei Theilen: dem Oberlappen, dem Unterlappen und dem „*stylus auriculæ*“. Die „*auriculæ*“ entstehen, wie leicht zu constatiren ist, dadurch, dass der eingeschlagene, dem Oberlappen anliegende

1) Nach freundlicher Mittheilung von Herrn Dr. Gottsche wohl zu *Lejeunia applanata* Syn. Hep. p. 314 zu stellen(?)

2) Eine *Lejeunia*, welche ich in Java nicht selten angetroffen habe zeichnet sich dadurch aus, dass der Oberlappen von schmalerer Basis aus sich stark verbreitert, und annähernd trapezförmigen Umriss hat, wobei die kleinere der beider parallelen Seiten dem Wassersack angrenzt. Die beiden Ecken des oberen Randes sind stark eingekrümmt, die obere soweit, dass sie jenseits der Stammseite fällt, auf welcher das Blatt inserirt ist. So ist das Stämmchen noch mit einem Mantel grösserer Capillarräume umgeben.

Unterlappen auf seiner (morphologischen) Oberseite nicht wie bei *Lejeunia* u. a. auf der Unterseite) concav wird. Dies tritt in Fig. 15 (welche die Entwicklung der auriculae von *Frullania campanulata* darstellt) deutlich hervor: das Flächenwachsthum ist annähernd in der mittleren Region des Blattunterlappen am stärksten. Anfangs erscheint die Mündung der Auricula noch weit, allmählich aber wird die Glockenform erreicht (Fig. 14) welche für diese Species charakteristisch ist. Die äusseren Formen der auriculae anderer Frullanien weichen, bei ursprünglich gleicher Anlegung von der eben kurz beschriebenen ab. Vor allem lässt sich die „Tendenz“ auch hier verfolgen, eine enge Eingangsmündung des Wassersacks herzustellen. Dies geschieht auf verschiedene Weise, es sollen nur zwei Beispiele angeführt werden. Bei der in Fig. 20 abgebildeten *Frullania* liegt im unteren Theil der Auricula der eine Theil der Seitenwand dem gegenüberliegenden dicht an. Er ist hier eingestülpt, und so besitzt die Auricula nicht in ihrem ganzen untern Theile eine freie Oeffnung, sondern nur vorne bei e. Auf e zu führt von dem hintern Theil der Auricula eine Rinne; der hohle Theil der Auricula besteht aus einer mit ziemlich enger Oeffnung (bei e) mündenden Röhre und einem bauchig angeschwollenen Sack. Aehnliches lässt sich übrigens bei den europäischen Frullanien beobachten, auf die unten zurückzukommen sein wird.

Bei der in Fig. 16 gezeichneten *Frullania (ornithocephala??)* hat der Wassersack die Form einer Retorte mit engem, herabgebogenem Hals. Die Entwicklung der Wassersäcke ist anfangs ganz dieselbe, wie diejenige der Auriculae von *Fr. campanulata*. In Fig. 19 ist die junge Auricula kahnförmig, die Spitze sieht nach oben. Es ist aber schon der eine, in der Figur nach oben gekehrte, Rand nach innen eingerollt. Damit ist die Form der Auricula im Wesentlichen angelegt, es braucht nur der untere Theil sich bauchig zu vergrössern, der obere sich röhrenförmig zu verlängern und nach abwärts zu biegen. Es ist klar, dass das einmal eingedrungene Wasser hier nur dadurch entweichen kann, dass es entweder von den angrenzenden Theilen der Pflanze aufgenommen oder verdunstet wird. Die Verdunstung aber wird hier,

wie bei *Radula* und *Lejeunia* dadurch erschwart, resp. verzögert, dass der Wasserbehälter *unter* dem Oberlappen des Blattes liegt.

Gelegentlich, namentlich an den ersten Blättern der Seitenzweige unterbleibt bei der eben genannten *Frullania* die Umbildung der Blattunterlappen zur *Auricula*. Man kann ihn dann in verschiedenen Configuration sehen: einfach eingeschlagen, aber nicht auf der Unterseite concav, dann concav (so in Fig. 18) und endlich in Übergangsformen zur *Auricula*. Wir haben uns diese Vorkommnisse in der Weise zu erklären, dass der zur *Auricula* sich umbildende Blattunterlappen auf verschiedenen Entwicklungsstufen eine Hemmung erfahren hat, wie ich dies seinerzeit für verschiedene Fälle der Blattentwicklung höherer Pflanzen nachgewiesen habe.

Ich versuchte eine derartige Verhinderung der Ausbildung des Blattunterlappen zur *Auricula* auch künstlich hervorzurufen bei *Frull. dilatata* und *Tamarisci*. Ich gieng dabei aus von der Erwägung, dass wenn die oben angeführte Auffassung der auriculae als capillarer Wasserbehälter richtig ist, die Ausbildung derselben vielleicht verhindert werden könne dadurch, dass dem Moose constant Wasser zur Verfügung gestellt wird. Denn „Anpassung“ haben wir und in vielen Fällen nach meiner Ansicht nicht vorzustellen als zustandegekommen durch „Ueberleben des Passendsten“ aus einer grossen Anzahl beliebiger Abänderungen, sondern als eine Reaktion der Pflanze auf die direkte Wirkung äusserer Faktoren, ich erinnere nur an die Veränderungen, welche untergetauchte Gewächse in Folge der Einwirkung des Mediums erfahren, Veränderungen, welche sich auch, wenngleich in geringerem Grade bei manchen ins Wasser gebrachten Landpflanzen constatiren lassen. In der That erschienen denn auch in sehr feucht gehaltenen Kulturen von *Frullania dilatata* ganze Sprosssysteme, bei denen die Entwicklung der auriculae unterblieben war, wobei die in der Nähe der Sexualprosse befindlichen Blätter nicht in Betracht gezogen werden dürfen. In Fig. 21 ist die Spitze eines solchen Zweiges abgebildet, es sind von den Blattunterlappen einige auf der Unterseite noch etwas concav, bildeten sich aber nicht mehr zu auriculis aus. Da bei andern

Sprossen die auriculae später wieder auftraten, so sind diese Kulturversuche noch nicht als abgeschlossen zu betrachten. Ich werde bei anderer Gelegenheit auf dieselben zurückkommen. Hier bemerke ich nur noch, dass die Rotatorien in solcher nass gehaltenen Culturen zwar reichlich vorhanden sind, aber die auriculae (wo diese sich noch bilden) nicht mehr bewohnen. Es sei dies nur darum angeführt, weil im Anschluss an die Vorstellung, welche Beccari von der Entstehung der Knollen der ameisenbewohnten Rubiacen entwickelt hat, auch für die hier in Rede stehenden Lebermoose die Ansicht auftauchen könnte, die Bildung der auriculae sei in Folge eines von den Inquilinen auf den Blattlappen ausgeübten Reizes erfolgt. Dieser müsste freilich dann erblich geworden sein, da die Bildung der auriculae schon sehr nahe dem Vegetationpunkte erfolgt. Indess liegt zu einer derartigen Annahme gar kein Grund vor.

Die Gattung *Polyotus*¹⁾ ist zwar keine tropische, aber sie bietet interessante Vergleichspunkte, so dass sie hier abgeschlossen werden mag. Die Arten dieses Lebermooses leben auf Baumrinden in Neuseeland, den Aucklandsinseln, an der Magellanstrasse etc. Als höchst differenzirte können wir diejenigen betrachten, bei welchen, wie dies bei *Polyotus claviger* der Fall ist (Fig. 22) auf der Unterseite des Stämmchens sich vier Reihen „auriculae“ finden. Dieselben haben, wie die Speciesbenennung treffend ausdrückt, keulenförmige Gestalt, ein stiel-förmiger, unten offener Basaltheil geht oben in eine Erweiterung über. An der Grenze beider findet sich ein eigenthümliches borstenförmiges Gebilde, eine aus wenig Zellen bestehende Zellreihe²⁾. Von dieser bis zur basalen Oeffnung verläuft eine Spalte, während der obere Theil vollständig geschlossen ist.

Es ist unschwer zu constatiren dass zwei der vier Reihen von

1) Das untersuchte Material verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Dr. C. M. Gottsche.

2) Es sind dies die »spinae« der Diagnosen. Wenn in der Synopsis hepaticarum angegeben wird (von *P. claviger*) auriculae »non spinigerae« so erklärt sich dies wohl dadurch, das die spinae öfters abgebrochen, oder auf einen Stummel reducirt sind. Ich fand sie an den Originalproben stets vor.

auriculae den Amphigastrien, zwei den Seitenblättern angehören, und zwar trägt jedes Amphigastrium zwei auriculae, jedes Seitenblatt eines. Bei den letzteren sind es wie bei *Frullania* die Blattunterlappen welche zur auricula umgewandelt sind. Wie es sich bei den Amphigastrien verhält, zeigt sich am einfachsten dann, wenn die Umwandlung ganz unterbleibt. Derartige Amphigastrien besitzen vier Lappen, zwei schmalere seitliche, zwei breitere mittlere, alle vier gehen in eine aus einer Zellreihe gebildete Spitze aus. Die beiden mittleren Lappen wandeln sich zu „auriculae“ um, oft auch nur einer, wie bei dem in Figur 22 mit b bezeichneten Amphigastrium. Die Art der Umwandlung lässt sich auch ohne Verfolgung der Entwicklungsgeschichte leicht verstehen. Die etwa in der Mitte der auricula vorspringende Borste („spina“) ist die Spitze des Blattzipfels, welche also eine beträchtliche Verschiebung erfahren hat, die Spalte bezeichnet die Blattränder, der obere Theil entstand wie bei *Frullania* durch Concav werden der Unterseite des Blattlappens. Dies tritt namentlich bei *Polyotus decipiens* deutlich hervor. Hier sei für *P. claviger* nur noch erwähnt, dass an den Amphigastrien der Hauptspresse in den von mir untersuchten Fällen die Bildung von auriculae ganz unterbleibt, sie besitzen viel mehr borstenförmige Zipfel als diejenigen der Seitensprosse.

Bei *Pol. decipiens* (Fig. 23) finden sich auch an den Amphigastrien der letzteren keine auriculae, wohl aber sind die Amphigastrien auf ihrer Unterseite concav. An den auriculae der Seitenblätter steht die Borste viel mehr nach der Spitze hin, die Spalte ist länger, der geschlossene obere Theil viel kürzer als bei *P. claviger*, da die auriculae fast bis oben aufgeschlitzt sind. Bei manchen Seitenblättern findet man den sonst zur auricula umgewandelten Lappen nur concav vertieft, seine Ränder nur etwas eingebogen, so bei a in Fig. 23. Hier hat die Borste denn auch noch ganz terminale Stellung und ist deutlich als Spitze des Blattlappens kenntlich, das Blatt wurde hier unterhalb der Spitze concav, die Ränder nähern sich bis zur Berührung und bilden die oben erwähnte Spalte. Bei *Po-*

lyotus claviger ist das Flächenwachsthum in der weiter von der Spitze des Lappens abgelegenen Partie ein intensiveres, dadurch entsteht der obere geschlossene Theil und wird die Spitze in eine seitliche Lage gerückt. Der Unterschied *Frullania* gegenüber besteht also darin, dass bei *Polyotus* die Region stärksten Flächenwachsthums eine andere Lage hat, sie befindet sich der Spitze des Blattes näher, und zugleich ist das Flächenwachsthum auch ein ungleichmässigeres als bei *Frullania*. Denken wir uns in Fig. 15 an der jüngsten auriculaanlage das Flächenwachsthum nun localisirt auf eine hinter der Spitze gelegene Region, so würde — mutatis mutandis — eine der von *P. claviger* ähnliche Form zu Stande kommen. Ausserdem unterbleibt bei *P. decipiens* an den zu „auriculae“ umgewandelten Blattlappen die Bildung seitlichen Zipfel. Diese sind bei *P. Menziesii* besonders entwickelt, es nähert sich diese Pflanze einigermaßen den *Trichocolea*-Arten. Bei diesen sind die Blätter in so zahlreiche Zipfel gespalten, dass das ganze Pflänzchen, das von den dichtgedrängten Blattzipfeln umgeben ist, dadurch nothwendig eine Menge capillarer Höhlräume gewinnt, welche Wasser festhalten wie ein Schwamm. Besondere Wassersäcke sind bei ihnen nicht vorhanden.

III.) Die dritte Kategorie von Wassersäcken wird wie oben erwähnt unter Betheiligung einer auf der Blattfläche entspringenden Lamelle gebildet. Hier ist zunächst zu nennen die Gattung *Gottschea*. Es bilden sich auf der Blattfläche lamellenförmige Auswüchse in Einzahl bei *G. Thouarsii* (nach Abbildungen zu urtheilen) in Mehrzahl bei der in den Bergwaldungen des Gedéh und Salak nicht seltenen schönen *Gottschea* Blumei, in Vielzahl bei *G. lamellata*. Durch diese Lamellen werden ebenfalls capillare Hohlräume gebildet, welche geeignet sind, Wasser festzuhalten. So hat sich z. B. auf dem in Fig. 53 abgebildeten Blatte von *Gottschea* Blumei auf der nach oben gekehrten Seite eine grosse Lamelle gebildet, die nun zusammen mit dem übrigen Blatte eine Tasche bildet kleinere (durch gestrichelte Contouren angedeutete) Lamellen entspringen auf der in der Figur nach unten gekehrten Seite. Selbstverständlich besteht in der Bildung capillarer Hohl-

räume hier nicht die einzige biologische Bedeutung der Lamellen. Sie sind vor Allem auch Assimilationsorgane, und verstärken insofern die normale Blattfunktion. Uebrigens assimiliren auch die zur Bildung der auriculae verwendeten Theile des Blattes von *Radula*, *Lejeunia*, *Frullania*, *Polyotus* u. a., aber es ist dies, wie oben nachzuweisen versucht wurde, nicht ihre einzige Funktion.

Dass auch bei der Bildung der Wassersäcke der merkwürdigen Gattung *Physotium* ein lamellenförmiger Auswuchs der Blattfläche theilhaftig ist, nehme ich an ¹⁾ obwohl ich die Entwicklungsgeschichte dieser merkwürdigen Gebilde nicht verfolgen konnte. Da die thatsächlichen Verhältnisse von Jack ²⁾ (dessen Freundlichkeit ich auch eine Anzahl getrockneter *Physotium*-Arten verdanke) in trefflicher Weise geschildert worden sind, so sollen dieselben hier nur insofern in Betracht kommen, als sie für die hier behandelte biologische Frage von Bedeutung sind.

Die *Physotien* leben epiphytisch, seltener (wie dies ja auch bei andern Epiphyten z. B. *Frullania* vorkommt) auf der Erde, meist in lockern Polstern mit purpurröttlichen Spitzen.

Im malayischen Archipel ist bis jetzt nur *Ph. giganteum* in Borneo und Java gefunden, aber bei der mangelhaften Kenntniss der Lebermoosflora dieses Gebietes scheint das Vorkommen anderer Arten (z. B. von *Ph. acinosum*) keineswegs ausgeschlossen. Da ich — obwohl *Ph. giganteum* in Java häufig sein soll — dasselbe (wahrscheinlich weil ich auf die mir damals noch unbekanntere Form nicht achtete) nicht selbst sammelte so führe ich hier eine von Hooker reproducirte Schilderung Burchells über das Vorkommen in St. Helena an ³⁾. „It grows only on the upperside of horizontal branches of ancient trees on the highest

1) Abweichend von der unten anzuführenden Auffassung von Jack.

2) Jack, Monographie der Lebermoosgattung *Physotium* Hedwigia 1886. — Die Abbildungen bei Hooker, *musci exotici* Tab. XI.VII kann höchstens als Habitusbild dienen. Die Abbildung des Blattes (Fig. 3) ist äusserst mangelhaft. (Ebenso die der auriculae von *Polyotus*) Bezüglich der Litteratur und der früheren unrichtigen Schilderungen verweise ich auf Jack.

3) In der Erklärung zu der oben citirten Tafel.

peaks in the interior of the island, such as are constantly wetted by floating mists and clouds. It is a most picturesque object, growing always in very large and dense masses and varying from red to a pale green."

Ph. giganteum ist dichtbeblättert, wodurch bei der gewölbten Form der Blätter schon eine grosse Anzahl capillarer Hohlräume entsteht. Auf der Unterseite des Stämmchens finden sich zwei Reihen von grossen sackförmigen Wasserbehältern. Der Oberlappen des Blattes ist kahnförmig. In Fig. 24 ist derselbe nebst seinem Anhängsel ausgebreitet gezeichnet, in Wirklichkeit wird der obere Theil des Wassersackes grösstentheils von dem ihm aufliegenden Blattoberlappen gedeckt. Die „auricula“ („pouch-like appendage“ Hookers) ist schlauchförmig, sie zeigt etwa auf der Mitte ihrer nach oben gekehrten Fläche eine Vertiefung, welche man bei oberflächlicher Betrachtung für die Eingangsmündung des Schlauches halten könnte. Dies ist indess nicht der Fall, es befindet sich hier nur eine Vertiefung, eine Einstülpung der Schlauchwand. Rings um diese herum geht eine Falte, d. h. die Einsenkung ist unten breiter als oben (vgl. den Durchschnitt in Fig. 26). Daraus erklärt es sich, dass die Einsenkung von oben betrachtet stets doppelt contourirt erscheint, ähnlich wie ein gehöfter Tüpfel. In Fig. 25 ist der vertiefte Theil der Schlauchwand freipräparirt und von unten gesehen, um die Eingangsöffnung in den Schlauch zu zeigen. Der Eingang ist spaltenförmig und begrenzt von zwei Lappen, welche aufeinanderliegen ähnlich wie die Schalen einer Muschel. Die eine der „Schalen“ (d) ist fast flach, die andere (c) dagegen gewölbt. Erstere stellt eine der letzteren aufliegende leicht bewegliche Klappe dar. Und zwar wird die Beweglichkeit, wie schon Jack (a. a. O. pag. 5 d. S. A.) gefunden hat, durch die Struktur der Zellen erleichtert. Die Zellen der Klappe unterscheiden sich von denen des übrigen Blattes dadurch, dass sie nicht wie jene an den Ecken stark verdickt sind, (das Blattzellnetz von *Physiotium giganteum* bietet ganz das Bild eines Querschnitts durch Collenchym) sondern gleichmässige ziemlich dicke Wände haben mit Ausnahme des Randes. Sie sind meist rechteckig. An ihrer

Basis verschmälert sich die Klappe und hier liegen einige Reihen von Zellen, die quer zur Längsachse der Klappe langgestreckt und von annähernd rhombischem Umriss sind und weniger verdickte Zellwände besitzen. Man überzeugt sich leicht, dass hier das Charnier sich befindet, welches der Klappe ihre leichte Beweglichkeit verleiht. Eine analoge Einrichtung werde ich unten für die eigenthümliche Gattung *Colura* nachweisen. Es sei hier bemerkt, dass von den Jack'schen Figuren keine die Klappe in situ zeigt, sondern theils abgerissen wie Fig. 6 Tab. I theils abstehend. Darauf bezieht sich wohl auch die Angabe „diese Falte öffnet sich hier im Innern des Ohres posthornartig“ (a. a. O. pag. 6 des S. A.) in Wirklichkeit ist dagegen der *Eingang* der Oeffnung am Weitesten, sie selbst aber spaltenförmig, da die Klappe (d Fig. 25) dem muschelschalenförmigen Theile c aufliegt. Diese Blattstruktur erinnert unwillkürlich an die „insektenfressender“ Pflanzen, namentlich an die Schläuche von *Utricularia*, welche auch eine bewegliche Klappe besitzen. In der That wird ein kleines Thier auch bei *Physotium giganteum* leicht in die auricula hineingelangen können. Es kommt zunächst in die Vertiefung, geht es in der Falte derselben weiter, so muss es schliesslich in den Eingang gelangen, und wird die Klappe leicht durch seinen Körper so weit abheben können, dass es hineingelangen kann. Dagegen wird es nur schwer wieder herauskönnen, es müsste dazu schon ein Organ in die Spalte zwischen der Klappe und ihrer Widerlage eindringen. Thatsächlich findet man denn auch zuweilen in den Blattohren kleine Thiere. Das wird zusammen mit der Struktur bei der oberflächlichen Methode, wie sie heutzutage bei der „Biologie“ vielfach in Anwendung ist, schon genügen, die Pflanze für eine insektenfressende zu erklären. Dazu müsste aber selbstverständlich an der *lebenden* Pflanze erst gezeigt werden, dass die Insekten getödtet und aufgelöst werden. Weder das eine noch das andere ist nachgewiesen, und ich muss es auch für einen unberechtigten Schluss halten, wenn Jack (a. a. O. pag. 5) annimmt die „Insekten“ seien gestorben, weil sie nicht mehr herausgekonnt haben. Im Blattohr der lebende Pflanzen haben

sie vielleicht ebenso weiter gelebt wie die Rotatorien im Blattohr der *Frullania* und *Lejeunia*-arten; mit dem Wasser, welches in die Blattohren gelangt, erhalten sie wohl auch Nahrung, was natürlich nicht ausschliesst, dass sie gelegentlich zu Grunde gehen. Uebrigens traf ich bei meinen Exemplaren von *Phys. giganteum* kleine Thiere nicht häufig an. Ich komme bei Besprechung von *Colura* unten auf diese Frage noch einmal zurück. Hier möchte ich nur betonen, dass die nächstliegende Funktion der merkwürdigen *auriculae* jedenfalls die der Wassersäcke ist, die wie dieselben Organe anderer Lebermoose vielfach auch Thiere beherbergen.

Im Wesentlichen denselben Bau wie *Ph. giganteum* zeigen zwei andere *Physiotium*-arten: *Ph. cochleariforme* und *Ph. conchaefolium*, auch *Ph. acinosum* und *subinflatum*, wo aber auch andere Gestaltungsverhältnisse des Blattes vorkommen. Unter Verweisung auf Jack's Beschreibung und Figuren will ich diese Verhältnisse hier nur kurz berühren ¹⁾. Fig. 28 und 29 beziehen sich auf *Ph. cochleariforme*. Es ist hier von rein äusserlichen Differenzen abgesehen hauptsächlich die Form und Mündung der Vertiefung, welche eine Differenz dem oben Beschriebenen gegenüber bietet. Jack nimmt hier an (a. a. O. pag. 6) es sei nur auf der *einen* Seite der Vertiefung eine „Falte“ vorhanden (während sie bei *Ph. giganteum* die Vertiefung ringförmig umgibt) „sie nimmt etwas unter der Spitze des Ohres ihren Anfang, und zwar ist sie hier gebogen, läuft dann, sich allmählich erweiternd bis fast zur Mitte derselben“ In der That ist scheinbar, wie unsere Fig. 29 zeigt, eine solche, unten in die Klappenöffnung mündende Falte vorhanden, durch die gestrichelte Linie angedeutet, aber in Wirklichkeit existirt sie nicht. Legt man die „auricula“ so, dass die Vertiefung genau horizontal liegt, so ist sie von einem einfachen Rand umgeben. Die „Falte“ kommt nur dadurch zu Stande, dass die Vertiefung (Einstülpung der Oberfläche) schief zur Oberfläche verläuft. In der Lage der *Auricula* (des „Ohres“) wie sie Fig. 29 gezeichnet

1) Von meinen Zeichnungen gebe ich auf Pl. XXII. Fig. 27—32 einige welche geeignet erscheinen, eine Beschreibung der äusseren Formverhältnisse zu ersetzen.

ist, steht der eine Rand der schrägliegenden Vertiefung über, und erweckt so den Anschein einer Falte. Ebenso ist es bei *Ph. conchaefolium*. Fig. 30 und 31 beziehen sich auf *Ph. acinosum*, wo, wie die ein Blatt in Ober- und Unteransicht zeigende Figur erkennen lässt, die „auricula“ fast eben so gross ist, wie der Oberlappen des Blattes, sie hängt bis über ihre Mitte hinaus mit demselben zusammen, und die „Falte“ reicht hier bis zur Spitze der auricula hinauf. Sie ist im Wesentlichen ebenso construiert, wie bei *Ph. cochleariforme*, wesshalb hier auf eine nähere Beschreibung verzichtet werden kann.

Sowohl bei *Ph. acinosum* als bei *Ph. subinflatum* kommen nun auch wesentlich einfachere Gestaltungen der „auriculae“ vor. Auf dieselben möchte ich hier um so mehr hinweisen, als dieselben in Ermanglung der Entwicklungsgeschichte (welche zu verfolgen mir mein Material nicht gestattete, ich kann nur angeben, dass die auricula schon in äusserst früher Jugend des Blattes angelegt wird) geeignet erscheinen, das Zustandekommen der eigenthümlichen Auricularbildungen zu erläutern. Zunächst sei an *Ph. microcarpum* (Pl. IV Fig. 27) angeknüpft. Das freipräparirte Blatt besitzt eine kahnförmige auricula, deren Ränder eingeschlagen sind. Unten hängen sie zusammen, sie sind, „verwachsen.“ Von dem Rande rechts ist aber nur die obere Hälfte von v an freier Blattrand. Von hier nach unten setzt er sich fort in eine auf der Blattfläche entspringende Lamelle. Bei *Ph. acinosum* kommen Hemmungsbildungen vor, bei denen der Blattunterlappen nicht oder nur wenig kahnförmig ist, und der obere Rand desselben zuweilen nicht unmittelbar an die Lamelle sich ansetzt ¹⁾. Eine solche Lamelle ist nun meiner Ansicht nach, wie oben erwähnt bei allen erwähnten *Physiotium*arten vorhanden. Jack hat eine andere Vorstellung über das Zustandekommen der auriculae (a. a. O. p. 21) „Die eigenartige Verwachsung der Ober und Unterlappen der Blätter in der Weise nämlich, dass der erstere nicht mit dem äusseren Rande, sondern mit der convexen Wand des Unterlappens verbunden

1) Vgl. Jack, Tab. IX, fig. 10, 11 auch 8.

ist." Dass indess der oben postulierte lamellenförmige Auswuchs der Blattfläche vorhanden sein muss, zeigt auch das Fig. 32 abgebildete Blatt von *Ph. articulatum*. Diese Art besitzt *ausschliesslich* auriculae von Kahngestalt. Dadurch, dass an der Basis die Ränder verbreitert sind (b) und nach innengeschlagen eine Tasche bilden, kommt ein einfacher Wasserbehälter zu Stande. Denken wir uns nun die Ränder b, b verwachsen — gleichgiltig auf welche Weise dies zu Stande kommt —, wozu ja bei dem von *Ph. micocarpum* abgebildeten Falle Fig. 27 schon der Anfang gemacht ist, denken wir uns ferner die klaffende Oeffnung des Kahnes reducirt auf eine schmale Spalte — was durch eine Aenderung in der Vertheilung des Flächenwachstums leicht bewirkt werden kann —, so haben wir einen durch eine, hier noch ziemlich lange, Spalte geöffneten Schlauch. Reducirt sich die Länge der Spalte und entwickeln sich ihre Ränder in der eigenthümlichen oben für *Ph. giganteum* u. a. beschriebenen Weise zu Klappen, so erhalten wir den „Typus“ für die Wassersäcke der genannten Arten, denn das Auftreten und die Gestaltungsverhältnisse der auf die Spalte zuführenden Vertiefung ist hiebei nebensächlich, wenn es auch vielleicht später gelingen wird, nachzuweisen, dass auch diese Formverhältnisse zur Funktion der auricula in bestimmter Beziehung stehen. Derartige Beziehungen exakt nachzuweisen ist mir bis jetzt nicht gelungen, rein hypothetische Zurechtlegungen lassen sich ja aufstellen, ohne dass damit zunächst etwas gewonnen wäre.

Ehe ich *Physotium* verlasse, möchte ich auf zwei Punkte noch hinweisen. Einmal auf die oben schon kurz berührte Thatsache, dass bei einer Anzahl *Physotium*arten die Bildung der auriculae an der ganzen Pflanze eine constante ist, (*Ph. giganteum*, cochleariforme, *conchaefolium*) während bei andern complicirte, denen der erst erwähnten gleichartige auriculae mit einfachen Kahnformen zusammen vorkommen (*Ph. subinflatum*, *acinosum* u. a.) und eine dritte Kategorie *nur* einfache, kahnförmige auriculae besitzt. Es wäre nach dem oben über *Frullania* Mitgetheilten von Interesse, zu untersuchen, wie weit etwa bei der zweiten Kategorie äussere Einflüsse namentlich Feuchtigkeit mit bestim-

mend wirken. — Der zweite Punkt ist das Vorkommen der „Röhrenorgane“ welche für eine Anzahl Physiotium charakteristisch sind. Sie besitzen eine Länge von 2—7 mm, eine Breite von 1—1,8 mm (vgl. Jack a. a. O. pag. 9) sind cylindrisch, in der Mitte etwas bauchig, oben mit einer runden Oeffnung versehen. Sie wurden von Nees von Esenbeck für sterile Perianthien angesehen, mit denen sie in ihrer — hier nicht näher zu erörternden — Stellung übereinstimmen. Ebensowenig wie Jack habe ich freilich jemals eine Spur eines Archegoniums darin gefunden, doch bezieht sich dies eben nur auf den fertigen Zustand. Jedenfalls sind auch diese „Röhrenorgane“ sehr geeignet, als capillare Wasserbehälter zu dienen; irgend eine andere Funktion dieser, morphologisch noch unaufgeklärten, Gebilde wird sich wenigstens derzeit kaum finden lassen.

Unter den von mir in Java untersuchten Lebermoosen fiel mir das — leider nur einmal angetroffene — Fragment einer Form ganz besonders auf, deren Blätter sich dadurch auszeichnen, dass bei ihnen der Wassersack sich nicht an der Basis, sondern an der Spitze des Blattes befindet ¹⁾ (Fig. 34). Hier zeigt sich eine, auf der Unterseite mit einem engen und eigenthümlich gebauten Ausgang versehene, sonst allseitig geschlossene sackförmige Erweiterung, die sich in einen, gegen die Blattbasis hin verlaufenden engen Canal fortsetzt. Eines der Blätter zeigt nur den einen (ventralen) Rand eingeschlagen, dagegen keine Sackbildung. Es wird auf das Pflänzchen unten noch zurückzukommen sein. Es gehört zu der — gewiss mit Recht von *Lejeunia* abgetrennten — Gattung *Colura* Dum., von der z. B. *Colura corynephora* auf Baumblättern in Java gefunden ist ²⁾. Es zeichnet sich die Gattung aus durch einen höchst interessanten Blattbau. Am leichtesten zu entziffern ist derselbe noch bei *Colura calyptrifolia*, obwohl auch hier der Untersuchung nicht unbeträchtliche Schwie-

1) Herr Dr. Gottsche hatte die Freundlichkeit mich auf die Zugehörigkeit der javanischen Pflanze zu *Colura* und auf diese interessante Gattung überhaupt aufmerksam zu machen, auch mir seine nicht publicirten Untersuchungen darüber mitzutheilen.

2) Von Teysmann gesammelt im Rijksherbar in Leyden.

rigkeiten, auch abgesehen von der Kleinheit des Objektes entgegengetreten. Es ist diese in Europa z. B. (in Irland und bei Cherbourg) gefundene Art zur Darstellung der charakteristischen Verhältnisse aber noch am besten geeignet, zudem gleichen junge, aus Brutknospen erwachsene Exemplare derselben sehr dem oben erwähnten javanischen Fragment, und da die Art auch in den Tropen gesammelt wurde (von Wight in Cuba) so wäre es nicht unmöglich, dass das erwähnte javanische Fragment hierzu oder zu einer verwandten Art gehört.

Die Beschreibung in der Synopsis (pag. 404) „*L(ejeunia) minuta*, caespitulosa, caule brevi divergenti — ramoso repente, foliis adproximatis, lobulo dorsali parvo subrotundo incumbente, inferiori multo maiori convoluto — calyptriformi acuminato adsurgente . . .” gibt von der Blattbildung kein klares Bild. Die wenigen sonst noch vorhandenen Angaben sollen unten kurz berührt werden.

Die Seitenblätter (die Amphigastrien können, als für den hier verfolgten Gesichtspunkt unwesentlich ausser Acht gelassen werden) von *Colura calyptrifolia* bestehen der Hauptsache nach aus einem, am Ende in einen spitzen Zipfel auslaufenden Sack (vgl. Fig. 36). Dieser befindet sich an der Spitze des Blattes; er läuft aber in eine ziemlich enge Röhre aus (vgl. z. B. den optischen Durchschnitt durch ein junges Blatt Fig. 38), welche sich bis zur Blattbasis hin erstreckt. Dieser Kanal wird, wie hier gleich bemerkt sein mag, gebildet durch den eingeschlagenen ventralen Blattrand. Der dorsale läuft unten in einen Lappen aus (b Fig. 36). Dieser ist, wie Fig. 35 zeigt, nicht selten so nach unten zurückgeschlagen, dass er dem oben erwähnten engen Kanal anliegt. Der freie (d. h. nicht zur Schlauchbildung verwendete) Theil des Blattes ist auf der Unterseite concav. Es entsteht so eine, auf die Mündung des Sackes zuführende Rinne (vgl. die Unteransicht Fig. 35) welche — falls der Lappen des dorsalen Blattrandes in der oben beschriebenen Weise eingeschlagen ist, etwa in der Blattmitte eine Oeffnung besitzt. Besonders deutlich tritt die auf die Sackmündung zuführende Rinne (a Fig. 36) auf der Ansicht von unten hervor. Die Mün-

dung des Sackes setzt sich gegen die Rinne schief ab, sie ist verschlossen durch eine *Verschlussklappe* (Fig. 38 k). Die Mündung ist nach aussen leicht kenntlich durch eine hufeisenförmig angeordnete, stark hervortretende Zellreihe. Die Zellen derselben sind nicht nur grösser, als die Nachbarzellen, sie springen auch nach innen in den Sack vor, und haben auch stärker verdickte Wände als die andern Zellen der Sackwandung (in Fig. 35, sieht man das „Hufeisen“ durch die obere Sackwand hindurchschimmern). Die Stelle des Hufeisens ist auch daran kenntlich, dass hier eine Furche sich findet, welche die eben erwähnte Rinne von dem Sacke abgrenzt, je nachdem diese Rinne mehr oder minder scharf ausgeprägt ist, heben sich natürlich auch Sack und Rinne mehr oder weniger deutlich von einander ab. Die Zellen des Hufeisens bilden nun nichts anderes als einen *Rahmen*, auf welchem die *Verschlussklappe* aufliegt. Die Klappe bildet eine, annähernd ovale Platte, welche aus *Einer* Zellschicht besteht. Sie ist mehr oder minder deutlich durch die Schlauchwand hindurch zu sehen, ein vollständiger Einblick in ihre Zellstructur lässt sich aber nur bei der freipräparirten Platte gewinnen. An dem einen Ende ist sie an der Sackwand befestigt, der freie Rand liegt dem Hufeisenrahmen auf. Uebrigens bildet die Klappe nicht den ganzen Verschluss der Sackmündung resp. den Abschluss der Rinne. Es setzt sich nämlich die Sackwand, da wo sie dem Ende der Rinne nach oben angrenzt; nach innen gebogen so fort, dass sie einen, allerdings den kleineren, Theil des Rinnenabschlusses bildet. Der grössere wird durch die Verschlussklappe abgeschlossen. Die Ansatzstelle derselben an den eben beschriebenen Theil der Schlauchwand ist ganz charakteristisch ausgebildet (Fig. 39, 40, 42, 43). Es sitzt die Klappe nämlich einer schmalen, langen, trapezförmigen Zelle auf, an welche eine andere, annähernd ebenfalls trapezförmige, und sich von den übrigen Zellen der Sackwand gleichfalls auffallend unterscheidende angrenzt, die aber höher und weniger breit ist als die erstgenannte. Diese Zellen sind für die Stelle der Klappeninsertion ungemein charakteristisch, sie gehören aber nicht, wie man das zunächst glauben könnte, zur

Klappe selbst. An der letzteren fällt besonders auf die Zartwandigkeit der Randzellen gegenüber den mittleren, die bei nicht frei gelegten Platten häufig die allein sichtbaren sind. Die Anordnung und Grösse der die Klappe zusammensetzenden Zellen ist keine ganz constante, ich habe als Beispiele dafür einige Abbildungen in den Figuren 39, 40, 41 gegeben, wozu bemerkt sein mag, dass Fig. 40 die Klappe eines sehr kleinen Schlauchblattes (aber eines vollständig ausgewachsenen) darstellt, welches einem aus einer Brutknospe entstandenen Pflänzchen angehört. Die Anordnung der Zellen weist, auf Entstehung aus einer „zweischneidig keilförmigen Scheitelzelle“ hin, was auch durch die Entwicklungsgeschichte, wie es scheint, bestätigt wird.

Die Bezeichnung „Klappe“ involvirt, dass die Verschlussplatte beweglich ist. Die Bewegung findet an der Insertionsstelle der Klappe statt, und zwar geht die Klappe nach innen auf, da sie dem Rahmen innen aufliegt. Es wird bei der zarten Construction derselben allerdings nur eine geringe Kraft erfordern, um sie trotz dem Rahmen nach aussen zu drücken. Die Beweglichkeit wird ausserordentlich erleichtert durch die Art und Weise der Befestigung. Es sind nämlich die beiden untersten Zellen der Verschlussplatte nur ziemlich lose angeheftet, wie das namentlich auf dem optischen Längsschnitt rechtwinklig zur Ebene der Verschlussplatte hervortritt (Fig. 44). Von oben gesehen scheint ein Zwischenraum zwischen der unteren Wand der genannten Zellen und der Ansatzzelle zu sein, was sich daraus erklärt, dass hier eine, indess nicht ganz durchgehende Spaltung der Zellmembran stattgefunden hat; dass die Klappe an der Ansatzstelle (dem Charnier) leicht abreisst, braucht nach dem oben Gesagten kaum betont zu werden. Zur Charakteristik der äusseren Formverhältnisse mag hier noch erwähnt sein, dass die Zellen welche auf der Unteransicht des Schlauchblattes (vgl. Fig. 36) scheinbar den unteren, der Rinne angrenzenden Rand des oberen, sackförmigen Theils bilden, sich besonders durch ihre Grösse auszeichnen, (in Wirklichkeit befindet sich nach dem Obigen der freie Rand tiefer, an der Klappenansatzstelle) namentlich die eine, dem freien Ventralrand des

Blattes nächste. Von ihr entspringt eine, wie es scheint, schleimabsondernde Papille, sie liegt zuweilen der Unterseite der Klappe an, (p in den Figuren). Die Form der Schlauchblätter ist bei jungen Pflanzen eine von der oben geschilderten abweichende. Zwar standen mir keine aus Sporen entstandene Keimpflanzen zu Gebote, wohl aber solche, die aus Brutknospen entstanden waren. Die sämtlichen drei von mir untersuchten Colura-Arten (ausser *calyptrifolia* noch *tortifolia* und *corynephora*) besitzen nämlich eine ausgiebige ungeschlechtliche Vermehrung durch scheibenförmige, auf der Blattfläche, namentlich auf der Aussenseite des Schlauches entstehende Brutknospen. Auf eine Schilderung derselben will ich hier nicht eingehen, sondern nur erwähnen, dass sie auf einem kurzen, einzelligen Stiele stehen (Fig. 49) und ihre Fläche parallel zu der Blattoberfläche (nicht wie bei *Radula*-Arten rechtwinklig zu derselben) stehen (Fig. 48). Die Pflänzchen entstehen aus einer Randzelle der Brutknospe; die ersten Blätter zeigen keine Sackbildung, schon das dritte wies aber (in einem speciellen Falle) dieselbe auf. Die Schlauchblätter sind aber viel kleiner, als die erwachsener Pflanzen, und es fehlt ihnen die Spitze, so dass sie der oben erwähnten javanischen Colura, resp. dem Fragment derselben sehr ähnlich sehen. Uebrigens besitzen sie auch eine, wenngleich nur kleine Klappe.

Sehr häufig findet man in den Schläuchen Inhaltskörper, namentlich Thiere. Unter diesen fielen besonders auf kleine, mit *Anguillula* jedenfalls nahe verwandte Würmer, zuweilen kleine Crustaceen; ob andere röthliche Klumpen als eingetrocknete Rotatorien zu betrachten sind, wage ich bei der Beschaffenheit derselben nicht mit Sicherheit zu behaupten. Auch Algen fand ich in den Säcken gar nicht selten, namentlich war zuweilen die eng ausgezogene Schlauchspitze ganz vollgepfropft damit. Kann man bei diesen allenfalls noch an ein Eindringen durch Schwärmsporen denken, (zumal die Klappe, soweit meine Beobachtungen an getrocknetem Material darüber eine Entscheidung zulassen, nicht ganz dicht schliesst), so ist dies ausgeschlossen für gelegentlich vorkommende anorganische Körper,

und einen Fall, in welchem ich ein Pinuspollenkorn in einem mit unversehrter Klappe versehenen Sack antraf. Dass diese Körper in den Sack hineingeschwemmt waren, kann natürlich keinem Zweifel unterliegen.

Ueber die Entwicklungsgeschichte der Schlauchblätter liegen mir nur unvollständige Beobachtungen vor, da mein Untersuchungsmaterial dafür nicht ausreichte, namentlich deshalb weil die meisten der vorhandenen Stammspitzen mit der Bildung von Archegonien abschlossen. Zuerst wird, wie es scheint, das junge Blatt auf der Unterseite convex, so dass sich die Ränder bis zur Berührung nähern. Dann folgt ein gesteigertes Flächenwachsthum in einer der Spitze nahe gelegenen Partie, wodurch eine Aussackung entsteht, und die Spitze wie bei *Polyotus* nach unten gerückt wird. Dies tritt besonders deutlich hervor an der grossen Zelle, welche ursprünglich die Spitze der einen Blatthälfte einnahm, später an die Oeffnung des Schlauches zu liegen kommt. Die Verschlussplatte geht offenbar hervor aus *Einer* Zelle, und zwar ist, wie oben bemerkt, bei Entstehung der Zellfläche eine zweischneidige Scheitelzelle betheilig.

Colura calyptrifolia stellt unter den drei genannten *Colura*-Arten den weitest gehenden Fall in Bezug auf Umbildung der Blätter dar. Ihr sei eine kurze Erwähnung von *Colura tortifolia* angeschlossen. Der Schlauch, resp. sackförmige Theil des Blattes ist hier stumpf kegelförmig (Fig. 45, 46) und im Verhältniss zu dem nicht sackförmigen Theil des Blattes viel kleiner als bei *calyptrifolia*, nach mehr reducirt erscheint dieser Theil bei *C. corynephora* (Fig. 52), zusammen mit dem zur Blattbasis (wie bei *calyptrifolia*), verlaufenden röhrenförmigen Theil zeigt der sackförmige Theil des Blattes von *C. tortifolia* mehr eine Keulenform, als dies bei *C. corynephora* (*Κορύνη* = Keule) der Fall ist. Im Uebrigen verweise ich auf die Figur 46, wobei aber zu bemerken ist, dass die freie ventrale Blattrand keineswegs immer so umgeschlagen ist, wie dies in dem gezeichneten Blatte der Fall war. Auch hier ist eine Verschlussplatte vorhanden, (Fig. 47 stellt eine freipräparirte dar) aber an der Basis derselben finden sich nicht die oben für *tortifolia* beschriebenen charakteristischen Zellformen. Sehr

eigenthümlich ist hier der Rahmen construirt, auf welchem die Verschlussplatte aufliegt. Es ist nicht wie bei *C. calyptrifolia* eine einfache, hufeisenförmige Zellreihe, sondern die den Rahmen bildenden Zellen haben nach innen vorspringende schwanzförmige Auswüchse, die sich über einander herlegen, und dadurch entsteht der nach innen vorspringende annähernd halbkreisförmige Rahmen. Die Betheiligung der einzelnen Zellen daran ist eine ungleiche (Fig. 50). Bezeichnen wir den dem freien Blattrande angrenzenden Theil als den äusseren, so beginnt das Auswachsen am inneren Theil des Rahmens. Die hier gelegenen Zellen bilden kleine, die folgenden immer grössere Auswüchse.

Ein junges Schlauchblatt von *Colura tortifolia* gleicht übrigens, wie Fig. 51 zeigt sehr einem solchen von *C. calyptrifolia*.

Noch mehr als bei *C. tortifolia* ist, wie oben erwähnt, die freie Blattfläche entwickelt und der schlauchförmige Theil reducirt bei der *C. corynephora* (Java in foliis, Teysman, Leydener Rijks-herbar) der Sack, der annähernd die Form einer Bischofsmütze hat, erscheint hier nur noch als ein Anhängsel am Blatt (Fig. 52). Die Verschlussplatte habe ich bei dem spärlichen Material nicht näher untersuchen können, zumal die Schlauchwand recht wenig durchsichtig ist. Es scheint die Klappe aus wenigen, der Länge nach aneinanderliegenden Zellen zu bestehen.

Ohne Zweifel wird es ferneren Untersuchungen gelingen, noch andere hierhergehörige Fälle interessanter Blattbildung bei epiphytischen Lebermoosen aufzufinden, und hoffentlich auch die Funktion der oben beschriebenen Klappeneinrichtung im Einzelnen aufzuklären. Meiner Auffassung nach verhalten sich die beschriebenen Formen zu den gewöhnlichen Lebermoosen ähnlich wie *Sphagnum*, *Leucobryum* und *Octoblepharum* zu den übrigen Laubmoosen. Auch bei den letzteren wird ja das Wasser in den durch die Beblätterung und den rasenförmigen Wuchs der Stämmchen gebildeten Hohlräumen festgehalten. Die genannten Formen aber haben durch die bekannten Bauverhältnisse capillare Hohlräume in Innern der Blätter theilweise auch in der Peripherie des Stämmchens geschaffen, welche geeignet sind, die

Schwammwirkung zu erhöhen. Wie in den capillaren Wasserbehältern der oben geschilderten Lebermoose vielfach kleine Thiere vorkommen, so in den „farblosen“ Zellen der *Sphagna* ungemein häufig Algen (auch Infusorien). Besteht also zwischen den genannten Formen der beiden Muscineenabtheilungen eine Analogie, so erinnern die „Wassersäcke“ der Lebermoose in ihren äussern Formverhältnissen mehr an die der Blätter einiger angiospermen Epiphyten und es ist gewiss eine interessante Thatsache, dass auch schon bei den niedersten beblätterten Pflanzen derartige eigenthümliche Gestaltungsverhältnisse auftreten, wie wir sie bei einigen im System viel höher stehenden hochdifferenzirten Samenpflanzen finden. Es sei hier nur an das Verhalten einiger *Asclepiadeen*-Arten erinnert. Während *Conchophyllum imbricatum* auf der Unterseite concave, annähernd dem Panzer einer Schildkröte gleichende Blätter besitzt, welche die aus dem Stamme hervortretenden Wurzeln decken und schützen, geht bei *Dischidia Rafflesiana* ¹⁾ das Concavwerden der Unterseite noch weiter, es entstehen grosse, schlauchförmige Blätter mit enger Mündung. Es ist das im Grunde derselbe Wachsthumprocess, wie er bei der Bildung der „auriculae“ von *Frullania* und *Polyotus* sich findet; wie oben für diese Lebermoose das Auftreten von „Hemmungsbildungen“ nachgewiesen wurde, so hat auch bei *Disch. Rafflesiana* Treub Blätter beobachtet, welche nur auf der Unterseite concav waren, und so dem Jugendstadium der urnenförmigen Blätter entsprechen, welche ebenfalls zuerst kleine, auf der Unterseite concave Blättchen vorstellen.

Was die Funktion der „Urnen“ betrifft, so kann ich mich nur an Treub anschliessen, wogegen Beccari auch jetzt noch eine abweichende Auffassung vertritt.

Bei den genannten Lebermoosen ist die Thatsache, dass die Wassersäcke bei Befeuchtung mit Wasser sich füllen leicht zu constatiren. Bringt man trockene *Frullania* unter das Mikroskop und befeuchtet dieselbe, so füllen sich zunächst nur wenige „auriculae“ ganz mit Wasser, in den meisten bleibt im obern Theil

1) Treub, *Annales* Vol. III pag. 13–37.

eine Luftblase zurück, die erst später entweicht, es werden ihrem Austreten durch die oben erwähnte Verengung der Ausgangsmündung der auricula Schwierigkeiten entgegengesetzt. Bei längerer Befeuchtung z. B. in einem mit Thau vollgesogenen Frullania-Rasen sind die auriculae aber alle mit Wasser gefüllt. Einen Theil desselben verlieren sie wohl durch Verdunstung, obwohl nicht zu vergessen ist, dass die auriculae durch ihre Lage zwischen dem Substrat und dem Oberlappen der Blätter vor Verdunstung einigermassen geschützt sind. Jedenfalls ermöglichen sie der Pflanze zunächst grössere Wassermengen festzuhalten und einen Theil des festgehaltenen Wassers zu verwenden.

Es ist natürlich nicht zu erwarten dass *alle* epiphytischen Lebermoose derartige Anpassungserscheinungen zeigen, wie sie oben nachzuweisen versucht wurden, ebensowenig wie alle epiphytische Farne Nischenblätter besitzen, denn die Epiphyten selbst unterliegen ihrerseits wieder sehr verschiedenen Bedingungen. Wohl aber werden wir, wenn meine Anschauung richtig ist, erwarten können, dass nicht epiphytische, an feuchten Orten wechsende Lebermoose *keine* Wassersäcke zeigen. Einige Beispiele mögen zeigen, dass dies in der That der Fall ist; dieselben sind europäischen Formen entnommen, aber dasselbe gilt, soweit ich sehen kann, auch für die tropischen Formen ¹⁾. Charakteristische erdbewohnende Formen sind z. B. Haplomitrium (dessen systematische Stellung hier nicht in Betracht kommt) Gymnomitrium, Sarcoscyphus, Alicularia, Calypogeia, Geocalyx. Sie alle zeigen keine Andeutung des oben erwähnten Verhältnisses. Ebensowenig die normal erdbewohnenden Plagioclilen (bei denen natürlich ebenso wie bei den andern durch dichtgedrängte Stellung der Blätter capillare Hohlräume entstehen können) und eine ganze Anzahl unter ähnlichen Bedingungen lebenden Jungermannien, z. B. *J. crenulata*, *bicuspidata*, *Lepidozia reptans*. Nur bei einer der von mir daraufhin untersuchten Jungermannien habe ich Wassersäcke angetroffen:

1) Einige derselben werden in der Forsetzung dieser »Studien« bezüglich ihres Aufbaus eingehender erörtert werden.

bei *Jungerm. curvifolia*. Sie kommen hier auf ähnliche Weise zu Stande, wie bei *Lejeunia*, indem sich der Rand des eingeschlagenen Unterlappens dicht an den Oberlappen des Blattes anlegt. Die Oeffnung des sackförmigen Wasserbehälters findet sich nahe an dessen Spitze. Es ist diese Art — welche ich lebend bis jetzt noch nicht untersuchen konnte — indess offenbar keine von denen, die an ständig feuchten Oertlichkeiten sich finden. Sie wird angegeben auf morschen Baumstämmen, abgestorbenen Moospolstern etc. Bei solchen *Jungermannieen* welche in Bächen, an feuchten Stellen u. dgl. wachsen wie *Chiloscyphus polyanthus*, und *Sphagnocoetis comunis* fehlen die Wasserbehälter ebenso wie in den oben angeführten Beispielen.

Scapania — und eine Anzahl *Jungermannia*arten — besitzen sogenannte „*folia complicata*“, d. h. es bildet der Blattunterlappen mit dem Blattoberlappen einen spitzen Winkel. Es wird dadurch aber nicht wie bei *Radula* u. a. eine „Tasche“ gebildet, der Rand des Unterlappens liegt gar nicht der Fläche des Oberlappens an, wie dies bei *Redula* der Fall ist. Auch bei *Madotheca* kommt kein wirklicher Hohlraum zu Stande, der Unterlappen ist hier zuweilen auf der Unterseite concav. Immerhin könnten wir die Einfaltung des Unterlappens als den ersten Schritt zur Herstellung solcher Wassersäcke, wie *Radula*, *Frullania* und *Lejeunia* sie besitzen betrachten ¹⁾. Dass aber in verschiedenen Verwandtschaftsreihen der beblätterten Lebermoose bei epiphytisch lebenden Formen auf verschiedene Weise Organe derselben Funktion zu Stande gekommen sind, dürfte aus dem Obigen hervorgehen.

Hier sei nur noch hervorgehoben, dass ein capillares Festhalten von Wasser auch noch auf andere Weise bei den beblätterten Lebermoosen erfolgen kann, nämlich dadurch, dass das Blatt in zahlreiche feine Zipfel zerschlitzt ist, wie bei *Trichocolea*, so dass das Stämmchen von einem durch diese Zipfel gebildeten System capillarer Hohlräume umgeben ist.

1) D. h. dass bei den Vorfahren speciell von *Frullania* die Blattbildung eine ähnliche gewesen sein möge, wie bei *Madotheca*.

B. Von einigen der oben erwähnten javanischen Lebermoose wurde erwähnt, das sie auf Blättern anderer Pflanzen (besonders häufig auf denen mancher Farne, die ebenfalls Lokalitäten, mit grosser Luftfeuchtigkeit lieben) vorkommen. Sie sind an die glatte Oberfläche ihres Substrats angeheftet durch zahlreiche Haarwurzeln, welche bei den Radula-Arten aus den tiefsten Stellen der Wassersäcke, bei andern aus dem Stämmchen, oft büschelweise (wie bei der gleich zu nennenden Lejeunia-Art) entspringen. Dagegen ist nicht ohne Weiteres einzusehen, wie junge Pflanzen rasch genug im Stande sein können, sich auf der oft recht glatten Laubfläche zu befestigen, und dem Abspülen durch die bekanntlich meist sehr intensiven tropischen Regengüsse zu entgehen. In der That finden sich denn auch Einrichtungen, welche dies verhindern, und die ein rasches Befestigen auf der Blattfläche (resp. auf der Rinde) gestatten. Diese Einrichtung ist genau dieselbe, welche wir in dem Vegetationskörper vieler epiphytischer Algen getroffen sehen — einige derselben kommen mit den genannten Lebermoosen zusammen auf den Blättern vieler Tropenpflanzen vor. Diese Algen sind ausgezeichnet durch den Besitz eines *scheibenförmigen Vegetationskörpers*, eine Form welche wir in den verschiedensten Abtheilungen wiederfinden. Ich erinnere nur an die Chlorophyceen Coleochaete, die Phaeophyceen Myrionema, die Florideen Melobesia. Es handelt sich bei dieser Form des Thallus offenbar um eine Anpassung an die epiphytische Lebensweise, nicht aber um einen systematischen Charakter. Letzteres wurde öfters übersehen, als man Chlorophyceen ¹⁾ mit scheibenförmigem Thallus zu Coleochaete stellte, mit welcher viele derselben offenbar sehr wenig Verwandtschaft haben. Die Scheibenform ermöglicht ein festes Anhaften an das Substrat dadurch, dass sie eine grosse Fläche des Epiphyten mit dem ersteren in Berührung bringt. Das Anheften erfolgt theils durch Verschleimung der Zellmem-

1) Solche kommen namentlich unter den tropischen blattbewohnenden Algen vor. Ich habe mit Rücksicht auf eine Angabe von Mettenius (Hymenophyllaceen pag. 464) nach Coleochaeten darunter gesucht, aber nie eine dahin gehörende Form finden können.

branen (resp. Schleimaussonderung) theils durch Bildung besonderer Haftorgane. Auch bei der Keimung bilden solche Algen gewöhnlich sofort eine Haftscheibe, aus resp. an der sich der Thallus dann entwickelt. In dieser Beziehung stimmen nun eine ganze Anzahl Lebermoose mit den genannten Algen überein: auch sie bilden oft recht umfangreiche Haftscheiben, an denen dann die beblätterte Pflanze entsteht. So ist schon lange ¹⁾ bekannt, dass bei der Keimung van *Radula complanata* ein scheibenförmiges Gebilde entsteht, ohne dass diese, von der anderer folioser Lebermoose abweichende Keimungsform mit der Lebensweise der Pflanze in Beziehung gebracht worden wäre, wie denn überhaupt eine scharfe Sonderung von „rein morphologischen“ und von „Anpassungs“-Eigenschaften bei den Keimstadien der Lebermoose wie anderer Muscineen bis jetzt noch nicht versucht worden ist. Wie bei der Keimung, so sehen wir nun auch bei der Brutknospenbildung epiphytischer Lebermoose die Haftscheibenform auftreten. Solche scheibenförmigen ²⁾ Brutknospen sind ebenfalls bei der europäischen *Radula complanata* bekannt, ihre biologische Bedeutung wird, wie ich glaube, aus dem Folgenden ohne Weiteres hervorgehen.

Ich fand scheibenförmige Brutknospen bei verschiedenen javanischen *Radula*- und *Lejeunia*arten (auch bei der europäischen *L. minutissima* und *inconspicua* ³⁾), wie oben erwähnt, bei der Gattung *Colura*, und dem unten zu beschreibenden höchst eigenthümlichen neuen auf Blättern von *Ophioglossum pendulum* von mir gefundenen Lebermoos. Hier seien nur einige besonders instructive Fälle kurz geschildert.

1) *Lejeunia Goebeli* Gottsche in litt.; auf den Blättern von *Hymenophyllum*-Arten wachsend. Die Brutknospen finden sich in ziemlich grosser Anzahl auf der Unterseite des Blattoberlappens (Fig. 54) und sind, wie bei allen *Lejeunia*- und *Colura*-

1) Hofmeister vergl. Unters. pag. 29.

2) Die Brutknospen der terrestrischen Marchantieen sind nicht scheiben- sondern linsenförmig.

3) Entstehung und Zellenanordnung der Brutknospen stimmen ganz mit der unten geschilderten überein.

Arten, bei denen ich sie fand, so gestellt, dass ihre Fläche der Blattfläche parallel ist. Sie gehen aus *Einer* Blattzelle hervor, und stehen auf einem kurzen, einzelligen Stiel, den man nach dem Abfallen der Brutknospen mit Schleim umgeben findet, (Fig. 56, b) wohl weil die Ablösung unter Verquellung einer Membranschicht erfolgt. Die im Umriss annähernd kreisförmige Brutknospenmutterzelle theilt sich zunächst durch eine Radialwand (1, 1 Fig. 55) in zwei, annähernd gleiche Zellen. In jeder derselben folgt eine, die Zelle in zwei ungleich grosse Hälften theilende Antikline (2, 2 Fig. 55). In der kleineren Hälfte jeder der beiden Zellen treten nur wenige (aus den Figuren ersichtliche) antikline und perikline Theilungswände auf. Die grössere aber segmentirt sich weiter nach Art einer „zweischneidigen“ Scheitelzelle, deren Segmente dann weiter durch Anti- und Periklinen gefächert werden. So kommt es, dass an einer „fertigen“ d. h. zum Abfallen bereiten Brutknospe, welche annähernd elliptischen Umriss hat, an jedem der beiden Enden eine „zweischneidige“ Scheitelzelle sich befindet, (Fig. 57.) welche nur durch Brechung ihrer Wände zuweilen weniger scharf hervortritt. Ausserdem besitzt die Brutknospe schon vor dem Abfallen die Anlagen zu, meist vier, Haftorganen (s Fig. 57) welche über die Fläche der Brutknospe nach oben und unten vorspringen. Sie unterscheiden sich von übrigen Zellen auch durch die Beschaffenheit ihrer Wand (Fig. 58) und ihres Inhalts. Die erstere erscheint ziemlich stark verdickt, besitzt aber oben und unten einen Tüpfel, möglich, dass das, wie es scheint, ebenfalls Schleim enthaltende Protoplasma denselben durch die dem Substrat zugekehrte Tüpfelstelle austreten lässt, obwohl ja auch durch Vergallertung der äusseren Membranschichten ein Anheften eintreten kann. Jedenfalls haften die abgefallenen Brutknospen ziemlich fest auf den Blättern ¹⁾.

Stadien wie das Fig. 59 abgebildete zeigen, dass die abgefallene Brutknospe zunächst als solche weiter wachsen kann. Denn

1) Zahl und Vertheilung der Haftorgane sind an den Brutknospen nicht ganz constant, indess soll hier nicht näher darauf eingegangen werden.

vergleicht man diese Brutknospe mit der grössten dem Stiele noch ansitzenden, so ergibt sich, dass in den beiden Scheitelzellen noch weitere Segmentirungen stattgehabt haben müssen; in viel auffallenderer Weise tritt ein solches selbständiges Wachstum der Brutknospe auf bei den nachher anzuführenden Radula-Arten. Immerhin ist bei der in Rede stehenden *Lejeunia*art das Wachstum der Brutknospe nur ein relativ unbeträchtliches ¹⁾, bald entsteht an ihr die beblätterte Pflanze, und zwar gewöhnlich aus einer der beiden Scheitelzellen, und in der Art, dass die dem Substrate zugekehrte Seite die morphologische Unterseite des Pflänzchens ist. Ich zweifle nicht daran, dass aus der „zweischneidigen“ direkt eine „dreiseitige“ Scheitelzelle herausgeschnitten wird, habe aber den Vorgang nicht näher untersucht. Die junge Pflanze bringt zunächst kleine unvollkommene Blätter hervor (das erste b in Fig. 59 bestand nur aus drei Zellen) um bald die definitive Blattform zu erreichen, Amphigastrien besitzt die Pflanze nicht. Uebrigens ist die Entstehung der letzteren nicht an die Brutknospenscheitelzellen gebunden, ich habe auch aus den in Fig. 59 mit p bezeichneten Zellen Pflänzchen hervorgehen sehen. Auch die Zahl und Lage der Schleimzellen ist nicht stets die der Fig. 57; indess würde eine Aufzählung der hiebei stattfindenden Variationen kaum Interesse bieten. Höchst wahrscheinlich bildet sich eine Haftscheibe auch bei der Sporenkeimung, welche meines Wissens noch bei keiner *Lejeunia* bekannt ist, aus.

2) Auch bei den untersuchten Radula-Arten stehen die Brutknospen auf einem kurzen, einzelligen Still, sind aber rechtwinklig, nicht parallel zur Blattfläche orientirt.

Angeführt sei zunächst *Radula Hedingeri* m., welche ich auf den glatten Blättern eines Farn (wahrscheinlich *Antrophyum*) am Salak fand. Fig. 64 zeigt eine der Brutknospen, die hier ebenfalls auf der Fläche des Radulablattes (bei andern Arten

1) Die in Fig. 59 dargestellte Brutknospe war übrigens nicht die, welche — unter den beobachteten — die Erscheinung des Weiterwachsens nach dem Abfallen im ausgesuchtesten Maasse zeigte.

nur aus dessen Randzellen) entspringen. Die Zellenanordnung dieser Brutknospen ist eine ganz andere, als die derjenigen von *Lejeunia*, es sei hier nur angeführt, dass Scheitelzellen sich an denselben nicht finden, vielmehr die junge Brutknospenmutterzelle sich durch eine Anzahl von Längswänden theilt, zwischen denen dann Querwände auftreten. Die abgefallene Brutknospe ist eine aus zahlreichen Zellen gebildete, annähernd kreisförmige Scheibe (Fig. 64) an welcher die Stelle, wo sie dem Stiel aufsass, (A Fig. 64) leicht zu erkennen ist. Die hier gelegenen Zellen wachsen zu Haftwurzeln aus (vgl. Fig. 65), solche, am Ende lappig verzweigte Haftorgane (aus je einer Zelle gebildet) entwickeln sich auch aus den, dem Rande der Brutknospe nahegelegenen Zellen der Unterseite. Die Mitte der Brutknospe erscheint häufig nach oben convex gewölbt, was das Fehlen der Haftorgane in diesem Theil ohne Weiteres verständlich macht. Die Thatsache, dass in abgefallenen, auf einem Farnblatte liegenden Brutknospen in den Randzellen dünne, offenbar noch nicht lange entstandene Theilungswände vorhanden sind, scheint mir daraufhinzudeuten, dass die Brutknospen zunächst noch ihre Fläche durch Marginalwachsthum vergrössern. Dann aber tritt ein höchst eigenartiger Wachsthumsvorgang ein. *Aus der Brutknospe entwickelt sich ein dieselbe an Grösse mehrfach übertreffender, dem Substrat angedrückter, nicht selten seitliche Sprossungen zeigender Thallus oder „Flachspross“* (Fig. 61, 62, 63 Th.), an dem sodann die junge Pflanze entsteht. Es ist klar, dass dadurch der letzteren ein noch festerer Halt auf dem Substrate ermöglicht wird, denn der Thallus bildet auf seiner Unterseite zahlreiche Haftorgane aus; die Bildung des Thallus erscheint nur als eine Steigerung des in der Form der Brutknospe schon ausgeprägten Anpassungsverhältnisses.

Der Ort an welchem der „Thallus“ angelegt wird, ist kein ganz bestimmter. Meist ist es, wie Fig. 65 zeigt, eine der Seiten der Brutknospen (wenn wir die Anheftungsstelle als ihre Basis, die derselben diametral gegenüberliegende Partie als ihre Spitze bezeichnen), nur die Basis ist als Entstehungsort nach dem Obigen ausgeschlossen.

Die Anlage erfolgt durch Auswachsen einer Gruppe von Randzellen. Dieselben zeigen dabei das bekannte Auseinanderstrahlen der antiklinen Zellwände, wie es ebenso eintritt bei der Anlage eines Melobesienthallus an der Haftscheibe (vgl. die von Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie pag. 530, wiedergebene Figur Rosanoffs) ebenso auch bei der Entstehung des Thallus aus der bei der Schwärmsporenkeimung entstandenen Haftscheibe einer, in Java auf Blättern sehr verbreiteten grünen Alge (Fig. 69, 68). Diese Zellenanordnung ist auch während des ferneren Wachstums des Thallus stets zu beobachten, er erhält seine bandförmige Gestalt, indem die äusseren Zellreihen stets ihr Wachstum frühe abschliessen, während die apikale, mittlere Partie weiter wächst, eine Wachstumsvertheilung, deren einfachstes Schema beim Aufbau des Laubmoos-Archegonium gegeben ist (vgl. Fig. 18 B in Goebel, die Muscineen, Schenks Handbuch II Bd pag. 377). Häufig wird mehr als ein Thallus an einer Brutknospe angelegt, gelegentlich findet man zwei Anlagen in unmittelbarer Nähe, von denen aber in den untersuchten Fällen stets nur eine sich weiter entwickelte. (Vgl. auch die, von *Radula tjibodensis* m. entnommene Fig. 60).

Wie schon oben erwähnt, bildet der Thallus nicht selten Auszweigungen, die durch Auswachsen einiger Randzellen (und zwar, wie es scheint gewöhnlich solcher, die schon in den Dauerzustand übergegangen sind) entstehen, und ihrerseits weitere Auszweigungen bilden können (Fig. 67).

Der eben genannten Art ganz ähnlich verhält sich *Radula tjibodensis*, nur dass bei ihr der Thallus viel kleiner bleibt, und — wenigstens in weitaus den meisten Fällen — die Grösse der Brutknospe nicht erreicht (Fig. 60).

Die junge beblätterte Pflanze findet sich stets auf der Unterseite des „Thallus“, nahe dem Rand derselben. Da eine, wohl ohne Zweifel als Sprossscheitelzelle anzusprechende besonders grosse und plasmareiche Randzelle beobachtet wurde, ferner die einzige beobachtete ganz junge Anlage sehr nahe am Thallusrande sich befand, so ist wohl nicht daran zu zweifeln dass die Sprossanlage aus einer (zur Scheitelzelle sich gestal-

tenden resp. dieselbe liefernden), Randzelle hervorgeht. Die Sprossanlage gelangt dadurch auf die Unterseite, dass die neben der Sprossanlage gelegenen Randpartieen des Thallus weiter wachsen. Diess schliesse ich daraus, dass die über die Sprossanlage fortgewachsene Thalluspartie bei näherer Untersuchung in jüngeren Stadien eine feine Spalte zeigt, die sich aber durch vollständige Näherung der Ränder und nachherige Verwachsung schliesst, es gleicht dann dieser Theil ganz dem übrigen des Thallus.

Dass der Thallus, ebenso wie die Brutknospe eine einfache Zellschicht ist, geht aus seiner oben kurz besprochenen Entwicklung hervor. Sein Wachstum ist mit dem Auftreten der beblätterten Pflanze abgeschlossen, gelegentlich mögen wohl Randsprossungen desselben zu einem neuen, ebenfalls eine beblätterte Pflanze bildenden Thallus heranwachsen.

3) In viel auffallenderer Weise kehrt die Thatsache, dass der beblätterten Pflanze ein Thallus vorangeht, wieder bei einem epiphytischen Lebermoos, welches ich auf den Blättern von *Ophioglossum pendulum* in Westjava traf, ohne Zweifel ist es weiter verbreitet, seiner Kleinheit wegen ist es sehr leicht zu übersehen, um so mehr, als es dem Substrate dicht angedrückt ist. Da ich, wie unten näher auszuführen sein wird, bei diesem merkwürdigen Moos keine Früchte antraf (offenbar fällt hier wie bei andern Muscineen die Fructificationszeit in das Ende des Westmonsuns) so vermag ich nicht anzugeben, ob die Pflanze vielleicht einer der bekannten Gattungen anzuschliessen ist, ich benenne sie der Kürze wegen vorläufig als *Metzgeriopsis pusilla m.*

Auf den *Ophioglossum*blättern bemerkt man zunächst einen, an manche *Metzgeria*-Arten erinnernden sehr kleinen *Thallus*. Seine Breite beträgt im Durchschnitt von 10 Messungen 0,25 mm. Er ist reich *verzweigt* (Fig. 70) und zwar monopodial, an den Hauptsprossen wird abwechselnd rechts und links ein Ast gebildet, der sich seinerseits weiter verzweigt. Die so entstandenen Verzweigungssysteme bilden eine Ausbreitung von wenig (2—4 mm.) Länge. Eine Mittelrippe (wie *Metzgeria*) besitzt der Thallus

nicht, vielmehr besteht er nur aus *Einer* Zellschicht, welche durch auf der Thallusunterseite entspringende Hafthaarwurzeln am Substrate befestigt ist. Ausserdem ist der Thallus charakterisirt durch randständige, aus einer kurzen Zellreihe bestehende *Haare* (auf die unten zurückzukommen sein wird), und durch scheibenförmige *Brutknospen*. Diese entspringen auf der Thallusoberseite, der Fläche desselben parallel (Fig. 72), gewöhnlich aus einer Randzelle, und zwar meist aus der unter jeder Haarinsertion gelegenen (b Fig. 71). Gelegentlich tragen auch andere Zellen der Thallusoberseite Brutknospen¹⁾. Die Entwicklung der letzteren und die Zellenanordnung stimmt vollständig mit der für *Lejeunia* oben angegebenen überein, jede Brutknospe besitzt also auch hier zwei Scheitelzellen; der kurze Stiel (resp. die Trägerzelle) der Brutknospen ist im Stande, nachdem die erste Brutknospe abgefallen ist, noch eine weitere (vielleicht mehrere hintereinander) zu erzeugen. Deshalb findet man statt der ursprünglich vorhandenen progressiven Anordnung der Brutknospen häufig zwischen ältern jüngere Stadien derselben. Die Aehnlichkeit mit *Metzgeria* tritt besonders bei Betrachtung des Vegetationspunktes hervor. Auch *Metzgeriopsis* besitzt nämlich eine „zweischneidige“ Scheitelzelle (s Fig 71). Die Segmente, deren freie Aussenwand, wie die Figuren zeigen, kürzer ist, als die Innenwand werden zunächst durch perikline Wände getheilt²⁾. Dann tritt in jeder der Zellen eine Antikline auf, in bei weitem den meisten Fällen gehen aus jedem Segment nur zwei Zellagen hervor. Jedes Segment erzeugt eines der Randhaare; in der dem nächst jüngeren (auf derselben Seite gelegenen) Segmente angrenzenden Aussenzelle tritt eine Antikline auf, dieser setzt sich eine zweite entgegengesetzt geneigte an, und die so abgeschnittene Aussenzelle verlängert sich und theilt sich durch einige Querwände. Daraus erklärt sich auch die Anordnung der Zellen an der Basis des „Haares“ dessen Zellen

1) Am seltensten die Spitzen der randständigen »Haare.«

2) Auf eine Beschreibung der Reihenfolge im Auftreten der Theilungswände verzichte ich, unter Verweisung auf die Figuren.

übrigens Chlorophyll führen. Auch die Verzweigung von Metzgeriopsis stimmt mit der von Metzgeria überein. In Fig. 71 ist in dem viertjüngsten Segmente eine neue Scheitelzelle s_1 aufgetreten, die nun, in derselben Weise sich segmentierend wie die Scheitelzelle des Hauptsprosses (s) zur Scheitelzelle eines Seitensprosses wird. Aehnliche Zweiganfänge verschiedener Entwicklung sind auch in andern Figuren (zB. 85, sa, sb) sichtbar.

Die Keimung der Brutknospen besteht, wie die Figuren 74 und 75 zeigen, einfach darin, dass aus einer der Brutknospenscheitelzellen sich ein Thallus-Spross entwickelt, dessen Scheitelzelle die Segmentierung der Brutknospenscheitelzelle fortsetzt. Selten macht auch die zweite Brutknospenscheitelzelle den Versuch, einen Thallus anzulegen, ich habe denselben nie zu voller Entwicklung kommen sehen. Noch seltener ist es, dass eine andere Zelle, und zwar eine der vier der ersten Wand angrenzenden Aussenzellen (z. B. b in Fig. 75) zur Thallusscheitelzelle wird. Manche Brutknospen bilden auch gar keinen Thallus sondern *sekundäre Brutknospen* (Fig. 77, 78). Es tritt dieser an die Bildung von Sekundärgonidien bei manchen Pilzsporen erinnernde Fall wahrscheinlich bei solchen Brutknospen ein, welche ungünstige Keimungsbedingungen gefunden haben. Am häufigsten treten die sekundären Brutknospen auf den Brutknospenscheitelzellen auf; dazu sei bemerkt, dass auch an den Thallussprossen die Bildung einer Brutknospe aus einer Sprossscheitelzelle (welche damit natürlich ihr Wachstum abgeschlossen hat) nicht zu den Seltenheiten gehört. (Vgl. Fig. 76). Den zweiten Fall zeigt Fig. 78 hier sind die Brutknospen aus zweien der oben erwähnten Randzellen entstanden. Wie Metzgeria besitzt Metzgeriopsis ferner auch aus einer Randzelle des Thallus hervorgehende Adventivsprosse (Fig. 79 A) deren Auftreten an Verletzungen oder Wachstumstörungen des Thallus gebunden zu sein scheint; wenigstens findet man sie besonders an Sprossen welche Verletzungen aufweisen. Dass auch die Scheitelzelle selbst Adventivspross-artig auswachsen kann, zeigt Fig. 86. Hier sei auch erwähnt, dass in den älteren Partien des Thallus die Zellen da, wo sie zusammenstossen, Zwischenräume zeigen. Ich habe aber

nicht untersucht ob eine wirkliche Spaltung der Zellmembran oder nur eine starke Quellung der Mittellamelle vorliegt. Wir haben nach dem bis jetzt Mitgetheilten vor uns einen reich und gesetzmässig verzweigten Thallus, ausgerüstet mit ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorganen und einer bedeutenden Regenerationsfähigkeit. Jeder wird wohl, da die Zellstruktur die Zugehörigkeit zu den Lebermoosen zu erkennen gibt, das Gebilde zu den thallosen Lebermoosen stellen. Anders wenn man die Bildung der Fortpflanzungsorgane untersucht.

Antheridien und Archegonien stehen auf beblätterten, aus dem Thallus entspringenden Sprossen, die in ihrer Ausbildung durchaus mit der der foliosen Lebermoose übereinstimmen. Anfangs hielt ich die aus dem Thallus entspringenden beblätterten Sprosse für einem andern Lebermoos zugehörig, genauere Betrachtung zeigt aber sofort, dass es die Fruchtsprosse von Metzgeriopsis sind. Männliche fand ich in grösserer Anzahl, und in den verschiedensten Entwicklungsstadien, weibliche nur sehr wenige. Die männlichen Sprosse sind zweizeilig beblättert, ohne Rudimente von Amphigastrien. Mit Ausnahme der beiden ersten, kleinbleibenden Blätter trägt jedes Blatt zwei Antheridien verschiedenen Alters in seiner Achsel. In Form und Stellung stimmen die Antheridien durchaus mit denen anderer folioser Lebermoose überein. Die Blätter sind zweilappig bei den sterilen ist der Oberlappen grösser, als der Unterlappen, bei den fertilen sind die beiden Lappen fast gleich gross. Aus der Unterseite des Stämmchens entspringen namentlich an seiner Basis zahlreiche einzellige Haftwurzeln.

Die weiblichen Fruchtsprosse enthalten *Ein*, offenbar aus der Scheitelzelle hervorgegangenes Archegonium Fig. 81. Auf die beiden ersten Blätter folgten in einem Fall ein weiteres, grösseres dann zwei grosse „Perichaetial“-blätter, auf diese folgt das, im vorliegenden Fall erst in Form eines Ringwalles das einzige Archegonium umgebende Perigonium. Das oberste der Perichaetialblätter weicht von den sterilen und denjenigen des Antheridiensprosses auch dadurch ab, dass es am Rande gegliederte Haare (Zellreihen) besitzt, und Brutknospen produ-

cirt¹⁾, Eigenthümlichkeiten, in welchen es mit dem „Thallus“ übereinstimmt, auch die Form und Bildungsweise der Brutknospen sind durchaus dieselben.

Beiderlei Sexualsprosse gehen hervor aus der Scheitelzelle eines Thallussprosses. Der Thallus schliesst aber sein Wachsthum damit keineswegs ab. Seitlich bilden sich vielmehr auf die oben beschriebene Art die Anlagen von einem oder häufiger zwei Thallusästen, in letzterem Falle findet man die Fruchtsprosse dann in der Gabel zwischen zwei Thallusästen. Ein Thallus kann eine ganze Anzahl von Fruchtsprossen erzeugen²⁾ (vgl. das Habitusbild Fig. 70, F sind junge Fruchtsprosse).

Die Anlage eines Fruchtsprosses erfolgt, indem die Thallusscheitelzelle ihre Form und Segmentirung ändert, es geht aus ihr eine „dreiseitig-pyramidale“ hervor, wie sie ja bei allen untersuchten foliosen Lebermoosen sich findet. Die eine Kante der Scheitelzelle sieht nach oben³⁾, ihre eine, schmälere, Seitenfläche ist der Thallusunterseite zugewendet.

Fig. 84 und 85 stellen jugendlichen Entwicklungsstadien zweier Fruchtsprosse in der Ansicht von der Thallus-Oberseite (a) und Unterseite (b) dar. In Fig. 84 sind 4 Segmente gebildet. Von diesen sind die beiden nach oben convergirenden zur Anlage der ersten beiden Blätter verwendet, dem ersten Blatte grenzt Segment vier an, aus dem ebenfalls ein Blatthervorgehen wird, das nach der Thallusunterseite hin gerichtete Segment wird zum Aufbau des Stämmchens verwendet. In Figur 85 ist schon ein zweites solches Segment gebildet, während erst zwei seitliche vorhanden sind, woraus wohl geschlossen werden darf, dass die Reihenfolge der ersten Theilungswände nicht immer dieselbe ist. Aeltere Stadien zeigen Figur 82 und 85, aus ihnen, wie aus den eben geschilderten

1) Unter den zahlreichen beobachteten männlichen Sexualsprossen fanden sich nur zwei mit brutknospentragenden Blättern.

2) Da ich nur zwei weibliche Sexualsprosse fand, so vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben, ob männliche und weibliche Sexualorgane (wie es in den untersuchten Fällen geschah) immer auf verschiedenen Thallusindividuen gebildet werden.

3) Zuweilen ist die Grundfläche der neugebildeten Sprossscheitelzelle ganz auf die Thallusunterseite gerückt.

geht hervor, dass die ersten beiden Blätter annähernd an der Trennungslinie von Ober- und Unterlappen an die ihnen angrenzenden älteren Segmentwände der Thallusscheitelzelle angeheftet sind. Sie unterscheiden sich dadurch und durch ihre geringere Grösse von den folgenden Blättern. Es wird sich demnach der Uebergang der zweischneidigen in die dreiseitige Scheitelzelle leicht construiren lassen, statt einer Beschreibung verweise ich auf das Schema Fig. 87 (unter Hinweis auf das oben über die Reihenfolge der Wände Bemerkte) und füge nur noch hinzu, dass die Form der zweischneidigen Scheitelzelle bei ihrem Uebergange sich auch insofern ändert, als die innere Kante derselben durch eine Wölbung ersetzt wird.

Metzgeriopsis vereinigt nach der oben gegebenen Schilderung in höchst eigenthümlicher Weise den Charakter eines thallosen und eines foliosen Lebermooses. Der erstere ist auf den *vegetativen* Abschnitt der Entwicklung beschränkt der letztere auf die Sprosse welche die *Geschlechtsorgane* hervorbringen. Denn auch die Blätter der Geschlechtssprosse, obwohl sie zugleich als Assimilationsorgane dienen, sind im Wesentlichen doch nur Hüllen der Antheridien und Archegonien. Ob etwa die Antheridiensprosse die Fähigkeit haben späterhin vegetativ weiterzuwachsen, vermag ich nicht anzugeben, angetroffen habe ich derartige — an sich ja sehr wohl denkbare — Fälle nicht. Es sei hier ferner noch darin erinnert, dass der Thallus ein grosses Mass von Selbständigkeit besitzt, als vollständig unabhängige, mit reichlichen Reproduktionsmitteln ausgestattete Generation erscheint, an welcher die Sexualsprosse nur Anhängsel darstellen, welche nicht den Abschluss der Entwicklung des ganzen Thallus-Sprosssystems bedingen.

Diese Thatsache kann nun, wie mir scheint, in doppelter Weise aufgefasst werden. Entweder man hält Metzgeriopsis für ein *reducirtes* folioses Lebermoos, den Thallus für einen hoch entwickelten „Vorkeim“ desselben, oder man sieht in ihr eine ursprünglich thallose Form, welche in ihren Fruchstäben den Charakter einer foliosen erreicht.

Es ist nicht schwer, sich, vom ersten Satz des Dilemma's

ausgehend die Entstehung dieser Form zu denken. Erinnern wir uns der für *Lejeunia* oben geschilderten Verhältnisse. Wir brauchen nur anzunehmen, dass aus den Brutknospen statt des relativ unbeträchtlichen Wachstums, welches sie nach ihrem Abfallen und vor dem Auftreten eines beblätterten Sprosses an ihnen zeigen, ein Thallus sich entwickle, wie bei den geschilderten beiden *Radula*-Arten, nur dass hier die Zellenanordnung eine andere, auf Fortsetzung der Brutknospenscheitelzellen-Segmentirung beruhende wäre. Auch bei *Radula Hedingeri* m. kommt ja nach dem Obigen eine, wenngleich nicht gesetzmässige und mehr den Charakter der Adventivsprossbildung tragende Auszweigung des Thallus zu Stande. In Beziehung zu dieser ausgiebigen Thallusentwicklung müsste dann eine Reduktion des beblätterten Sprosssystemes eingetreten sein, welches, da die Assimilation zum weitaus grössten Theile dem Thallus zufällt, nun nur noch in Form der Sexualsprosse erscheint.

So sehr eine derartige Annahme nun auch in Uebereinstimmung mit dem oben für *Lejeunia*- und *Radula*-Arten Geschilderten stehen würde, so scheint mir doch die andere Möglichkeit als die wahrscheinlichere, und zwar aus Gründen allgemeiner Natur.

Zunächst sei hier angeführt, dass den von Metzgeriopsis angeführten Verhältnissen bis jetzt — so weit meine Kenntnisse reichen — nur eine Form an die Seite gestellt werden kann. Es ist dies *Cephalozia* (*Pteropsiella*) *frondiformis* Spruce ¹⁾. Dieses südamerikanische Lebermoos wächst auf der verwitternden Rinde alter Bäume, abgefallenen holzigen Früchten, wie es scheint auch auf Erde ²⁾. Es besitzt ebenfalls einen Thallus, welcher aber von dem von Metzgeriopsis sich bedeutend unterscheidet, vor Allem dadurch, dass er eine Mittelrippe besitzt, und ganz anders verzweigt ist, die Zweige entspringen nämlich nach Spruce's Angaben und Zeichnungen auf der Unterseite der Mittelrippe, hier entspringen auch die diöcisch vertheilten

1) Spruce, *conspectus hepaticarum*, Transactions und proceedings of the botanical Society, Edinburgh Vol. XV pars II.

2) Leider konnte ich mir kein Untersuchungsmaterial verschaffen.

beblätterten Sexualsprosse. Nur von den männlichen „Amenta“ wird angegeben — „raro in frondis ipsius apice terminales.“ Leider hat der Entdecker dieser interessanten Form keine Mittheilungen über den Bau des Vegetationspunktes, die Anlage der Verzweigungen etc. gemacht. Besonders wichtig scheint es mir zu erfahren, ob bei *Cephalozia frondiformis* etwa auch wie bei *Metzgeriopsis* am Vegetationspunkt gesetzmässig seitliche, hier als die oben angeführten „Haare“ erscheinenden Anhänge gebildet werden. Denn nach den bestbegründeten Anschauungen, welche wir heutzutage über die Phylogenie des Jungermanniaceenblattes haben, ist dasselbe hervorgegangen aus Haarbildungen, wie denn auch die „Primärblätter“ z. B. bei der Keimung von *Jungermannia bicuspidata* u. a. auftreten in Form kurzer Zellreihen (vgl. *Metzgeriopsis*). Wir können uns denken — und diese Vorstellung wird gestützt durch eine ganze Reihe von Thatsachen, — dass die Blätter der foliosen Jungermannien aus einfacher gebauten Anhängen ursprünglich thalloser Formen entstanden, zunächst als *Hüllen der Sexualorgane*. Denn das „Bestreben“ diese letzteren mit schützenden Hüllen zu umgeben, lässt sich durch die ganze Lebermoosreihe hindurch verfolgen. Ich erinnere an die Hüllschuppen, welche die Archegonien von *Marchantia* umgeben, an das taschenförmige Involucrum der Archegonienstände von *Pellia*, an die blattartigen Schüppchen, welche die Antheridien von *Blyttia*, *Mörkia* u. a. umgeben, Verhältnisse, welche durch Leitgebs eingehende Untersuchungen genau dargelegt worden sind. Tritt die Blattbildung nun in einem immer früheren, vor die Bildung der Sexualorgane fallenden Stadium ein, so resultirt daraus die gewöhnliche beblätterte Form, als deren unwesentlicher, weil in seiner Entwicklung abgekürzter Vorläufer der thallose „Vorkeim“ erscheint. Ist die eben kurz angedeutete, anderwärts weiter auszuführende Auffassung richtig, so erscheinen Formen wie *Metzgeriopsis* und *Pteropsiella* (*Cephalozia frondiformis*) als alte, der ursprünglichen Form noch viel näher stehende. Oder sollen wir etwa eine dritte Möglichkeit zur Lösung der Fragen, zu denen diese meiner Ansicht nach im höchsten Grad merkwürdige Formen

unwillkürlich anregen herbeiziehen? Es wäre die, dass in dem Thallus eine Umbildung eines beblätterten Stämmchens zu sehen wäre, ähnlich der Cladodienbildung höherer Pflanzen. Damit verbunden wäre eine Aenderung der Scheitelzellsegmentirung¹⁾, die seitlichen Anhänge von Metzgeriopsis würden dann also reducirten Blättern entsprechen. Diese Annahme erscheint mir indess aus mehr als einem Grund äusserst unwahrscheinlich. Allein dieselbe Frage kehrt wieder bei einem andern, in den Bergwäldern Westjava's²⁾ weit verbreiteten (von Sande-Lacoste merkwürdiger Weise nicht mit aufgezählten) Lebermoos, der *Zoopsis argentea*.

Diese Pflanze erscheint dem blossen Augen in Form dünner, verzweigter Fäden, deren Breitendurchmesser an den gemessenen Exemplaren 0,1 bis 0,2 mm betrug.

Dass *Zoopsis*³⁾ ursprünglich für ein thalloses Lebermoos gehalten wurde, ist vor eingehenderer Untersuchung leicht verständlich. Der „Thallus“ ist abgeflacht, er besitzt (gewöhnlich) sechs chlorophyllhaltige Rindenzellen, von denen die zwei nach oben gekehrten viel breiter sind, als die andern, sie nehmen die ganze Oberseite und einen beträchtlichen Theil der Flanken ein. Der hierin ausgeprägte dorsiventrale Charakter des Thallus spricht sich auch darin aus, dass die beiden nach unten gekehrten Zellreihen sehr schmal sind. Am Rande und auf der Unterseite finden sich eigenthümliche Bildungen (Fig. 88) welche, wie Leitgeb und Lindberg nachgewiesen haben, als „verkümmerte“ Blätter zu betrachten sind. Es sind haarförmige Gebilde, die zu zweien nebeneinander, jedes auf einer besonderen, bei den randständigen über den Thallusrand vorspringenden Zelle, sitzen. Die (chlorophyllhaltigen) meist wurstförmig gekrümmten Zellen sitzen den Trägerzellen etwa in der

1) Wie das bei der Laubmoosgattung *Fissidens* vorkommt.

2) Ich fand *Zoopsis* zuerst zusammen mit einer kleinen *Trichomanes* auf Bäumen in dem Walde, welcher dem Berggarten in Tjibodas unmittelbar angrenzt; die Bestimmung verdanke ich Herrn Dr. Gottsche.

3) Ueber *Zoopsis* ist zu vergleichen namentlich *Leitgeb*, über *Zoopsis*, Graz 1876. Dasselbst weitere Litteratur.

Mitte ihrer Länge auf, eine derselben trägt an ihrer Spitze sehr häufig noch eine kleine Zelle, oder deren Reste. Dass die „Trägerzellen“ der Haare nichts anderes sind, als reducirte Blätter geht aus der Untersuchung des Vegetationspunktes hervor (Fig. 89, 90). Derselbe besitzt die für die foliosen Lebermoose charakteristische „dreiseitig pyramidale“ Scheitelzelle (s) in der bekannten Orientirung. Jedes Segment zerfällt durch eine Perikline in eine Innen-Zelle und eine Aussenzelle, letztere theilt sich durch eine Längswand, wodurch die sechs Rindenzellreihen entstehen, (auch die drei Innenzellen können noch durch Längswände getheilt werden) die dann noch weitere Quertheilungen erfahren. Jedes Segment bildet ein „Blatt“, bestehend aus zwei, durch eine Längswand getrennten Zellen, von denen die oben erwähnten „Haare“ am Ende abgegliedert werden, und zwar an jedem Blatt gewöhnlich zwei verschiedene, ein einzelliges und ein zweizelliges. Die seitlichen Blattreihen werden dann so verschoben, dass die beiden Trägerzellen, von denen ursprünglich eine *über* der andern stand, neben einander zu liegen kommen. Die Verzweigung stimmt ganz mit der anderer folioser Jungermannieen überein: es sind theils seitliche, theils ventrale, über den Amphigastrien stehende Sprosse vorhanden, welche letztere auch die Träger der Sexualorgane sind. Ausser der oben beschriebenen existiren auch noch einfachere Formen des Stämmchens, welche theils als schwächliche Seitenzweige, theils als Forsetzung sonst normaler Sprosse auftreten. Bei ihnen besteht das ganze Stämmchen nur aus drei Zellreihen; welche *einfache* „Haare“ bestehend aus der Trägerzelle und dem Haare selbst bilden. Nicht selten ist das unterste Segment bei solchen Sprossen längs getheilt, und trägt dann eines der oben beschriebenen „Doppelhaare“.

Die ventralen Sexualsprosse fanden sich gegen das Ende der Westmonsuns in grösserer Zahl. Sie haben ausgebildete Blätter, und sind diöcisch vertheilt. Die Antheridiensprosse (Fig. 92) zeigen je *Ein* Antheridium in der Achsel eines zweilappigen Blattes, die Blätter stehen zweizeilig, die Amphigastrien haben hier die rudimentäre Form, welche sie auch bei den vegetati-

ven Sprossen zeigen. Es braucht kaum betont zu werden, dass die Blätter der Antheridiensprosse aus einer Weiterentwicklung der „Doppelhaare“ hervorgegangen sind. Auch hält es nicht schwer, Uebergangsformen zwischen beiden aufzufinden, entstanden dadurch, dass einerseits aus den „Trägerzellen“ durch Wachstum und Fächerung eine wenigzellige Zellfläche hervorgeht, andererseits dadurch, dass auch die „Haarzellen“ selbst, offenbar durch Quertheilungen, zu kleinen Zellreihen geworden sind.

Beim weiblichen Sexualspross werden auch die Amphigastrien zu Blättern ausgebildet. Er trägt eine terminale, vielzählige Archegoniengruppe, das Sporogon ist später umgeben von einem tieflappigen Perianthium. Ein Weiterwachsen des weiblichen Sexualsprosses ist wie bei andern foliosen Jungermannien ausgeschlossen, dagegen habe ich es beim männlichen wiederholt beobachtet¹⁾. Mit dem vegetativen Weiterwachsen sinkt auch die Blattbildung wieder auf die Form der sterilen Sprosse zurück.

Ich habe *Zoopsis argentea* hier kurz angeführt, weil sie mir für die oben berührten Fragen von Interesse zu sein scheint. In beiden Fällen, und das ist das Wesentliche, sehen wir das Auftreten wirklicher „Blätter“ gebunden an die Sexualsprosse, die vegetative Sphäre dagegen einem Thallus zugetheilt (*Metzgeriopsis*) oder einem wenigstens äusserlich thallusähnlichen Gebilde (*Zoopsis*) bei dem die rudimentären Blätter als Assimilationsorgane keine, der Thätigkeit der chlorophyllhaltigen Rindenzellen des Stämmchens gegenüber, irgend erhebliche Rolle spielen. Auch bei *Zoopsis* fragt es sich, ob wir eine reducirte oder eine rudimentäre (im Sinn von Sachs) Form vor uns haben. Leitgeb vertritt die erstere Ansicht, für die sich ja ohne Zweifel Manches, und gegen welche sich nichts Entscheidendes anführen lässt. Aber darauf möchte ich hier hinweisen, dass auch die zweite Annahme mir nicht ganz ausgeschlossen erscheint. *Zoopsis* zeigt in seinen vegetativen Organen Eigenthümlichkeiten, welche sonst den *Keim-*

1) Andererseits gelangten auch ventrale Sprosse zur Beobachtung, welche ursprünglich vegetativ, später zu Antheridiensprossen wurden.

pflanzen anderer folioser Lebermoose zukommen, den einfachen Bau des Stämmchens und die rudimentäre Blattbildung. Leider konnte ich die Keimung von *Zoopsis* nicht untersuchen. Nur einmal fand ich in einem *Perianthium* gekeimte, wohl unzweifelhaft zu *Zoopsis* gehörige Sporen. Leider giengen auch diese vor vollständiger Untersuchung verloren. Meine Notizen von *Tjibodas* lauten: jüngste Stadien Zellreihen (verzweigt) durch Querwände gefächert, ältere besitzen eine zweischneidige Scheitelzelle ¹⁾, welche darauf in eine dreiseitige übergeht, in diesem Stadium gleichen die Pflänzchen den (oben erwähnten) schwächtigen Formen. Ich möchte die Keimungsgeschichte von *Zoopsis* umso mehr der ferneren Untersuchung empfehlen, als die Kenntniss derselben offenbar von Wichtigkeit für die Entscheidung der oben aufgeworfenen phylogenetischen Fragen ist. *Zoopsis* wird zur Gattung *Cephalozia* gestellt, zu der möglicherweise auch *Metzgeriopsis* in näherer Beziehung stehen könnte. In *Cephalozia* (*Protocephalozia*) *ephemerioides* hat aber *Spruce* eine interessante Form aufgefunden, bei welcher die beblätterten Sexualäste an einem aus verzweigten *Zellfäden* bestehenden *Protonema* sich direkt entwickeln. Diese Form zeigt also ebenso wie *Metzgeriopsis* und *Pteropsiella* die Blätter nur auf die Sexualsprosse beschränkt, und bei ihr wird man nicht daran denken können, die einfache bei der Keimung auftretende, aber lange persistirende Form des Vegetationskörpers als eine durch *Reduktion* entstandene zu betrachten. Wohl aber können wir uns leicht vorstellen, wie die Fadenform übergeht in die einer Zellfläche, wie sie *Metzgeriopsis* besitzt; in beiden Fällen treten dann erst die Sexualsprosse in Form beblätterter Sprosse auf. Bei den meisten foliosen Lebermoosen aber ist das thallose Stadium beschränkt auf eine kurze Phase bei der Keimung, und auch hier wird, wie z. B. bei *Radula* und in andern Fällen dieses Verhältniss durch sekundär aufgetretene Anpassungscharaktere öfters

1) Dieser Punkt ist mir nachträglich etwas zweifelhaft geworden, es könnte bei der vorläufigen Untersuchung übersehen worden sein, dass vielleicht sogleich eine dreiseitige Scheitelzelle auftritt. Die Frage ist hier aus Gründen vergleichender Betrachtung von Interesse.

verwischt. In anderem Zusammenhang und an anderem Ort sollen diese Beziehungen ausführlicher erörtert werden; hier möchte ich nur auf die Auseinandersetzungen am Schluss des Aufsatzes „zur Keimungsgeschichte einiger Farne“ hinweisen.

II.

LAUBMOOSE.

An die oben geschilderten Lebermoose sei hier zum Schluss noch ein epiphytisches Laubmoos angefügt. Epiphytische Laubmoose gibt es in den Tropen natürlich eine grosse Anzahl, wie sie ja auch in Europa häufig genug sind. Diejenigen, die auf der rauhen Rinde der Bäume leben, lassen besondere Anpassungserscheinungen den terrestrischen gegenüber wohl kaum erwarten. In anderer Lage befinden sich die auf Blättern angesiedelten. Zusammen mit der oben erwähnten *Radula tjibodensis* fand ich auf Zingiberaceenblättern bei Tjibodas ein, wie mir scheint, zu den Ephemeraceen gehöriges Laubmoos, das leider nur in männlichen Exemplaren angetroffen wurde, die antheridentragenden Stämmchen treten am Protonema in Form kleiner mit blossem Auge nicht wahrnehmbarer Knöspchen auf ¹⁾. Die wenigen mittelnervlosen Blätter umschliessen zwei oder mehr Antheridien (Vgl. Fig. 101); auf die Entstehung dieser Antheridiensprosse wird unten zurückzukommen sein.

Das Protonema welches die Zingiberaceen-Blätter in Form brauner Ueberzüge bedeckt, besteht aus kriechenden Hauptachsen. Diese besitzen, (wie auch die meisten Seitenachsen) braun gefärbte, ziemlich dicke Aussenwände. Die Querwände sind in

1) Diese Eigenthümlichkeit wie auch die hohe Differenzirung des Protonemas erinnert an die Ephemeraceen, indess muss ich die systematische Stellung zunächst dahingestellt sein lassen, jedenfalls gehört es nicht — wie Dr. C. Müller, dem ich Präparate sandte, vermuthet — zu *Solmsiella*.

allen Protonemafäden dünner als die Seitenwände sie stehen annähernd rechtwinklig zu ihnen, erscheinen aber oft eigenthümlich verbogen. Die Hauptachsen haben zweierlei durch Stellung und Funktion unterschiedene seitliche Sprossungen. Die einen stehen auf dem Rücken der kriechenden Axen, und stellen die *Assimilationsorgane* des Protonema's vor. An ihnen entstehen auch die beblätterten Knospen, und die eigenthümlichen unten zu erwähnenden Brutknospen. Die andern stehen zu beiden Seiten der Hauptaxe, sie stellen dem Substrate dicht angeschmiegte *Haftorgane* dar, der Einfachheit halber seien diese mir sonst von keinem Laubmoos bekannten Organe mit dem von Warming eingeführten Namen „Hapteren“ bezeichnet. Das Protonema ist somit dorsiventral verzweigt in zwei aufeinander (annähernd) rechtwinkligen Ebenen. Auch die Hapteren sind wie die aufrechtwachsenden Sprosse verzweigt; die Verzweigungen der Hapteren liegen wie die Fig. 94 zeigt, alle in einer Ebene. Sehr häufig schliesst die Hauptaxe des Verzweigungssystemes der Hapteren frühe ihr Wachsthum ab, in andern Fällen verhält sie sich wie die kriechende Hauptachse an welcher sie steht, bringt also Hapteren und aufrecht wachsende Sprosse hervor. Die letzteren sind zweizeilig verzweigt. Ihre Seitenzweige¹⁾ die ebenfalls verzweigt sind, und zwar in einer zur Verzweigungsebene des Tragachse rechtwinkligen oder schiefgeneigten Ebene stellen die Assimilationsorgane dar.

An den Enden mancher der aufrechten in diesem Fall dann nur wenig oder gar nicht verzweigten Sprosse entstehen sehr eigenthümliche Brutknospen. Ihre Bildung beginnt damit, dass die Endzelle anschwillt (Fig. 97) sie wächst noch in die Längs- und theilt sich durch Querwände, aus ihr geht der eigentliche, annähernd spindelförmige Brutknospenkörper (Fig. 96) hervor. Frühe schon wächst aber aus der, unterhalb der Brutknospe befindlichen Zelle ein Ast hervor, der sich zum „Anker“ der Brutknospe gestaltet (Fig. 96, A). An der fertigen Brutknospe

1) Es entspringt hier aus jeder Zelle, an der überhaupt Verzweigung eintritt, nur eine Seitenzweiganlage, bei den Hapteren ist es anders cfr. Fig. 94.

findet man nämlich an der Basis einen, quer zur Längsachse der Brutknospe orientirten mit ihr durch einen gebogenen Stiel verbundenen Anker mit schwach gebogenen Schenkeln angeheftet. Wie er entsteht zeigt Fig. 98. Die aus der Brutknospenträgerzelle hervorgewachsene Astanlage lässt sehr nahe unter ihrem Scheitel zwei Seitensprosse hervorwachsen, deren jeder durch — gewöhnlich — zwei Querwände abgetheilt wird, diese entwickeln sich zu den divergirenden Ankerarmen. Der Gedanke liegt nahe, dass die eigenthümlichen, sonst meines Wissens bei keiner Moosbrutknospe bekannte Ankerbildung der Brutknospe in der That zum Festhacken, auf Rindenunebenheiten, einer behaarten Blattfläche, in einem epiphyllen Lebermoosrasen, oder dem Protonemageflecht der Ephemeracee selbst diene. Der Anker, welcher vermöge der Lage des Schwerpunktes der ganzen Brutknospe immer mit dem Substrat in Berührung kommen wird, würde dann die Funktion erfüllen, welche bei den Lebermoosbrutknospen die für *Lejeunia* beschriebenen „Haftzellen“ haben. Eigenthümlich ausgebildet ist die unter der Brutknospe (incl. Anker) befindliche Zelle. Sie nimmt nämlich frühe schon korkzieherförmige Gestalt an. Dabei sei erwähnt, dass den Protonemafäden offenbar Reizbarkeit für Berührung zukommt. Sowohl an Auszweigungen der „Blätter“ als an Keimfäden, welche aus einer Brutknospe hervorgegangen waren, habe ich wiederholt beobachtet, dass sie in mehrfachen dicht-anliegenden Windungen wie Ranken um andere Protonemafäden geschlungen waren.

Was die Keimung der Brutknospen betrifft, so will ich auf die dabei auftretenden Variationen nicht näher eingehen. Erwähnt sei nur, dass das Protonema besonders häufig hervorgeht aus der Basalzelle der Brutknospe (Fig. 95) (zugleich Trägerzelle des Ankers) dass aber auch die Spitzenzelle der Brutknospe und die Ankerzellen Protonemafäden entwickeln können. Der Protonemafaden in Fig. 95 hat erst *einen* aufrecht wachsenden Spross (mit *einem* Blatt) und zwei Hapteren hervorgebracht. Diese letzteren sind bei jungen Protonemafäden meist einfach, erst später tritt ihre charakteristische Verzweigung ein.

Die beblätterte Knospe entspringt an den aufrechten Achsen, und zwar entweder an Stelle eines der Blattstrahlen, (Fig. 99) oder an Stelle eines ganzen (basalen) Blattes. Die Entstehung derselben (vgl. Fig. 99) bietet nichts Bemerkenswerthes. Dagegen seien zwei Thatsachen hier angeführt. Einmal die, dass zuweilen die ersten, schiefen Wände, welche die Knospenbildung einleiten, einander nicht treffen, so dass also ein kurzer, breites Fadenstück mit „schiefen Wänden“ entsteht (Fig. 100), ferner die, dass — wie ich in zwei Fällen beobachtet habe, — die angelegte Knospe an ihrer Spitze wieder in einen Protonemafaden auswachsen kann. In einem Fall geschah das *vor* im andern nach der Bildung von Blättern. Auf die theoretische Bedeutung dieser Thatsache wird anderwärts zurückzukommen sein; hier wollte ich dieses Laubmoos im Anschluss an die oben besprochenen Lebermoose desshalb kurz erwähnen, weil es in seinen „Hapteren“ und wahrscheinlich auch in der Form seiner Brutknospen auffallende Anpassung an die epiphytische Lebensweise zeigt, und weil ferner auch bei ihm die männlichen (wahrscheinlich auch die weiblichen) Sexualsprosse nur in Form von Anhängseln am Protonema erscheinen, von dem sie auch durch die oben angeführten Thatsachen über das Auswachsen der Sprossscheitelzelle in einen Protonemafaden etc. nicht sehr scharf getrennt erscheinen.

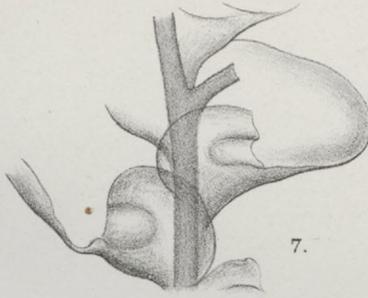
FIGURENERKLÄRUNG.

- Fig. 1. *Polypodium rigidulum*, stark verkleinert. Zwei Nischenblätter (von aussen gesehen) und ein Laubblatt sind vorhanden, von den beiden Nischenblättern gehört das links stehende einem Seitenspross an (der ebenso wie der grössere Theil des Hauptsprosses durch die Nischenblätter verdeckt ist). Die Nervatur ist nur durch die stärksten Nerven angedeutet.
- „ 2—5. Keimpflanzen von *Polypodium quercifolium* verschiedenen Alters.
- „ 2. jüngste der Keimpflanzen, bei dem letztgebildeten Blatte (p) ist schon die erste Andeutung zur Bildung eines Nischenblattes gegeben.
- „ 3. Aeltere Keimpflanze, sehr wenig verkleinert, bei a eines der ersten Uebergangsblätter.
- „ 4 etwas älter, als 3.
- „ 5 eine Keimpflanze mit vollständig differenzirten Nischenblättern, rechts noch ein Uebergangsblatt, bei a ist das Nischenblatt beschädigt.
- „ 6. *Radula reflexa* (Ceram, aus dem Rijksherbar in Leiden) unterer Theil eines Seitenzweiges.
- „ 7. Theil eines Hauptstämmchens (wie Fig. 6 von unten gesehen).
- „ 8. *Radula javanica* a und b die Stellen, wo der capillare Wasserbehälter nach aussen geöffnet ist.
- „ 9. *Phragmicoma* sp. (?) (von Palaboc-
- ham Ratoc) k Kanal der auf den Wasserbehälter zuführt.
- Fig. 10. *Lejeunia appplanata* (?) a Stelle an der ein *Amphigastrium* wegpräparirt ist, w sackartige Erweiterung des Wasserbehälters.
- „ 11. *Lejeunia* sp. Stämmchen von unten. a Oeffnung des krugförmigen Wasserbehälters.
- „ 12. *Lejeunia* sp. von unten, bei a Eingang des Wasserbehälters.
- „ 13. Anderer Spross derselben Art. von oben.
- „ 14. *Frullania campanulata* von unten, Fig. 15. Entwicklung der auriculae.
- „ 16—19. *Frullania* sp. (Buitenzorg).
- „ 16. Stück eines (noch nicht ganz ausgewachsenen) Zweiges von unten.
- „ 17. Isolirte „auricula“ stärker vergrössert.
- „ 18. Eines der ersten Blätter eines Seitenzweiges, der Blattunterlappen ist nur eingeschlagen, nicht zur „auricula“ umgebildet. Fig. 19. Jugendstadium einer „auricula“.
- „ 20. *Frullania* sp. e Eingang der Wasserbehälters.
- „ 21. Stück eines Sprosses von *Frullania Tamarisci*, längere zeit feucht kultivirt, die Umbildung zur auricula ist nirgends eingetreten.
- „ 22. *Polyotus claviger* von unten.

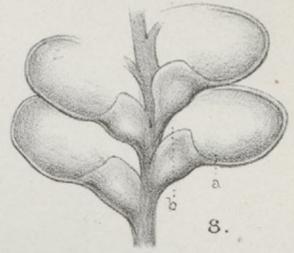




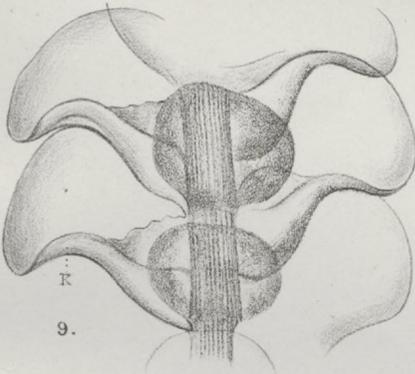
6.



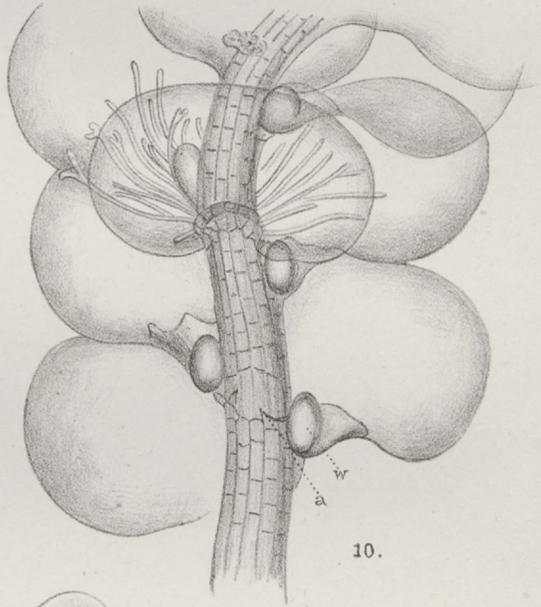
7.



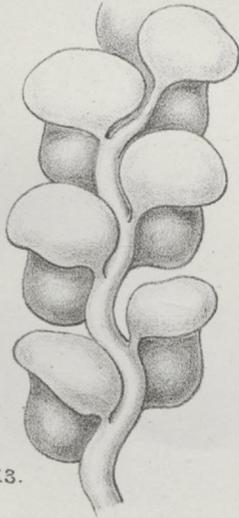
8.



9.



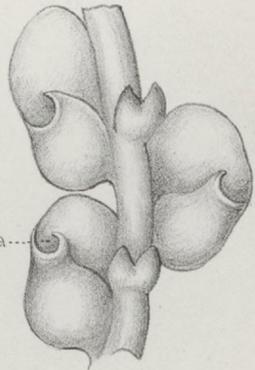
10.



13.



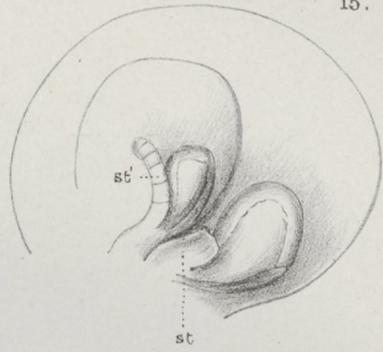
12.



11.



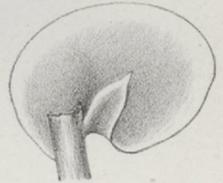
14.



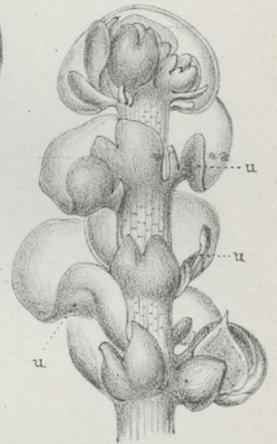
15.



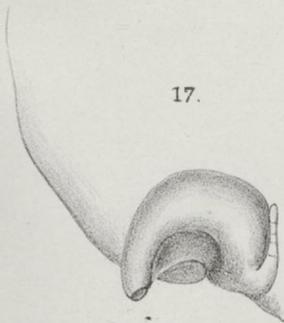
16.



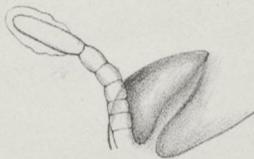
18.



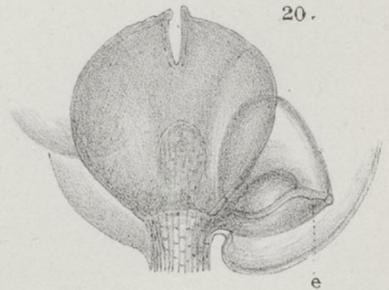
21.



17.

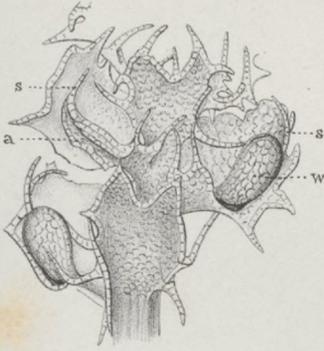


19.

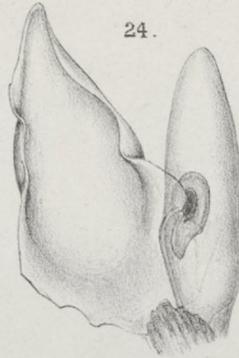


20.

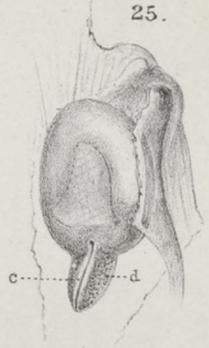
23.



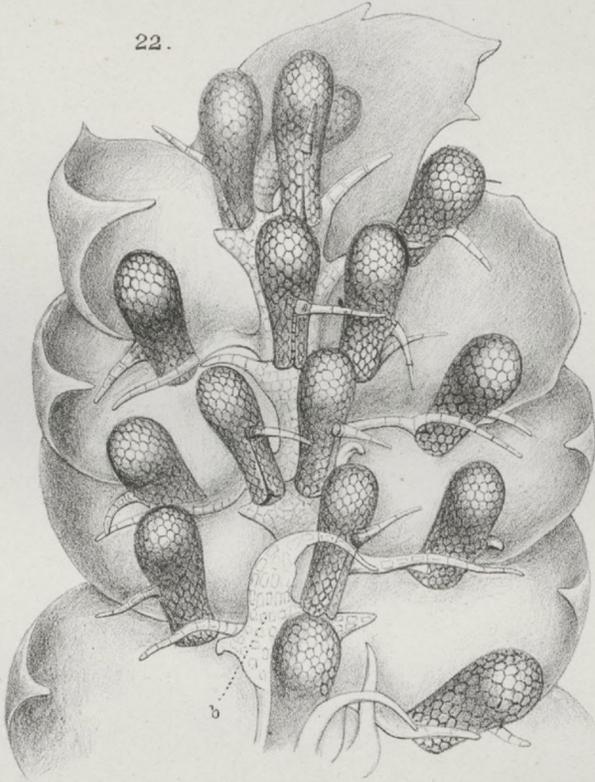
24.



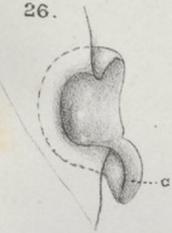
25.



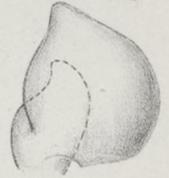
22.



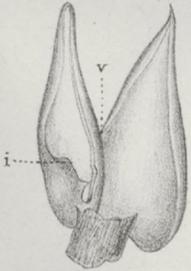
26.



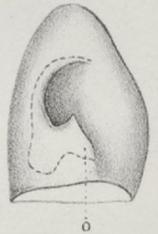
28.



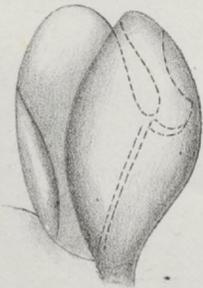
27.



29.



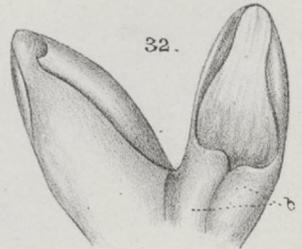
30.



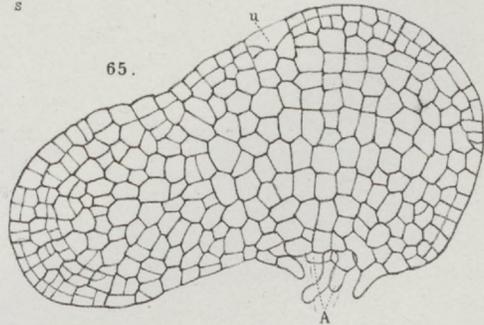
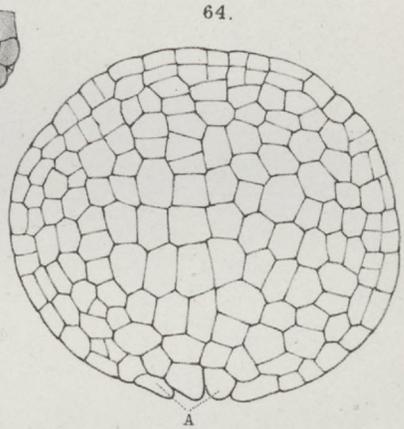
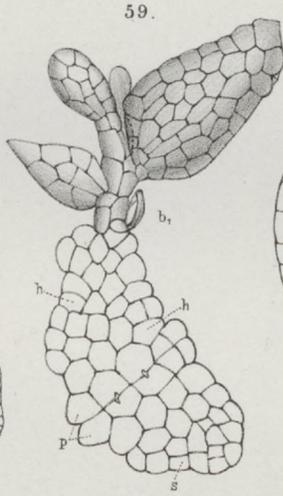
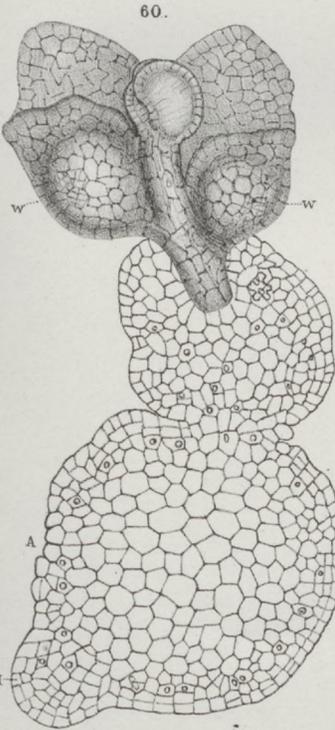
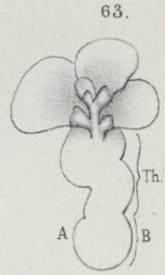
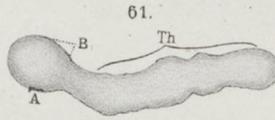
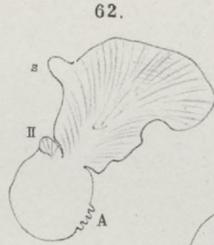
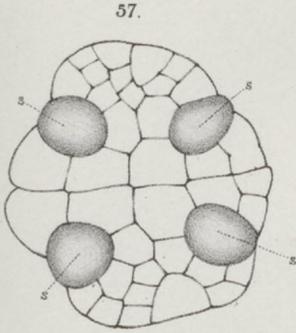
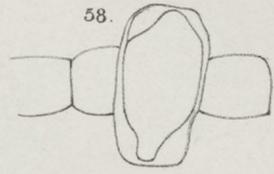
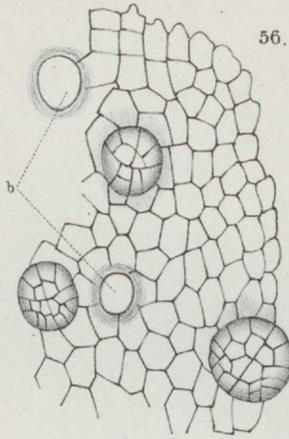
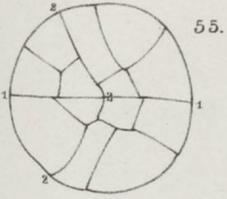
31.

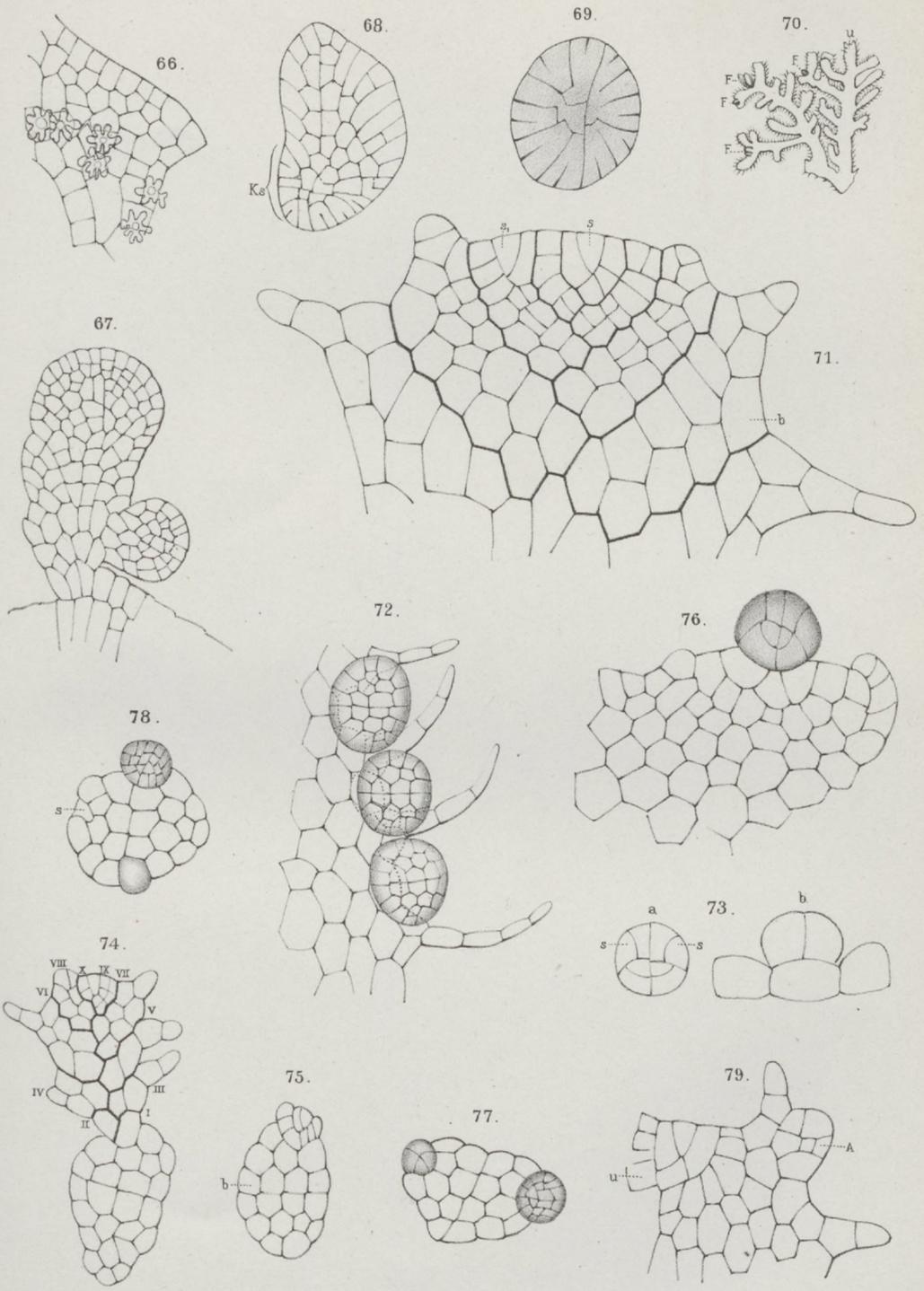


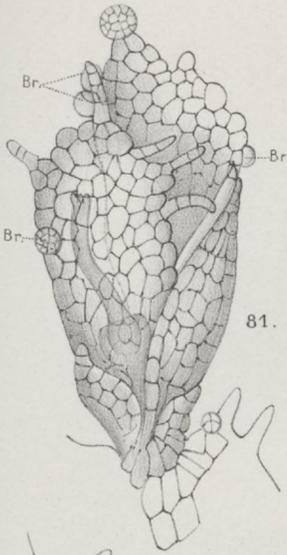
32.



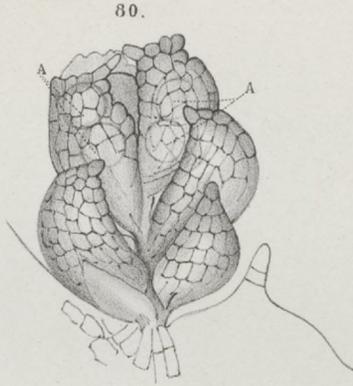




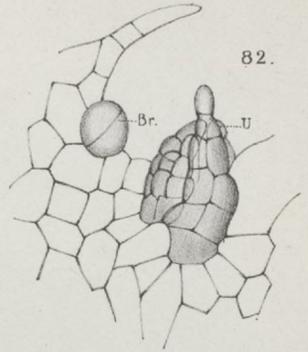




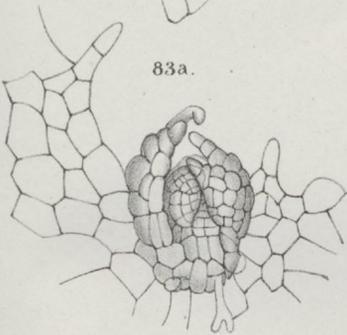
81.



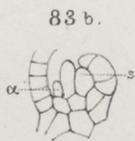
80.



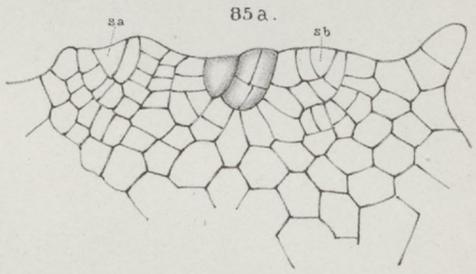
82.



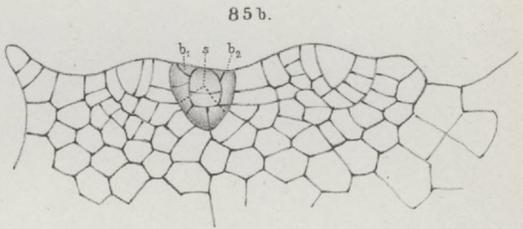
83a.



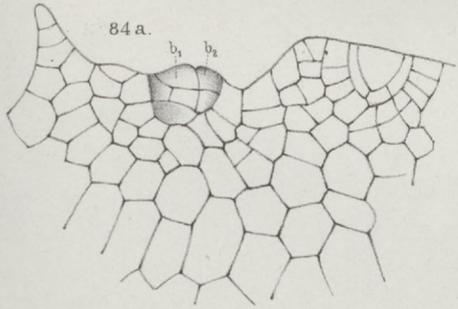
83 b.



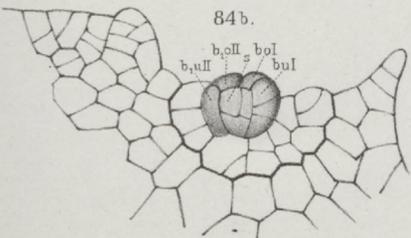
85 a.



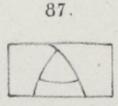
85 b.



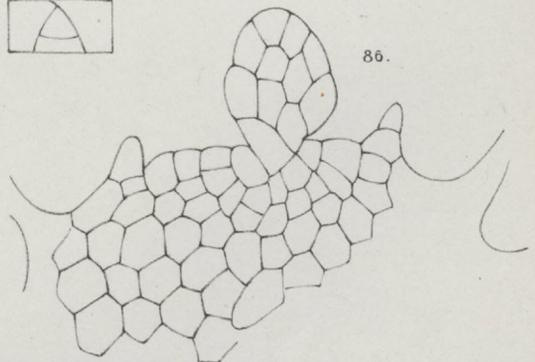
84 a.



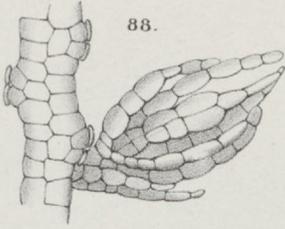
84 b.



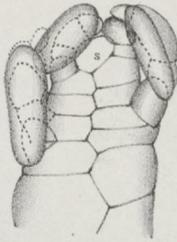
87.



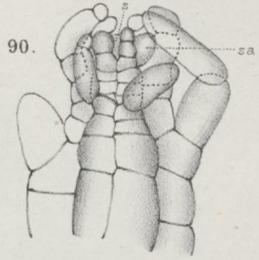
86.



88.



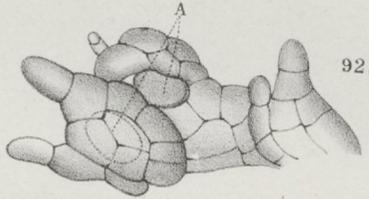
89.



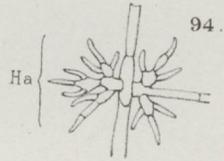
90.



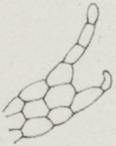
91.



92.



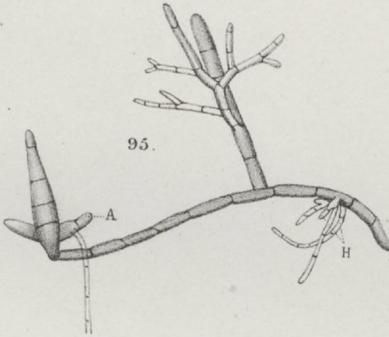
94.



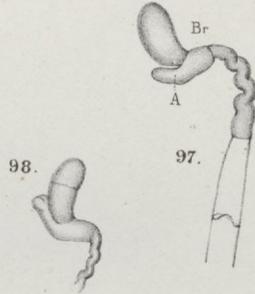
93.



96.

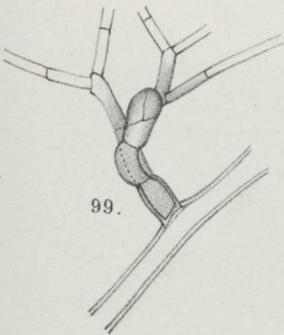


95.

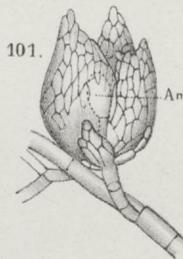


97.

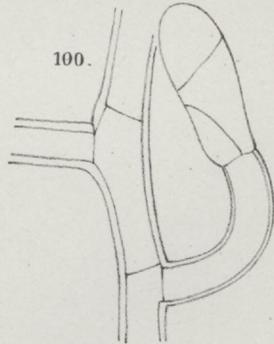
98.



99.



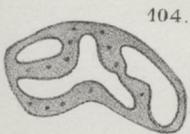
101.



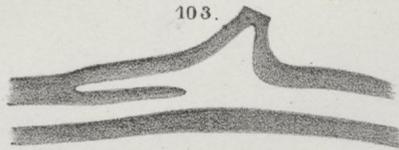
100.



102.



104.



103.



105.

- Fig. 23. *Polyotus decipiens*, Sprossstück von unten, bei a halbumbildeter Blattlappen.
- „ 24—26. *Physiotium giganteum*.
- „ 24. Blatt mit auricula flach ausgebreitet.
- „ 25. Freipräparirter eingesenkter Theil der auricula von unten stärker vergrößert, d Deckel.
- „ 26. Dasselbe halbirt, von oben.
- „ 27. *Physiotium microcarpum*, freipräparirtes Blatt.
- „ 28 und 29. *Physiotium cochleariforme*, 28 freipräparirtes Blatt, 29 auricula an der der obere Blattheil wegpräparirt ist.
- „ 30 und 31. *Phys. acinosum* freipräparirtes Blatt von unten und oben.
- „ 32. *Physiotium articulatum* freipräparirtes Blatt.
- „ 33. *Radula tjbodensis* Stämmchen von der Seite gesehen: jedes Blatt besitzt einen umfangreichen Wassersack, aus dessen Basis die Haftwurzeln entspringen.
- „ 34. *Colura* sp. (von Java) A von unten, B. von oben.
- „ 35—44. *Colura calyptrifolia*.
- „ 35. Blatt von unten.
- „ 36. Zweigstück mit drei Blättern von oben.
- „ 37. Oberstes Stück einer aus einer Brutknospe erwachsenen jungen Pflanze. Das jüngste sichtbare Blatt hat eine (nicht gezeichnete) Antheridienanlage in der Achsel, und ist demgemäss nicht als Schlauchblatt ausgebildet.
- „ 38. Blatt mittlerer Entwicklung im optischen Längsschnitt, k die Verschlussklappe, v der „Vorhof“.
- „ 39. Freipräparirter Deckel nebst den angrenzenden Zellen der Schlauchwand p Papille.
- „ 40. Deckel eines kleinen Schlauchblattes, welches einer aus einer Brutknospe erwachsenen Pflanze angehört.
- Fig. 41. Noch nicht ausgewachsener Deckel eines jungen Schlauchblattes, an der Spitze eine zweischneidige Scheitelzelle.
- „ 42. Deckel und Rahmen von aussen.
- „ 43. Rahmen und angrenzende Zellen der Schlauchwand.
- „ 44. Optischer Längsschnitt eines (noch nicht ganz fertigen) Schlauchblattes.
- „ 45—51. *Colura tortifolia*.
- „ 45 und 46 zwei Blätter, oben sind die Insertionstellen der Brutknospen angedeutet.
- „ 47. Freipräparirte Verschlussplatte.
- „ 48. Brutknospe, noch auf dem Blatte sitzend.
- „ 49. Optischer Längsschnitt durch eine Brutknospe und deren Insertionstelle, rechtwinklig auf die Brutknospenfläche.
- „ 50. Ein Theil der den „Rahmen“ bildenden Zellen.
- „ 51. Blatt einer aus einer Brutknospe entstandenen Pflanze (noch nicht ganz ausgewachsen).
- „ 52. Blatt von *Colura corynephora* von unten gesehen („Java in foliis, Teysman“).
- „ 53. Am Stämmchen ansitzendes Blatt von *Gottschea Blumei*, schwach vergrößert. Die auf der nach unten gekehrten Seite auf der Blattfläche entspringenden Lamellen sind durch gestrichelte Contouren (ll) angedeutet.
- „ 54—59. *Lejeunia Goebeli*, *Gottsche* in litt. (auf einem Hymenophyllum wachsend).
- „ 54. Blatt von unten, a Insertionsstellen der auf der Blattfläche entspringenden Brutknospen.
- „ 55. Junge Brutknospe, 1 und 2 bezeichnen die Reihenfolge der Theilungswände.
- „ 56. Stück eines Blattes mit den darauf sitzenden Brutknospen stärker vergrößert, b zwei Stellen, an denen die Brutknospen abgefallen sind.

Fig. 57. Abgefallene Brutknospe stärker vergrößert, oben und unten eine Scheitelzelle, vier Haftzellen (s) treten deutlich hervor.

- „ 58. Eine Haftzelle im optischen Längsschnitt.
- „ 59. Brutknospe mit jungem Pflänzchen, b₁ des letzteren erstes, dreizelliges Blatt, h todte Zellen, s zu Grunde gegangene Schleimzellen, p Zellen aus denen das junge Pflänzchen auch hervorgehen kann.
- „ 60. *Radula tjibodensis*, Brutknospe, welche einen Thallus und auf diesem ein junges Pflänzchen entwickelt hat. Bei A Ansatzstelle der Brutknospe an ihren Stil, die hier befindlichen Zellen haben sich nur wenig verlängert. Bei II hat sich an der Brutknospe die Anlage eines zweiten „Thallus“ gebildet. Die Wurzelhaare sind nur durch Kreise angedeutet. W an den Blättern der Pflanze Gruppen kleiner Zellen, aus denen die Haftwurzeln sich entwickeln.
- „ 61—67. *Radula Hedingeri* m.
- „ 61. Brutknospe mit bandförmigem, aus ihr entwickeltem Thallus, A Ansatzstelle der Brutknospe.
- „ 62. Andere Brutknospe mit Thallus (in der Nähe desselben eine zweite, stehengebliebene Anlage zu einem solchen, mit II bezeichnet, s eine Auszweigung des Thallus.
- „ 63. Brutknospe (B) mit Thallus und jungem Pflänzchen, von unten.
- „ 64. Abgefallene Brutknospe, die Zellen bei A beginnen sich zu Haftschläuchen zu entwickeln.
- „ 65. Brutknospe mit junger Thallusanlage, bei u eine verletzte Stelle.
- „ 66. Stück eines Thallusrandes von unten, mehrere der Zelle tragen gelappte Haftwurzeln.
- „ 67. Aus einem Thallusrand entsprin-

gende Auszweigung, welche sich ihrerseits weiter verzweigt hat.

- Fig. 68. Aus der Haftscheibe entstehender junger Thallus einer (nicht bestimmten) epiphytischen Chlorophyceae.
- „ 69. Erstes Entwicklungsstadium einer auf *Ophioglossum pendulum* mit scheibenförmigem Thallus vegetirenden Chlorophyceae. Aus der Sporenkeimung hervorgegangene Haftscheibe, Fig 68 Haftscheibe, welche auf der einen (in der Figur nach oben gekehrten) Seite zum Thallus ausgewachsen ist, ein Vorgang, der auch an der ganzen Haftscheibe (Ks) gleichmässig im ganzen Umfang erfolgen kann.
- „ 70—86. *Metzgeriopsis pusilla*, Goeb.
- „ 70. Habitusbild des Thallus (Vergr.) bei F Anlagen von Fruchtsprossen, bei u ist der Vegetationspunkt abgerissen. Die beiden Sprosse sind Seitensprosse eines älteren.
- „ 71. Thallusscheitel s Scheitelzelle, s₁ Scheitelzelle einer Seitensprossanlage: b Zelle, aus der sich später eine Brutknospe entwickeln wird.
- „ 72. Stück eines Thallusrandes mit Brutknospen.
- „ 73. a Junge Brutknospe von oben, b im optischen Längsschnitte des Thallus.
- „ 74. Brutknospe, aus der sich ein junger Thallus entwickelt hat, dessen Segmente nach ihrer Reihenfolge beziffert sind.
- „ 75. Jüngerer Entwicklungsstadium einer auswachsenden Brutknospe.
- „ 76. Thallusspitze, deren Scheitelzelle eine Brutknospe trägt.
- „ 77 und 78. Brutknospen, welche sekundäre Brutknospen tragen.
- „ 79. Thallusspitze welche links bei u eine Verletzung besitzt, rechts bei A einen Adventivpross gebildet hat.
- „ 80. Männlicher Sexualpross. Die in

- den Acheln der ersten Blätter stehenden Antheridien sind schon verschrumpft.
- Fig. 81. Weiblicher Sexualspross, Br Brutknospen an den Perichaetialblättern.
- „ 82. Junger (männlicher) Sexualspross von oben, er hat zwei Blätter gebildet, der Unterlappen des rechts stehenden () ist sichtbar, Br Brutknospe am Thallus.
- „ 83. Aelterer männlicher Sexualspross (noch ohne Antheridien) von unten. B Optischer Längsschnitt desselben a wahrscheinlich Anlage eines Antheridiums.
- „ 84. Thallusscheitel mit junger Fruchtsprossanlage (aus der Scheitelzelle hervorgegangen) A von oben, B von unten. b, b₂ die ersten Blätter, b o I, b o II Oberlappen, b u I, b u II unterlappen derselben, s Scheitelzelle des Fruchtsprosses.
- „ 85. Aehnliches Entwicklungsstadium.
- „ 86. Thallusscheitel mit apikaler Sprossung.
- „ 87. Schema für die Entstehung der „dreiseitigen“ Scheitelzelle aus der zwei schneidigen, die letztere von ihrer Grundfläche aus gesehen.
- „ 88—93. *Zoopsis argentea*.
- „ 88. Sprosstück von oben mit einem ventralen, beblätterten weiblichen Sexualspross.
- „ 89. Vegetationspunkt von oben.
- „ 90. Anderer Vegetationspunkt von unten, bei sa Anlage eines Seitensprosses. (s Sprossscheitelzelle).
- Fig. 91. Querschnitt durch ein (sehr dünnes Stämmchen) mit nur einer Innenzelle.
- „ 92. Stück eines antheridentragenden Sprosses, etwas schief von oben gesehen.
- „ 93. Blatt eines solchen in Flächenansicht.
- „ 94—101. Ephemereae (?) von Tjibodas.
- „ 94. Protonemastück mit „Hapteren.“ (Ha).
- „ 95. Gekeimte Brutknospe, A Anker derselben, H die ersten Hapteren.
- „ 96. Ungekeimte Brutknospe mit Anker (A).
- „ 97. Ende eines Zweiges mit Brutknospenanlage: (Br) Mutterzelle der Brutknospe. A Anlage des Ankers.
- „ 98. Alteres Entwicklungsstadium, die beiden Ankerarme sind als Hervorwölungen angelegt (schwächer vergr. als Fig. 97).
- „ 99. Theil eines „Blattes“ mit der Anlage einer beblätterten Knospe.
- „ 100. Knospenanlage, in welcher sich die ersten schiefen Wände nicht schneiden.
- „ 101. Knospe mit einigen Blättern und Antheridien (An). Das Zellnetz der Blätter ist nicht vollständig gezeichnet.
- „ 102 und 103 *Polypodium sinuosum*.
- „ 102. Querschnitt des Stammes, 103. Theil eines Längsschnittes. Die Höhlung ist weiss gelassen (nat. Gr.).
- „ 104 u. 105. *Polypodium patelliferum* Stammquerschnitte (einem Stamm angehörig) in einiger Entfernung von einander (nat. Gr.).

II. ZUR KEIMUNGSGESCHICHTE EINIGER FARNE.

HIERZU TAF. X—XIII.

Von allen leptosporangiaten Farnen sind die Hymenophylleen diejenigen, deren Keimungsgeschichte am unvollständigsten bekannt ist, zur Ausfüllung dieser Lücke beizutragen war deshalb eine der Aufgaben, welche ich in Ceylon und namentlich in Java zu lösen versuchte. Hand in Hand damit gieng die Frage, ob vielleicht andere epiphytische Farne (dass die Hymenophylleen ebensowenig ausschliesslich Epiphyten sind, wie z. B. die in der ersten Abhandlung besprochenen Frullanien braucht kaum erwähnt zu werden) eine eigenthümliche Ausbildung ihrer Geschlechtsgeneration aufweisen. Dass dies in der That der Fall ist, wird für einige derselben unten nachgewiesen werden.

Es wurden Sporen ausgesät von *Polypodium sinuosum* und *subauriculatum*, *Asplenium Nidus*, *Antrophyum*, *Gymnogramme caudiformis*, *Hymenolepis spicata*, *Platyserium grande* und *alcicorne*, *Vittaria*-Arten, *Monogramme*.

Besondere Eigenthümlichkeiten erwartete ich von *Polyp. subauriculatum*, da Mettenius ¹⁾ angibt, die Sporen seien hier mehrzellig, schon innerhalb des Sporangiums. Allein diese Angabe beruht auf einem Irrthum. Es hat allerdings oft den täuschenden Anschein, als ob Theilungswände in der Spore vorhanden seien, deren etwas verdickte Ansatzstellen man sogar zu sehen

1) Mettenius, *filices horti botanici Lipsiensis* pag. 33 (Abbildung auf Taf. XXIII fig. 5). »Bei dem Keimen der Sporen dieser Art bilden sich die ersten Zellen des Vorkeim's innerhalb der Sporen, gewöhnlich in einer Periode, in welcher die Sporen noch von den Sporangien eingeschlossen sind.»

glaubt. Setzt man aber Alkohol zu, so verschwinden die „Wände“ es zeigt sich, dass sie dadurch zu Stande gekommen waren, dass in der Spore einige grosse braungefärbte hauptsächlich aus fettem Oel bestehende Tropfen vorhanden sind, welche offenbar mit einer dichteren Grenzschicht versehen sind, sich durch gegenseitigen Druck abplatteten (und so den Anschein von Theilungswänden hervorrufen) bei Alkoholzusatz aber zusammenfliessen. Es wäre auch aller Analogie widersprechend, wenn diese *chlorophyllosen* Sporen schon innerhalb der Sporangien den Beginn der Keimung zeigen würden, während dies in allen anderen bekannten Fällen nur bei solchen Farnen geschieht, bei denen schon im Sporangium die Sporen Chlorophyll enthalten. Von den andern genannten Farnen bilden mit Ausnahme der beiden letztgenannten Gattungen alle „normale“ herzförmige Prothallien. Als Erscheinung von sehr untergeordneter Bedeutung betrachte ich die seitliche Anlegung des Meristems wie sie z. B. in sehr auffallender Weise bei *Asplenium Nidus* eintritt. Ich brauche wohl nur auf die Figuren 1 und 2 Taf. X zu verweisen. Eine apikale Entstehung des Meristems habe ich bei meinen Culturen nicht mit Sicherheit nachweisen können. Doch mag eine solche vorkommen; wenigstens findet sich bei *Platyserium alcicorne* sowohl apikale als seitliche Entstehung des Meristems. In ersterem Fall bildet die Endzelle des Keimfadens eine (durch eine Querwand abgegliederte) Haarpapille und schliesst damit ihr Wachsthum ab. Dies ist namentlich auch bei *Plat. grande* häufig der Fall, äussere Umstände mögen dabei mitwirken, aber über die von Bauke ¹⁾ richtig angegebene laterale Entstehung des Meristems kann trotz gegentheiligter Angaben in vielen Fällen kein Zweifel sein. Einen Uebergangsfall zeigt für *Plat. alcicorne* die Fig. 3; hier hat sich die Endzelle des Keimfadens getheilt in zwei Zellen; aus der einen rechts, kann, wie die Vergleichung mit Fig. 4 zeigt, das Meristem hervorgehen, während die links eine Haarpapille bildet. Ich führe diese Fälle nur an, um zu

1) H. Banke, zur Kenntniss der sexuellen Generation bei den Gattungen *Platyserium*, *Lygodium* und *Gymnogramme* Botan. Zeitung 1878 pag. 753 ff.

betonen dass in der lateralen Meristemanlage nicht, wie Bauke meinte ein „neuer Typus“ der Prothallienentwicklung gesehen werden kann; findet sie sich doch vielfach mit der gewöhnlichen terminalen zusammen bei einer und derselben Art ¹⁾, auch lässt sich die seitliche Meristementstehung nicht wie Bauke versuchte (Sitz. ber. des botan. Vereins der Provinz Brandenburg XX pag. 121) für *Platyserium* mit den Bedingungen des Vorkommens in Beziehung setzen.

Bei einigen im Freien gefundenen Prothallien epiphytischer Farne fiel mir ihre von der gewöhnlichen sehr abweichende Umrissform auf. Es waren nicht herzförmige sondern lange schmale bandförmige Gebilde. Mit Sicherheit habe ich die Zugehörigkeit nur für *Polypodium obliquatum* ermitteln können, vermuthete aber, dass z. B. *Prosaptia* (deren Sporen Chlorophyll enthalten) ähnliche Prothallien bildet.

Die Prothallien von *P. obliquatum* (in der Nähe von Tjibodas gefunden) besitzen nicht selten eine Länge von $1\frac{1}{2}$ cm und mehr, bei einer Breite von nur 1 mm. sie zeigen eine eigenthümlich bläulichgrüne Färbung, und gleichen in ihrem Habitus einer schwächtigen Metzgeriaform. Leicht kenntlich sind sie ferner an den dickwandigen braunen Borstenhaaren, welche an ihrem Rande stehen, die äusseren Membranschichten derselben spalten sich bei Quellung durch Kalilauge in ein Schraubensband. Die Entstehung dieser Haare ist, wie beiläufig bemerkt sein mag, keine rein progressive, es werden zwischen den vorhandenen Haaren neue eingeschaltet (Aehnliche Haare aber in anderer Anordnung finden sich auch an den Blättern des Farn) Die Archegonien stehen auf einer Art Mittelrippe des Prothalliums, hier sind Theilungen parallel der Fläche eingetreten, aber nur wenige, meist nur eine einzige. Diese Mittelrippe ist keine continuirliche, oft erstrecken sich die Flächentheilungen nur auf *einen* Punkt der Prothalliummittellinie, wo dann die Archegonien inserirt sind, das ganze übrige Prothallium ist

1) So ausser bei *Platyserium* bei *Aspidium filix mas*, *Aspid. spinulosum* und *Asplen. septentrionale* vgl. Stübner, Beitrag zur Entw.-gesch. des Vorkerms der Polypodaceen, Döbeln (Programm) 1882.

einschichtig¹⁾. In andern Fällen sind mehrere (bis drei) Gewebepolster auf der Mittelrippe von einander durch einschichtige Prothalliumstücke getrennt.

Eine Erwähnung verdienen noch die Haarwurzeln. Wo eine „Mittelrippe“ vorhanden ist, entspringen sie aus dieser, ausserdem aber vor Allem am Rande, nur selten trifft man (bei einschichtigen Prothallien) einige auf der Fläche, oft ist jede Randzelle mit einer Haarwurzel versehen, während sich auf der Fläche gar keine befinden, was der unten zu besprechenden Hymenophylleen halber hier angeführt sein mag. Man kann lange suchen, ehe man ein nicht von einem Pilz inficirtes Wurzelhaar antrifft. Der Pilz tritt auf in Form zarter, die Haarwurzel dicht umspinnender Hyphen²⁾. Ob einige derselben vielleicht auch im Innern der Zelle verlaufen, ist schwer zu entscheiden, indess wahrscheinlich. Jedenfalls aber findet sich immer ein feiner Hyphenknäuel in der Trägerzelle des Haarwurzel und *nur* in dieser, nicht in den andern Prothalliumzellen. Nur in einem einzigen Falle, wo eine Gruppe von Haarwurzelbildenden Zellen neben einander lag, wurde beobachtet, dass auch eine Zelle, welche keine Haarwurzel gebildet hatte, inficirt war. Nur die allerjüngsten Haarwurzeln sind ohne Pilzscheide, dann scheint zuerst das Umsponnenwerden einzutreten, wenigstens findet man öfters pilzumspinnene Haarwurzeln, welche in ihren Trägerzellen noch keine Hyphenknäuel zeigen.

Die Trägerzellen werden von der Pilzinfektion offenbar geschädigt, wie sich unter andern aus dem Aussehen des Zellkerns ergibt, der verschrumpft und substanzarm erscheint. Offenbar ist der Pilz also gewöhnlich nicht im Stande andere Zellwände des Prothalliums, als die, welche die Haarwurzel von der Trägerzelle trennt, zu durchbohren. Wahrscheinlich dringt er zuerst durch die Membran des Haarwurzel in das Innere derselben und von hier aus in die Trägerzelle, in welcher er den feinen Hyphenknäuel bildet.

1) Darauf wird unten zurückzukommen sein.

2) Ueber analoge Vorkommnisse bei *Lyc. Phlegmaria* s. Treub Ann. V. pag. 112; betreffs der Hymenophylleen unten.

Das Prothallium im Ganzen wird durch die Pilzscheide der Haarwurzeln nicht geschädigt, die unregelmässig lappige Verzweigung mancher Haarwurzeln ist vielleicht auf den Einfluss des Pilzes zurückzuführen. Derselbe scheint mir nach dem oben Angeführten ein Parasit zu sein, und kein Grund vorzuliegen ihm etwa eine Rolle bei der Ernährung zuzuschreiben. Ohnedies sind hier die Haarwurzeln ebenso wie bei den Hymenophylleen der Hauptsache nach offenbar nur Haftorgane, und deshalb leidet wohl das Prothallium auch von der Infektion derselben wenig. Ganz analoge Verhältnisse werden unten von den Hymenophylleeprothallien zu berichten sein; hier sei nur erwähnt, dass die Polypodium-Prothallien auch darin mit den Hymenophylleen übereinstimmen, dass die Seitenwände ihrer Zellen getüpfelt sind, und dass die Entstehung randbürtiger Adventivsprosse keine Seltenheit ist.

Vittaria.

Wer die Umrisse der in Fig. 7 und 8 dargestellten Prothallien von *Vittaria* in's Auge fasst, wird diese Gebilde schwerlich für Farnprothallien halten. Sie weichen von allen bekannten Formen derselben in auffälligster Weise ab: sie sind weder „herzförmig“ noch dem Thallus eines Lebermooses ähnlich (wie alte Prothallien von *Osmunda* ¹⁾ und *Todea*) sondern gleichen eher einem reich verzweigten *Sphagnum*-Protonema; wie dieses sind sie einschichtige mit zahlreichen Lappen versehene Gebilde, welche der Unterlage bei rechtwinklig einfallender Beleuchtung meist dicht angepresst sind. Die Lappen liegen theilweise über einander her, und das Prothallium erreicht beträchtliche Grösensdimensionen; die Prothalliumräschen erreichten in meinen Culturen nicht selten einen Durchmesser von 2 cm. Aufmerksam wurde ich auf diese Prothallien zuerst durch eine weitere Eigenthümlichkeit, durch welche sie unter allen Farnprothallien

1) Vgl. Goebel, bot. Zeit 1877 pag. 704 ff. Grundzüge der Systematik Figur 148 (pag. 230).

— die verwandte Monogramme und die Hymenophyllen hier ausser Betracht gelassen — isolirt stehen, nämlich die Bildung von *Brutknospen* welche in grosser Menge an den Prothallien entstehen. Auch in der Vertheilung ihrer Archegonien weichen die *Vittaria*-Prothallien ab von der gewöhnlichen Norm. Es geht dies schon daraus hervor, dass auf einem und demselben Prothallium mehrere, oft ziemlich zahlreiche Archegoniengruppen auftreten (vgl. Fig. 7 u. 8).

Die Entwicklung dieser Prothallien sei hier kurz geschildert, ich unterlasse dabei ein Eingehen auf für die äusseren Gestaltungsverhältnisse unwichtigere Einzelheiten, z. B. Zelltheilungsfolgen, und auf die Frage, wieweit die einzelnen Arten von *Vittaria* sich in ihrer Prothallienentwicklung unterscheiden. Abgesehen davon, dass bei den im Freien gefundenen Prothallien die Zugehörigkeit zu bestimmten Arten sich nicht immer mit Sicherheit constatiren lässt, sind auch die Arten selbst nicht leicht zu unterscheiden¹⁾. Die von mir gesammelten Arten wurden nach meiner Rückkehr von Herrn Dr. M. Kuhn gütigst bestimmt. Es sind folgende: *Vittaria elongata* Sw. var. *intermedia* (Bl.) Mett.; *Vitt. planipes* Kze, *Vitt. amboinensis* Fée, *V. zosteræfolia* Bory var. *flaccida* Mett., *V. parvula* Bory (*V. bisulcata* Kze) und *Pleurogramme pusilla* Kuhn (*V. pusilla* Bl). Von diesen ist *V. parvula* auf den ersten Blick von den andern leicht zu unterscheiden, durch seine schmalen (scheinbar) von drei Längsnerven durchzogenen Blätter und sein Vorkommen im Gebirg. Es geht am Gedeh bis über 7000' herauf, in der Niederung habe ich es nie gefunden. Es wäre möglich, dass in der Prothallienentwicklung sich Unterschiede auffinden lassen, welche mit zur Charakteristik der einzelnen Arten dienen. Jedenfalls wird zu untersuchen sein, wie sich verwandte Gattungen verhalten, speciell *Taenitis*. In diese Gattung ist bekanntlich sehr viel Unzusammengehörendes gebracht worden. Ob also z. B. *Taenitis lanceolata* RBr. und *T. angustifolia* RBr.

1) Auch Hooker und Baker, *Synopsis filicum* sagen »the species are very difficult of discrimination“ (pag. 395.) — Die Prothallienbezeichnung ist daher im Folgenden keine (was die Species betrifft) sichere.

wirklich mit *Vittaria* zu vereinigen sind, das wird auch auf weil diese Grund der Prothallienentwicklung zu untersuchen sein, bei *Vittaria*, wie unten gezeigt werden soll, eine ungemein charakteristische ist. *Taenitis blechnoides* besitzt jedenfalls Prothallien, die mit denen von *Vittaria* in ihrer Entwicklung *nicht* übereinstimmen. Hierüber, so wie über die andern oben berührten Fragen verweise ich auf eine spätere Mittheilung, und versuche im Folgenden das für die Prothallien der untersuchten *Vittarien* Charakteristische zu schildern.

Die Sporen der untersuchten Arten sind mit Ausnahme derjenigen von *Pleurogramme* ¹⁾ glattwandig, „bohnenförmig“, scheinbar mit homogenem, gelblich bräunlichem Inhalt versehen, der beträchtliche Mengen fetten Oeles enthält. Sie entwickeln bei der Keimung eine, an der Spitze bald in eine Zellfläche übergehende Zellreihe. Die Entwicklung derselben wird aus den Figuren 14, 15, 18 erhellen; aus denselben ergibt sich, dass eine Scheitelzelle in den angeführten Fällen nicht vorhanden ist und die Antiklinen am Scheitel divergiren. Fig. 18 könnte ebensogut ein junges Prothallium von *Anogramme* (*Gymnogramme*) *leptophylla* darstellen (vgl. Botan. Zeitung 1877 pag. 671.) In selteneren Fällen finden sich auch bei *Vittaria* Prothallien mit zweischneidiger Scheitelzelle, (Fig. 16) dieselbe stellt aber offenbar ein nur nebensächliches Vorkommiss dar. Es darf natürlich nicht jede an der Spitze gelegene dreiseitige Zelle als Scheitelzelle betrachtet werden, gar nicht selten kommt es vor, dass sich eine Randzelle durch eine der Aussenwand und einer der Seitenwände aufgesetzte bogenförmige Wand theilt.

Gewöhnlich wird die dadurch entstandene keilförmige Zelle durch eine Perikline getheilt, zuweilen aber (z. B. Fig. 17 bei a) setzt sich ihr eine entgegengesetzt geneigte Wand an, wodurch der Anschein einer Scheitelzelle zu Stande kommen kann. Es handelt sich aber in dem angeführten Fall nur um eine etwas abweichende Theilung einer Randzelle, die sämmtlichen Rand-

1) Diese sind tetraedrisch mit körnigem Exospor versehen und chlorophyllhaltig. Sie keimen vielfach schon innerhalb der Sporangien, wobei zunächst eine Querwand auftritt.

zellen sind gleichwerthig und alle meristematisch. In Fällen wie der in Fig. 16 von der Gebirgsform (*Vittaria parvula*) abgebildete, scheint dagegen eine Scheitelzelle in der That vorhanden zu sein. Indessen lege ich diesem Umstand keinerlei Gewicht bei. Auch bei der Keimung von *Sphagnum*, dessen Flächenprotonema sonst ausnehmend deutlich die „Springbrunnenanordnung“ der am Scheitel divergirenden Antiklinen zeigt, kommt, wie ich bei mehreren Arten fand, (namentlich gelegentlich bei schwächlichen Protonemafflächen) eine zweisehnidige Scheitelzelle vor. So interessant die Frage nach den *Bedingungen* des Zustandekommens dieser Zellenanordnung ist, so wenig ist sie doch für die Charakteristik des Entwicklungsganges von Bedeutung. Für diese fällt für *Vittaria* vielmehr nur in Betracht, dass der ganze obere Rand des jungen Prothalliums ursprünglich meristematisch ist (Fig. 17) und dass das Prothallium niemals herzförmig wird.

Es erreicht oft ziemlich beträchtliche Breite. Dann tritt Verzweigung ein, und zwar auf die einfachste denkbare Art, nämlich dadurch, dass bestimmte Stellen des Randes den meristematischen Charakter verlieren. Dies ist z. B. in Fig. 19 eingetreten in der Mittellinie des Prothalliums bei T., wie sich aus dem Aussehen der hier liegenden Randzellen ohne Weiteres ergibt, es fehlen in ihnen die charakteristischen Theilungswände¹⁾.

In dem Fig. 20 abgebildeten Prothalliumstück sind drei solcher Stellen, T, T₁, T₂ sichtbar. Bei letzterer verliert die Stelle des Randes soeben ihren meristematischen Character. Es ist klar, dass in Folge dieses Verhaltens zunächst seicht gelappte Formen wie Fig. 12, dann durch Weiterwachsen der meristematisch bleibenden Partien tiefer eingeschnittene wie Fig. 11 und 13 und schliesslich durch Wiederholung desselben Processes (auch an den entstandenen Lappen) so auffallende For-

1) Es braucht kaum erwähnt zu werden, dass auf diese Weise ausser mehrlappigen auch zweilappige, der gewöhnlichen Prothallienform ähnliche Gebilde zu Stande kommen können. Sie unterscheiden sich aber von einem »typischen« Prothallium auf's Schärfste dadurch, dass das Meristem nicht in der Einbuchtung, sondern an der Spitze der Lappen liegt. Die Haarwurzeln stehen auch bei *Vittaria* auf der Unterseite des Prothallium's.

men, wie die zu Anfang erwähnte, in Fig. 7 skizzierte entstehen müssen. Derselbe einfache Verzweigungsprocess findet sich bei den Flächenprotonemen von *Sphagnum* und den Prothallien von *Gymnogramme leptophylla* ¹⁾.

An dem Fig. 12 abgebildeten Prothallium sind bereits die für *Vittaria* charakteristischen *Brutknospen* aufgetreten welche an den Prothallien in grosser Zahl gebildet werden.

Eine „normale“ *Vittariabrutknospe* ist ein keulenförmiger, nicht immer mit gerader Längsachse versehener Körper, welcher aus einer variablen Anzahl von Zellen, durchschnittlich etwa 6—9 besteht. Die Zellen sind zu einer Reihe angeordnet, die beiden Endzellen unterscheiden sich von den übrigen, welche mit Chlorophyll und Stärke vollgepfropft sind, durch geringere Grösse und mangelnden, oder doch sehr geringen Chlorophyllgehalt. Die eine derselben zeigt einen, annähernd kreisförmigen braunen Fleck: die Stelle, an welcher die Brutknospe ihrer Trägerzelle aufsass. Diese Trägerzellen sind nicht gewöhnliche Prothalliumzellen, sondern nur zur Brutknospenbildung verwendete Organe, die im Folgenden als *Sterigmen* bezeichnet werden sollen.

Die *Sterigmen* entspringen aus den Randzellen, und zwar zu einer Zeit, wo dieselben noch theilungsfähig sind. Sie stehen entweder am Rande selbst, oder auf der Unterseite der Randzellen, seltener kommen sie bei *Vitt. elongata* auch auf andern dem Rande benachbarten Zellen der Prothalliumunterseite vor. Es sind ursprünglich annähernd halbkugelige Zellen mit nur äusserst kleinen Chlorophyllkörpern, später sind sie mehr in die Länge gestreckt (annähernd cylindrisch); rundliche braune Flecken auf ihrer Wand bezeichnen die Stellen, wo Brutknospen abgefallen sind. Die Brutknospe bildet sich am Sterigma durch einen, der Sprossung der Hefezellen vergleichbaren Vorgang (vgl. Fig. 24, 26). Es bildet sich nämlich ein ursprünglich gleichmässig schmaler später an seiner Basis eingeschnürter, an der Spitze erweiterter Aus-

1) Ich werde auf diese und diejenigen von *G. chaerophylla* bei anderer Gelegenheit zurückkommen. Die beiden Arten sind, wofür namentlich auch ihre Prothalliumentwicklung spricht, von der Gattung *Gymnogramme* als besondere Gattung *Anogramme* (schon von Link aufgestellt) abzutrennen.

wuchs am Sterigma, der, durch eine Wand von letzterem abgetrennt, die Mutterzelle der Brutknospe darstellt. Auch die Brutknospenmutterzelle besitzt zunächst nur kleine Chlorophyllkörper, die Grösse und Zahl derselben nimmt aber bei weiterem Wachsthum beträchtlich zu. Durch Wachsthum und wiederholte Quertheilungen entwickelt sich dann die Brutknospe aus der Mutterzelle.

An einem und demselben Sterigma kann eine grössere Zahl Brutknospen gebildet werden, so z. B. in Figur 26 wo die basipetale Reihenfolge der Brutknospen am Sterigma deutlich hervortritt. Andererseits können an einem Sterigma auch neue Sterigmen entstehen (vgl. Fig. 26 s2) und so ganze Brutknospenverbände sich bilden. Da ausserdem die Sterigmen an einer Prothalliumzelle oft in Mehrzahl auftreten, und der ganze obere Rand eines Prothalliumlappens in die Brutknospenbildung eintritt Taf. XI, Fig. 21, so erhellt daraus, in wie ausgiebigem Masse die Gonidienproduktion hier auftritt, sie ist in solchen Fällen auch mit blossem Auge leicht wahrnehmbar, und es können sich so an einem und demselben Prothallium hunderte von Brutknospen bilden. Von den „Abnormitäten“ welche bei der Brutknospenbildung nicht selten auftreten, seien hier nur wenige kurz erwähnt, eine ausführliche Schilderung der zahlreichen hier sich findenden Variationen, wie sie namentlich bei den Kulturen auftreten, würde kaum Interesse bieten.

Eine nur kleine Abweichung ist es, dass zahlreiche, im Freien auf Bäumen des Buitenzorger Gartens gefundene Prothallien die Brutknospen sämtlich unter die Prothalliumunterseite herabgebogen zeigten, möglicherweise ist dies eine Eigenthümlichkeit einer der unter „*elongata*“ zusammengefassten Arten.

Bei künstlichen Aussaaten treten Brutknospen auf, welche an einzelnen Stellen — am häufigsten an der Spitze (vgl. Fig. 23B) in Zellflächen übergegangen sind, andere vermehren ihre Zellenzahl in abnormer Weise. Auch die Sterigmen zeigen Abweichungen; sie können gelegentlich ganz fehlen, und zeigen in andern Fällen Theilungen; es finden sich an ihrer Stelle Brutknospen-ähnliche Zellreihen oder sogar kleine Zellflächen, wie

in Fig. 23A. Es ist sehr wohl möglich, dass auch *Vittaria* zweierlei Brutknospen bildet, wie Treub dies für *Lycop. Phlegmaria* nachgewiesen hat. Indess habe ich von „Dauerbrutknospen“ nichts finden können, wenn sie überhaupt vorhanden sind, ist ja ihr Auftreten zur Zeit des Ostmonsuns zu erwarten, während ich Java vor Beginn desselben verlassen musste.

Die von mir beobachteten Brutknospen sind alle sofort keimfähig, es geht aus ihnen eine, (seltener zwei) Prothalliumfläche hervor; sehr häufig ist es, dass an den Brutknospen Antheridien auftreten ¹⁾ (Fig. 27). Die normale Form der Keimung zeigt Fig. 31. Die beiden Endzellen der Brutknospe sind hier zu kurzen Wurzelschläuchen ausgewachsen, welche, wenn die Brutknospen in Wasser cultivirt werden, besondere Länge erreichen (Fig. 28a) Haarwurzeln treten gewöhnlich auch an den andern Brutknospenzellen auf, aber dann, wie an einer Prothalliumzelle, als seitliche Sprossungen. Die beiden auch durch ihren Inhalt gewöhnlich abweichenden Endzellen der Brutknospe können somit als Haarwurzelanlagen betrachtet werden, während die Zellfläche aus einer der andern Brutknospenzellen hervorgeht. Dass die Längsachse der Prothalliumfläche (annähernd) rechtwinklig steht zu der Brutknospe ergibt ein Blick auf die Figuren. An Abweichungen von dem eben geschilderten „Typus“ der Keimung fehlt es nicht. So hat sich z. B. an der in Fig. 28 B gezeichneten Brutknospe nur eine sehr rudimentäre Zellfläche gebildet, an deren Spitze eine Sekundärbrutknospe (Br) sich entwickelt.

Vor Besprechung der Sexualorgane sei hier noch eine Eigenthümlichkeit der Zellen der *Vittariaprothallien* erwähnt, nämlich das Vorkommen von Sekreten im Zellinhalt, welche mit den „Oelkörpern“ der Lebermoose grosse Aehnlichkeit haben, und desshalb hier auch so benannt werden sollen; ich habe dieselben nur an meinen Aussaaten untersucht, bei den im Freien gefundenen Prothallien seinerzeit nicht darauf geachtet.

Am Auffallendsten durch Grösse und Färbung sind die Oelkörper

1) Ebenso kommt es gelegentlich vor, dass unter ungünstigen Verhältnissen befindliche Prothallien eine Zelle zu einer mit Antheridien besetzten Zellreihe ausgewachsen lassen.

per bei *Vittaria parvula*. Sie kommen hier in Einzahl in den Zellen vor, und zwar in sämtlichen darauf untersuchten Prothalliumzellen mit Ausnahme der Haarwurzeln. Sie liegen meist der Zellmembran an in Form unregelmässig aber scharf begrenzter Massen welche durch ihren bräunlich-grauen Farbenton hervortreten. Bei schwacher Vergrösserung erscheinen sie körnig, bei starker zeigt sich, dass einer homogenen Grundmasse starklichtbrechende (aber nicht wie Oeltropfen aussehende Körper) eingelagert sind.

Bei Zusatz von Alkohol tritt aus dem Oelkörper ein homogener gelblicher Körper hervor, der sich immer mehr vergrössert, und in dem Maasse, wie der Alkohol den Chlorophyllfarbstoff aus den Chlorophyllkörpern extrahirt, diesen in sich aufspeichert, so dass nun statt der Oelkörper grün gefärbte Kugeln fetten Oels in den Zellen liegen. Ganz lösen sich die Oelkörper in Alkohol nicht, ein Rest körniger Substanz bleibt auch nach längerer Einwirkung desselben zurück. In Aether scheint die Lösung eine vollständige zu sein; das Zurückbleiben eines Häutchens aus Proteinstoffen wie Pfeffer ¹⁾ es für die Oelkörper der Lebermoose angibt, konnte nicht beobachtet werden; dass die Oelkörper hauptsächlich aus fettem Oel bestehen, wird auch durch ihr Verhalten gegen Osmiumsäure und Alkannatinktur bestätigt. Uebrigens färbte sich mit Osmiumsäure der ganze Zellinhalt der lebenden Zellen mehr oder minder bläulich grau, bei manchen Prothallien blauschwarz.

Aehnliche Oelkörper finden sich auch in den Prothallien anderer *Vittaria*-Arten, in manchen Zellen auch in Zwei oder Mehrzahl, in älteren nicht selten in traubiger Form. Sie stellen wie mir scheint, ein Exkret vor, welches in seinem Verhalten gegen Reagentien viele Aehnlichkeit mit den von Pfeffer untersuchten Oelkörpern der Lebermoose hat.

Die Antheridien der *Vittariaprothallien* sind ausgezeichnet durch ihren, im Verhältniss zu andern Farnantheridien langen Stiel, der einen viel geringeren Durchmesser besitzt, als der

1) Pfeffer, die Oelkörper Lebermoose Flora 1874 S. 2.

eigentliche Antheridienkörper, und deshalb an einen Handgriff erinnert Taf. XI, Fig. 27, 32. Er ist zuweilen dreizellig aus drei über einanderliegenden Zellen bestehend, häufig zweizellig, indem zwischen ihm und der Centralzelle des Antheridiums sich noch eine Zelle befindet, welche man auch zur Wand des Antheridiums rechnen könnte, seltener einzellig, letzteres ist bei der unten zu besprechenden Monogramme Regel. Die Trennung der „Centralzelle“ von der Wandung erfolgt durch eine uhr-glasförmig gebogene Wand. Die Antheridien entspringen zu einem oder zweien aus einer Prothalliumzelle der Unterseite oder des Randes selten auch der Oberseite.

Die Stellung der Archegonien ist, wie schon oben angedeutet, eine sehr auffallende. Es findet sich nicht, wie bei andern Polypodiaceenprothallien *Eine* Archegoniengruppe hinter der Einbuchtung, sondern *Ein* Prothallium trägt zahlreiche Archegoniengruppen. Diese nehmen entweder besondere, kurzbleibende Lappen des Prothalliums ein, auf denen sie in progressiver Reihenfolge entstehen, oder sie stehen an beliebigen Stellen der Prothalliumfläche hinter einer noch meristematischen Partie des Randes. Ein fernerer Unterschied dem gewöhnlichen Verhalten gegenüber liegt (wenigstens bei der allein hierauf untersuchten *V. elongata*), darin, dass die Archegonien nicht auf einem Gewebepolster stehen. Die Prothalliumfläche, welche sie trägt, ist vielmehr — abgesehen von den Basalzellen der Archegonien — einschichtig und es fehlt auch die Mantellage um den Basaltheil des Archegoniums, nur wo die letzteren dicht stehen sind die zwischen ihnen gelegenen Zellen durch eine der Fläche parallele Wand getheilt. Dagegen findet ein Mehrschichtigwerden der Prothalliumtheile statt, auf denen eine Embryoanlage ¹⁾ sich gebildet hat.

Die Archegonien stehen hier somit nicht an fest bestimmten Punkten, sie sind bezüglich ihres Entstehungsortes nur an ein Meristem gebunden. Dem entspricht, dass sie häufig auch auf den Adventivsprossen vorkommen, welche an der Basis älterer,

1) Entstehung und Ausbildung derselben wurden nicht untersucht.

ganz unverletzter und in vollem Wachstum begriffener Prothallien sich bilden. Derartige (aus einer Randzelle hervorgegangene) Sprosse, sind wenn sie weibliche Sexualorgane produciren ausschliesslich als Träger derselben ausgebildet, sie wachsen späterhin nicht vegetativ weiter, wenigstens wurden keine derartigen Fälle beobachtet; zwischen den Archegonien stehen Haarwurzeln. Auch flächenbürtige Adventivsprosse wurden auf der Unterseite der Prothallien von *Vitt. elongata* beobachtet: sie entspringen wie Haarwurzeln und Antheridien aus der Mitte einer Zelle.

Ich zweifle nicht daran, dass an *einem* Prothallium mehrere Keimpflanzen entstehen können; wenigstens sah ich öfters mehrere Embryonen (Fig. 7, E) an verschiedenen Stellen der Prothalliums, auch Prothallien die ausser einer Keimpflanze noch Embryonen besassen. Es wird von Ernährungsverhältnissen abhängen, ob dieselben sich entfalten oder nicht. Erwähnt sei nur noch, dass Brutknospenbildung und Archegonienbildung sich keineswegs ausschliessen, beides kommt auf einem und demselben Prothallium vor.

Monogramme paradoxa.

Da die aus Sporen erzogenen Prothallien als ich Buitenzorg verlassen musste, nur die ersten (wie es scheint mit denen von *Vittaria* übereinstimmenden) Keimungsstadien zeigten, die nach Europa mitgebrachten Sporen aber bis jetzt nicht zur Keimung gebracht werden konnten, so war ich bei der Untersuchung auf Prothallien angewiesen, welche ich bei Tjibodas in grosser Zahl zusammen mit der Pflanze fand. Auch die *Monogramme*-prothallien bilden Brutknospen in ähnlicher Weise wie die von *Vittaria*. Besonders auffallend ist die schmale Form der die Brutknospen tragenden Prothallienlappen (Fig. 39 B) eine Erscheinung, welche auch bei *Vittaria* öfters gefunden wird, aber weniger scharf ausgeprägt.

Eine Differenz von *Vittaria*, nach welcher die Prothallien — soweit die Untersuchung bis jetzt reicht — unterschieden

werden können, liegt in der Stellung der Sterigmen. Diese sind von annähernd kugeligter Gestalt, und besitzen eine fein gekörneltte Oberfläche, die „Narben“, welche die Stelle der abgefallenen Gonidien bezeichnen, treten auch hier deutlich hervor. Die Sterigmen stehen gewöhnlich zu mehreren auf einer Prothalliumzelle, finden sich aber hier auch auf der *Oberseite* des Prothalliums, während sie bei *Vittaria* nie in dieser Stellung angetroffen wurden. Sie wird indess auch bei *Monogramme* erst in Folge nachträglicher Verschiebung erreicht. Es geht dies schon daraus hervor, dass man brutknospentragende Sterigmen nur am Vorderrande der Prothalliumlappen antrifft; während oft weit davon entfernt auf der Fläche und am Rande sich leere, alte Sterigmen befinden.

Die Sterigmen entstehen in, gegen den meristematischen Vorderrand des Prothalliumlappens fortschreitender Reihenfolge. Ihre Bildung wird dadurch eingeleitet, dass die Spitze eines Prothalliumlappens unmittelbar hinter dem Vorderrand auf der Unterseite konkav wird. Dann entstehen Sterigmen und zwar aus den Randzellen, die Sterigmen sind nach unten (gegen das Substrat hin) gerichtet (vgl. Fig. 36). Darauf folgt an derselben Randzelle weiter nach unten ein neues Sterigma, und diesem häufig ein drittes. So hat z. B. die in Fig. 37 in Seitenansicht gezeichnete Prothallium-Randzelle drei Sterigmen hervorgebracht; das älteste 1, ist schon nach der Prothalliumoberseite hin verschoben, das zweite trägt zwei junge Brutknospen, das dritte (3) ist eben erst gebildet. Eine vollständige Verschiebung der Sterigmen auf die Oberseite kann natürlich nur dadurch erfolgen, dass der Rand unter ihnen fortwächst. Ich vermag nicht anzugeben, ob dies geschieht, indem die sterigmentragende Randzelle selbst späterhin als vegetative Zelle weiterwächst, oder indem etwa die unter ihr gelegene Zelle diese Rolle übernimmt.

Die fertigen Brutknospen haben wie Fig. 35, Taf. XI zeigt, einen ähnlichen Bau, wie diejenigen von *Vittaria*; und wie bei dieser (mit welcher *Monogramme* offenbar nahe verwandt ist) sitzen die Brutknospen den Sterigmen mit schmalere Basis auf. Mit *Vittaria* übereinstimmend ist auch die eigenthümliche Form der

Antheridien und das Entstehen randbürtiger Adventivsprosse (Fig. 38), Archegonientragende Prothallien habe ich leider nicht finden können.

Auf die, bei so einfach ausgestatteten Gebilden, wie die Farnprothallien es sind, bedeutenden Unterschiede zwischen der Bildungsweise der übrigen bis jetzt untersuchten Polypodiaceen-Prothallien und denen von *Vittaria* ist oben schon kurz hingewiesen worden. Es sind namentlich drei Punkte: die Bildung massenhaft erzeugter Brutknospen, die Verzweigung des Prothalliums und die Vertheilung der Archegonien. Den ersten möchte ich, trotzdem er zunächst am Auffallendsten hervortritt, für den wenigst wesentlichen halten. Denn offenbar ist die Vermehrung der Sexualgeneration durch besondere, ungeschlechtlich erzeugte Vermehrungsorgane ein für die Gesamtheit der Entwicklungsganges unwesentlicher Process, den wir auch bei der geschlechtlichen Generation der Moose bald vorfinden, bald nicht. Ebenso ist diese Vermehrungsart aufgetreten so weit wir bis jetzt wissen bei einzelnen, im System weit von einander entfernten Prothallienformen: *Vittaria* (und *Monogramme*) manchen Hymenophylleen (s. unten) und, wie Treub gezeigt hat, *Lycopodium Phlegmaria*. Wie weit innerhalb eines Verwandtschaftskreises die Fähigkeit Brutknospen zu bilden geht, ist näher zu untersuchen. Immerhin zeigt die Thatsache der Brutknospenbildung wieder, dass die Prothallien „nicht nur die Träger der Sexualorgane“ sind, sondern eine selbständige Generation.

Wichtiger aber erscheint, wie erwähnt, die Thatsache der Verzweigung, welche die Form der Prothallien und auch die Stellung der Archegonien bedingt. In beiden Punkten zeigt *Vittaria*, wie aus dem nachstehend Mitzutheilenden hervorgehen wird, eine grössere Uebereinstimmung mit den Prothallien von *Hymenophyllum* als denjenigen der übrigen Polypodiaceen. Indess werden sich auch für letztere Anknüpfungspunkte finden lassen. So wurde früher auf eine ähnliche Verzweigung (die aber, wie es scheint) nicht regelmässig eintritt, bei *Anogramme leptophylla* hingewiesen. Auch wenn das ursprünglich terminal

gelegene Meristem seine Thätigkeit einstellt und eine anfänglich lateral gelegene Partie desselben den Vegetationspunkte Charakter beibehält, ist der Vorgang ein ähnlicher. Dafür wurden oben Beispiele angeführt, als ein besonders auffällender Fall sei nach meinen Untersuchungen *Taenitis blechnoides* hier angeführt. Die gewöhnlichen Polypodiaceenprothallien stellen eben ein relativ einfachen Fall dar, mit ungetheiltem apikalem Meristem. Mit der Theilung desselben hängt bei *Vittaria* auch die eigenthümliche Vertheilung der Archegonien zusammen, die an das Meristem gebunden sind.

Auf einige andere Punkte werde ich nach Besprechung der Prothallien von *Hymenophyllum* noch kurz eingehen.

Hymenophylleen.

Die Geschlechtsgeneration der Hymenophylleen beansprucht ein ganz besonderes Interesse dadurch, dass an ihr die bedeutendsten Abweichungen von der Ausbildungsform sich finden, welche wir als die typische zu betrachten gewöhnt sind. Zudem sind unsere Kenntnisse gerade hier sehr lückenhaft. Die wichtigsten Mittheilungen, welche wir über die Hymenophyllaceenprothallien besitzen, sind die von Mettenius ¹⁾. Es wäre überflüssig, dieselben hier zu wiederholen, sie sind in alle Lehr- und Handbücher übergegangen. Erwähnt sei nur, dass diese Mittheilungen nothwendig einen fragmentarischen Charakter tragen müssen, da sie „zum grösseren Theil an getrockneten Exemplaren des Herbariums, zum geringeren Theil bei Aussaaten von Sporen von *H. Tunbridgense* und einiger andern Arten gewonnen wurden“ (Mettenius a. a. O. pag. 489.). Die Culturen scheinen aber nur wenig Resultate ergeben zu haben: $1\frac{1}{2}$ Jahre alte Prothallien der genannten *Hymenophyllum*-Art hatten eine „blattartige Ausbreitung“ in der Länge von $\frac{1}{2}$ Linie und der Breite von $\frac{1}{20}$ L. erreicht; Geschlechtsorgane fanden

1) Mettenius über die Hymnophyllaceen Abh. der Königl. Sächs. Gesellsch. der Wiss. VII. 1864.

sich begreiflicher Weise auf diesen noch so sehr kleinen Prothallien nicht, und auch späterhin hat Mettenius dieselben meines Wissens nicht beschrieben.

Dagegen fanden Janczewski und Rostafinski ¹⁾ bei Cherbourg, wo *Hymenoph. tunbridgense* früher wuchs, unter den Hymenophyllum-Pflanzen zwischen Moosen und Lebermoosen Prothallien mit beiderlei Sexualorganen, es wird auf dieselben unten zurückzukommen sein ²⁾.

Leider sind auch die hier mitzutheilenden Thatsache wenigstens für *Trichomanes* nur Bruchstücke. Es hängt dies zusammen damit, dass meine Kulturen nur sehr langsam sich entwickelten, anfangs, ehe ich die ausserordentliche Empfindlichkeit des untersuchten Hymenophyllumprothallien gegen Feuchtigkeitsverminderung kannte, waren die Kulturen überhaupt resultatlos. Berücksichtigt man den letzteren Umstand, so keimen die Sporen sehr leicht. Im Freien fand ich nach längerem, vergeblichem Suchen an Baumstämmen eine Anzahl von Hymenophyllum-Prothallien welche ein fast vollständiges Bild der Gestaltungsverhältnisse der Prothallien boten. Dieselben sind, wenn man sie einmal kennen gelernt hat, mit nichts Anderem zu verwechseln, dagegen ist in den Tropen bei dem Reichthum an verschiedenen Hymenophyllumformen und der Möglichkeit einer Fortschwemmung der Sporen durch Regen die Frage zu welcher Art sie gehören nicht immer mit Sicherheit zu entscheiden. In der Hoffnung die angeführten Daten später vervollständigen und ergänzen zu können, gebe ich im Folgenden einige Beiträge zur Kenntniss dieser Prothallien.

A. *Trichomanes*.

Von den ausgesäten Sporen keimten die von zwei Arten, von denen die eine als *Tr. diffusum* Bl., die andere als *Tr. maximum* bestimmt wurde. Am weitesten entwickelten sich

1) Janczewski et Rostafinski Note sur le Prothalle de l'Hymenophyllum Tunbridgense Mém. de la soc. nat. de Cherbourg 1875.

2) Auf sonstige gelegentliche Notizen über die ersten Keimungsstadien von Hymenophyllaceensporen braucht hier nicht eingegangen zu werden, da sie den Angaben von Mettenius nichts wesentlich Neues hinzugefügt haben.

Prothallien der erstgenannten Art, sie waren als grüne, Algen — oder Moosprotonema — ähnliche Räschen auf dem zur Aussaat verwendeten Torfstück leicht mit blossem Auge kenntlich.

Bekanntlich ergrünen und keimen die Hymenophyllumsporen vielfach schon innerhalb der Sporangien, es ist dies aber keine auf die Hymenophyllaceen beschränkte Erscheinung, ich traf dieselbe — (von gelegentlichen Ausnahmefällen bei andern Farne n z. B. Monogramme abgesehen, wo die Sporen bei grosser Feuchtigkeit auch in den Sporangien zu keimen beginnen). z. B. auch bei *Prosaptia contigua*, bei welcher die Sporen wie bei den Hymenophyllen Chlorophyll enthalten. Sie theilen sich hier durch eine Querwand, während bei vielen Hymenophylleen zunächst die bekannte „tripolare“ Entwicklung der Sporen eintritt. Bei der genannten *Trichomanes*-Art wächst die Spore zunächst besonders an den drei Tetraederkanten, sie erhält dadurch annähernd die Form eines der als „Dreispietz“ bekannten schwäbischen Bauernhüte. Das Exospor wird an den drei Kanten gesprengt. An jeder der drei Ecken wird nun eine kleine Zelle abgeschnitten (Flg. 40); nicht selten unterbleibt die Abtrennung einer derselben (so in Fig. 41, rechts) und ebenso kommen Unregelmässigkeiten vor, die hier nicht näher berücksichtigt werden sollen. Erwähnt sei nur, dass die Behauptung „die Sporen von *Trichomanes* unterscheiden sich darin von *Hymenophyllum*, dass die Wand erst längere Zeit nachher die Papille abtrennt, so dass diese Wände einander nicht mehr treffen und ausser den drei ausstrahlenden Fäden auch eine im Mittelpunkt dieser Strahlen liegende Zelle an den Keimlingen vorhanden ist“ eine unrichtige ist. Es ergibt sich schon aus Mettenius Untersuchungen, dass bei mehreren Arten der Gattung *Trichomanes* die Spore ebenso wie bei *Hymenophyllum* bei der Keimung in drei (durch drei im Mittelpunkt der Spore zusammenstossende Wänden) Zellen zerlegt wird. Ich verweise auf Fig. 58 und 59, welche die ersten Keimungsstadien von *Trichomanes palmatifidum* darstellen. Von den oben erwähnten Zellen kann jede zu einem Zellfaden (Fig. 44, 46) auswachsen, dessen Zellenzahl durch Zweitheilung der Scheitelzelle wächst. Interkalare Theilungen

konnten nicht beobachtet werden. Nicht selten schliesst aber einer der Strahlen frühe schon sein Wachstum ab, indem sich seine Endzelle in eine braune Haarwurzel umbildet (Fig. 42, 43). Die Entstehung einer Haarwurzel aus der Endzelle eines Prothalliumfadens finden auch an älteren Fäden oft weit vom Substrat entfernt statt (Fig. 47). Nicht selten bildet sich unterhalb der Astspitze dann ein Seitenzweig welcher die zur Haarwurzelbildung verwendete Spitze zur Seite drängt, und das Wachstum des Fadens sympodial fortsetzt. Auch zwei, seltener drei Haarwurzeln an *einer* Zelle kommen vor. Die Astanlage treten als Protuberanzen der Fädenzellen, nahe deren oberem Ende oder häufiger der Mitte, auf. In der Spitze dieser Protuberanz findet sich viel farbloses Plasma, durch eine Querwand abgegrenzt wird sie erst, wenn sie ziemliche Grösse erreicht hat. Die Auszweigungen eines Fadens liegen nicht alle in einer Ebene. Die Entstehungsfolge der ersteren ist, wie es scheint, im Allgemeinen eine progressive, mit gelegentlichem Zurückbleiben einzelner Aeste. Es kommt aber auch interkalare Bildung von Aesten vor. Hierher ist schon die Thatsache zu rechnen, dass aus der Sporenzelle nachträglich noch eine vierte Zellreihe sich entwickeln kann (Fig. 49), ferner die, dass einzelne Zellen der Fäden tonnenförmig anschwellen und neue Auszweigungen erzeugen.

Auf das langsame Wachstum der Prothallien wurde oben schon hingewiesen, als Beispiel sei Fig. 46 genannt, welche ein über 8 Wochen altes Prothallium darstellt. Es mag dies zusammenhängen mit der, andern Farnen gegenüber, sehr spärlichen Entwicklung von Haarwurzeln, welche hier der Hauptsache nach offenbar nur Haftorgane sind.

Geschlechtsorgane hatten sich an den Kulturen nach 3 Monaten noch nicht entwickelt ¹⁾. Dagegen fand ich im Rasen derselben Trichomanesart am Gedéh einen Archegonien tragenden

1) Auch nicht nach acht Monaten, wie aus den mir von Herrn Dr. Treub aus meinen Culturen zugesendeten Prothallien hervorgeht. Es ist die Entwicklung der Prothallien also jedenfalls eine langsame, trotz der früh beginnenden Keimung.

Prothalliumfaden. Von Entwicklung einer Zellfläche war hier durchaus nichts zu sehen. Vielmehr hatte sich das Ende eines kurzen Fadenastes in einen wenigzelligen Zellkörper verwandelt, welchem vier (grösstentheils schon abgestorbene) Archegonien aufsassen (Fig. 50, 51) wir dürfen, falls diese Archegonien tragenden (unzweifelhaft zu einem *Trichomanesprothallium* gehörigen), Fäden wirklich *derselben* *Trichomanes*art angehören, das Prothallium derselben somit als eines der einfachsten auffassen. Die niederst denkbare Form wäre die eines aus verzweigten Fäden bestehenden, Protonemaähnlichen Prothalliums, an welchem die Sexualorgane den Fäden direkt aufsitzen. Hier ist für die Archegonien auf einem Fadenaste die Bildung eines kleinen Zellkörpers erfolgt, für die Antheridien ist es bekannt (Mettenius a. a. O.) dass sie den Fäden direkt aufsitzen können. Dies ist auch der Fall bei *Trichomanesprothallien*, welche ich zusammen mit *Tr. digitatum* bei Nuwara-Eliya in Ceylon fand. Die Antheridien entspringen hier (vgl. Fig. 62, 63) ebensowie wie die Aeste, und die braunen, am Ende gelappten oder ungetheilten Haftorgane annähernd aus der Mitte einer Fadenzelle. Die letzteren sind sehr dickwandig, die Streifung der Querwände auf dem optischen Längsschnitt deutet wohl auf das Vorhandensein von Protoplasmaverbindungen hin. Die Antheridien besitzen hier und bei einer andern *Trichomanes*-Art, bei welcher ich dieselben fand, einen kurzen einzelligen Stiel.

Bei *Trichomanes maximum* fand in den untersuchten Fällen „tripolare“ Entwicklung bei der Sporenkeimung nicht statt, indess mögen sie auch hier dennoch vorkommen, ist doch ein theilweises oder völliges Ausbleiben derselben auch bei andern Arten zu constatiren. Es wird zunächst die äussere Sporenhaut gesprengt. In Fig. 52 hat sich die gekeimte Spore verlängert und durch eine Querwand getheilt, seitlich ist eine Haarwurzel aufgetreten. Später treten dann aus der Sporenzelle Aeste hervor (bis 5) sie schwillt tonnenförmig an und enthält viel Stärke (Fig. 57). Aus diesem Verhalten geht hervor, dass auch die sonst eintretende „tripolare“ Entwicklung der Hymenophyllen-Sporen nichts ist, als eine früh eintretende regelmässige Ver-

zweigung. Eine Verzweigung aus der Sporenzelle beobachtete ich gelegentlich auch bei *Polypodium sinuosum*, *Vittaria parvula* und *Platyserium*.

Auf einige allgemeinere Gesichtspunkte werde ich unten, nach Besprechung von *Hymenophyllum* noch zurückkommen. Hier sei nur unter Hinweis auf Fig. 60 und 61 die Brutknospenbildung der *Trichomanesprothallien* noch erwähnt. Die *Prothalliumfäden* von denen die Figuren entstammen, fanden sich zusammen mit einer kleinen, bei *Tjibodas* häufigen *Trichomanes*, welche mit van den Bosch's *Microgonium sublimbatum* überein zustimmen scheint. Es bilden sich die Brutknospen auf einzelligen, spielkegelförmigen *Sterigmen* welche entweder terminal oder als seitliche Aussprossungen entstehen. Die beobachteten Brutknospen waren einzelne Zellen, und die ganze Art der Brutknospenbildung stimmte durchaus überein mit der von Mettenius für *Trichom. incisum* geschilderten. Vor einigen Jahren hat Cramer ¹⁾ auf confervenartigen Farnvorkeimen welche sich auf einem importirten tropischen Farnstamme des Züricher botanischen Gartens fanden, eben falls reichlich Brutknospenbildung nachgewiesen. Die betreffenden *Prothallien* dürfen wohl unbedenklich zu *Trichomanes* gestellt werden, dafür spricht namentlich auch die Stellung der *Archegonien*. Die Brutknospen haben Aehnlichkeit mit den, aus einer ganz andern Familie — von *Vittaria* — oben beschriebenen. Sie sind wie diese Zellreihen, die aber nicht an dem einen Ende sondern quer der Träger Zelle aufsitzen. Ob vielleicht auch die in Fig. 60 abgebildete kugelige Zelle nur das Anfangsstadium einer aus einer Zellreihe bestehenden Brutknospe ist, muss dahingestellt bleiben. Auch bei *Hymenophyllum* selbst kommt Brutknospenbildung vor, dieselbe hat also bei den Farnprothallien eine ziemlich weite Verbreitung.

Die Haarwurzeln der *Trichomanesprothallien* sind sehr häufig von Pilzen umspinnen, welche auch in das Innere eindringen.

1) Ueber die geschlechtslose Vermehrung der Farnprothallien Sep. Abdr. aus den Denkschr. der Schweiz. Naturf. Ges. Bd. XXVIII 1880.

Ich habe hier auf die Pilzinfektion weniger geachtet, als bei Hymenophyllum, auffallend ist bei den Freien gefundenen Prothallien dass die Spitze der Haarwurzeln von den Pilzhypen häufig durchbohrt ist; demzufolge scheint der Pilz hier auf das Wurzelhaar nicht selten eine zerstörende Wirkung auszuüben.

B. *Hymenophyllum*.

Mit ziemlicher Vollständigkeit lässt sich die Entwicklung der von mir untersuchten Hymenophyllum Prothallien übersehen. Herangewachsene, Geschlechtsorgane tragende Prothallien von Hymenophyllum dilatatum (einer grossen schönen, in den Bergwäldern Westjava's weit verbreiteten Form), H. Neesii, eximium und andern weichen in ihrem Habitus von dem anderer Farnprothallien weit ab. Wie die Habitusbilder Fig. 68, 69, 83, 97 zeigen handelt es sich hier weder um Fadenalgenähnliche Bildungen wie bei Trichomanes, noch um die bei Gleicheniaceen, Cyatheaceen, Polypodiaceen und manchen Schizaeaceen verbreitete „Herzform“, sondern die Prothallien gleichen dem bandförmigen, wiederholt verzweigten Thallus eines Lebermooses. Sie sterben auch wie dieser von hinten ab, und vermehren sich wahrscheinlich auch durch die dadurch bedingte Isolirung der Zweige. Ich fand dieselben nach längerem Suchen auf Baumrinden denselben dicht angedrückt, häufig auch mit einer Kante dem Substrat angeheftet. Zu erkennen sind die Prothallien — von dem Habitus und dem Vorkommen von Keimpflanzen an ihnen abgesehen — an ihren Haarwurzeln, der Zellstructur und der Stellung der Geschlechtsorgane. Zunächst sei ihre Entwicklung hier kurz geschildert.

Auf welche Weise die, im Sporangium schon eintretende Dreitheilung der Sporen zu Stande kommt zeigt ein Blick auf Figur 70. Die drei so angelegten Zellen können sich alle drei weiter entwickeln, zunächst zu durch Querwände gegliederten Zellreihen (Fig. 72) gelegentlich werden auch aus *zwei* der Strahlen Zellflächen, so in Fig. 105, wo aber die eine Zell-

fläche ihr Wachstum schon eingestellt hat. Früher oder später gewinnt nämlich einer der drei Prothallienstrahlen die Ueberhand, während die andern zurückbleiben, wobei häufig ihre Endzelle zur Bildung einer Haarwurzel verwendet wird ¹⁾. Bei Bildung der Prothalliumfläche kommen ganz ähnliche Differenzen vor, wie bei andern Farnen. Schon die Länge, welche der aus einer der drei Zellen, in welche die Spore zerfiel, hervorgegangene Faden erreicht, ist eine — offenbar nach äusseren Verhältnissen — wechselnde. Schon in der zweiten oder dritten Fadenzelle kann die Bildung der Fläche beginnen, und zwar wird sie durch eine Längstheilung in der Endzelle des Fadens eingeleitet.

Die erste Theilungswand verläuft entweder median, dann tritt die Scheitelzelle erst später auf, oder es wird sofort durch die erste geneigt zur Fadenachse verlaufende Längswand eine „zweischneidige“ Scheitelzelle gebildet. Eine solche besitzen alle älteren von mir beobachteten Prothallien (vgl. Fig. 84) bezüglich deren Zellenanordnung, da sie nichts specifisch Charakteristisches bietet, ich wohl auf die Figuren verweisen darf. Auch die Adventivprosse, welche sich am Rande älterer Prothallien oft in grösser Anzahl (gewöhnlich aus *Einer* Randzelle) bilden, besitzen aufangs eine „zweischneidige“ Scheitelzelle. Später geht dieselbe aber an Adventivprossen sowohl wie an den Prothalliumflächen der Keimpflanze (welche meist *in* der Ebene der drei primären Prothalliumstrahlen zuweilen aber auch rechtwinklig — gelegentlich vielleicht auch schief — zu derselben stehen) in „Randzellwachstum“ über. Soweit meine Beobachtungen reichen scheint dies in derselben Weise zu geschehen, wie bei den Polypodiaceen, indem in der Scheitelzelle eine perikline Wand auftritt, und die dadurch gebildete Aussenzelle die charakteristische Theilung der Randzellen durch

1) Sadebeck (Schenks Handbuch I pag. 161) meint: ob derartige Organe als echte Haarwurzeln anzusehen seien, sei mindestens noch fraglich. Wenn sie auch etwas anders entstehen, als die später auftretenden, so stimmen sie mit den letztern doch sonst überein. Bei Culturen auf lehmigem Boden wuchsen sie zu langen Schläuchen aus.

auf einander rechtwinklig stehende Anti- und Periklinen (Längs und Querwände) zeigt. Bei schwächtigen Thallusscheiteln kann man den Versuch machen, die Zellenanordnung am Scheitel auf Initialen zurückzuführen; der in Figur 87 wieder-gegebene Prothalliumscheitel von *Hymenophyllum Smithii* z. B. zeigt in einer Zellenordnung grosse Aehnlichkeit mit einigen Bildern, welche Treub ¹⁾ von der Zellenanordnung der Prothalliumzweige von *Lycopodium Phlegmaria* gegeben hat, nur dass es sich bei letzteren um optische Durchschnitte cylindrischer Organe handelt.

Man kann in dem abgebildeten Zellnetz von *Hym. Smithii* im Scheitel eine einzige „Initiale“ annehmen, welche sich abwechselnd durch Längs- und Querwände theilt, wie dies z. B. auch in der Blattspitze der Fall ist. (Man vergleiche das Zellnetz des Vegetationspunktes vom zweiten Blatt einer Keimpflanze von *H. eximium* Kze Taf. XIII Fig. 98 B). Allein es ist zu beachten, dass die „Segmente“ dieser Initiale sich ebenso theilen, wie sie selbst, wobei die Theilungen um so seltener werden, je grösser die Entfernung vom Vegetationspunkt ist, bis sie in den Dauerzustand übergehen. „Initialen“ der oben erwähnten Art kommen zweifellos bei Farnprothallien vor. Sehr deutlich habe ich sie gelegentlich bei *Platyserium grande* wahrgenommen. Allein bei den *Hymenophyllen* erscheint eine derartige Annahme kaum geeignet, uns in die Art und Weise des Wachsthum's einen tiefern Einblick zu geben. Es scheint mir hier vielmehr eine Zellenanordnung mit am Scheitel schwach divergirenden Antiklinen vorzuliegen, wie dies in dem Schema Fig. 104 angedeutet ist. Hier ist angenommen, dass von den jeweils durch Längstheilung aus Einer Zelle entstandenen Tochterzellen *beide* sich gleichmässig weiter entwickeln, die äusseren gehen dann später allmählich in den Dauerzustand über. Ebenso lässt sich ein Schema construiren, bei dem *eine* Zelle deutlicher als „Initiale“ hervortritt, aber der Wachsthumsvorgang ist doch in beiden Fällen wesentlich derselbe.

1) Treub, études sur les Lycopodiacees II le prothalle du *Lycopodium Phlegmaria*. Annales V pag. 92.

Die Verzweigung ist nach dem oben bezüglich des Habitus Erwähnten ein bei Hymenophyllumprothallien stets wiederholt eintretender Vorgang. Bestimmte Zelltheilungsvorgänge im Scheitel liessen sich bei der Verzweigung nicht nachweisen. Der Vorgang ist, soweit die Beobachtung reicht, der, dass der Scheitel eines Prothalliums sich verbreitert, eine mittlere Partie desselben in den Dauerzustand übergeht, und dadurch zwei neue Vegetationspunkte entstehen, von denen der eine gewöhnlich in der Richtung des alten Sprosses weiter wächst, der andere einen Seitenzweig bildet. Der Vorgang ist also ein ähnlicher wie bei *Vittaria*. Bei Hymenophyllum hat jedoch die Verzweigung mehr den Charakter einer Gabelung; bei den an *einer* Kante angehefteter Prothallien stehen die Zweige dann alle auf der nicht angehefteten Kante. So z. B. bei dem in Fig. 69 Taf. XII dargestellten Prothalliumstück von Hymenophyllum dilatatum, es braucht kaum bemerkt zu werden, dass scharfe Grenzen zwischen Gabelung und monopodialer Verzweigung sich hier — wie in nicht wenigen andern Fällen — überhaupt nicht ziehen lassen, und dass die Entwicklung der „Gabeläste“ häufig eine ungleich starke ist.

Bei verschiedenen der von mir untersuchten Hymenophyllumprothallien findet eine ungeschlechtliche Vermehrung durch Brutknospen statt. Indem ich diejenigen, bei denen für die Frage, zu welcher Art sie gehören, keine Anhaltspunkte vorliegen, übergehe, möchte ich hier nur auf die in fig. 77, 78, 99, 107 abgebildeten Fälle hinweisen. Gemeinsam ist denselben, dass die am Rand der Prothalliums gebildeten Brutknospen sich schon am Prothallium selbst zu einer kleinen Zellfläche entwickeln, welche mit einer „zweischneidigen“ Scheitelzelle versehen ist. Die Weiterentwicklung der Brutknospen nach ihrem Abfallen besteht, soweit ich dieselbe gelegentlich verfolgen konnte, einfach in einem Weiterwachsen derselben. Im Uebrigen kommen nach den einzelnen Arten kleinere Unterschiede vor. Zu welcher Art die in Fig. 107 abgebildete Prothalliumspitze gehört, vermag ich nicht anzugeben, möglicherweise zu einer der unter *H. dilatatum* zusammengefassten Formen. Die Brutknospen sitzen

hier mit schmaler Basis ihrer Trägerzelle auf. Diese ist zwar nicht so deutlich als „Sterigma“ differenzirt, wie bei *Vittaria*, immerhin aber als besonders abgeschnittene kleine Randzelle deutlich erkennbar. Wie die Figur zeigt, treten in der zur Brutknospe werdenden Zelle zunächst Querwände auf, und zwar hier zwei bis drei, worauf in der obern Zelle die Bildung der „zweischneidigen“ Scheitelzelle eingeleitet wird. In der basalen Zelle treten hier keine Längstheilungen auf, dagegen finden sich an ihr zwei seitliche, offenbar als Anlagen von Haarwurzeln zu betrachtende Ausstülpungen.

Fig. 77 und 78 zeigen junge und ältere Brutknospen, an Prothallien, die mit *H. dilatatum* zusammen gefunden wurden, und höchst wahrscheinlich zu diesem gehören. Es würde wenig Interesse haben, die nicht sehr grossen Differenzen dem vorigen Falle gegenüber hier anzuführen. Es genüge, darauf hinzuweisen, dass die Trägerzellen hier von den übrigen Prothalliumzellen sich durch Form und Grösze weniger unterscheiden, dass die Brutknospen denselben mit breiter Basis aufsitzen, und dass — von kleineren Differenzen in der Zellenanordnung abgesehen — hier die Basalzelle der Brutknospen sich etwas anders verhält. Sie wird durch Längswände getheilt, und zwar nicht nur durch solche, die rechtwinklig zur Brutknospenfläche gestellt sind, sondern auch, namentlich am Rande, durch zur Fläche schief stehende Wände, so dass hier zwei Zellen wenigstens theilweise übereinanderliegen können. *Hym. eximium* dagegen besitzt wieder deutliche Sterigmen und mit schmaler Basis aufsitzende Brutknospen. — Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass auch bei andern Hymenophyllum-Prothallien Brutknospenbildung vorkommt, schon nach meinen eigenen Wahrnehmungen ist mir dies äusserst wahrscheinlich, und auch Mettenius gibt an (a. a. O. pag. 493) dass auf den blattartigen Auszweigungen von Prothallien, die er zu *Hym. pulchellum* zieht, gestreckte flaschenförmige Zellen sich befinden, (wie sie oben auch für *Trichomanesprothallien* erwähnt wurden) von denen er vermuthet, dass sie an ihrem Ende Zellen, welche später abgestossen werden, bilden.

Ausserdem findet eine Vermehrung der Prothallien noch durch randbürtige Adventivsprosse statt. Diese treten namentlich an Prothallien mit verletztem Scheitel, aber wie es scheint, auch an ganz normal wachsenden auf. Auf die Einzelheiten ihrer Bildung und Zellenanordnung will ich hier nicht eingehen, sondern nur auf die Figuren 93, 94, 95, 96 verweisen.

Charakteristisch für die Hymenophyllum-Prothallien ist, wie oben erwähnt, die Tüpfelung der Zellscheidewände (dagegen fehlt dieselbe, wie nicht anders zu erwarten, an den frei nach aussen grenzenden Zellwänden) und ausserdem die Stellung der Haarwurzeln. Wie schon Janczewski und Rostafinski für *Hymenophyllum tunbridgense* hervorheben, stehen dieselben meist in Gruppen am Rand des Prothalliums; sehr selten entspringen sie auch der den Randzellen angrenzenden Zellreihe der Prothalliumunterseite. Während indess die Haarwurzeln bei *H. tunbridgense* nur „dans les parties les plus anciennes“ des Prothalliums stehen (a. a. O. pag. 3 d. S. A.) ist dies bei den von mir untersuchten Arten nicht der Fall, die Bildung junger Haarwurzelgruppen findet oft nahe am Scheitel statt, aber auch entfernt von ihm können weitere Wurzeln sich bilden: Ihre Entstehung zeigt z. B. Fig. 101, erwähnenswerth ist, dass die durch eine Querwand abgetrennte Trägerzelle der Haarwurzel dieselbe Braunfärbung der Membran aufweist, wie die der letzteren selbst. Die äusserste Hautschicht der Prothalliumrandzelle, welche zur Bildung einer Haarwurzel papillenförmig auswächst, wird gesprengt. Dies steht vielleicht in Beziehung zu der Thatsache, dass eine Pilzinfektion auch hier durchgängige Regel ist, so dass man oft lang suchen kann, bis man eine vom Pilze nicht inficirte Haarwurzel findet.

Sie tritt in ganz ähnlicher Weise auf, wie bei *Polypodium obliquatum*: die Haarwurzel zeigt ihrer Wand anliegend Hyphen, ausserdem hier deutlich auch in ihrem Innern. In der Trägerzelle liegt ein aus feinen Hyphen bestehender Knäuel welcher mit den die Haarwurzel der Länge nach durchziehenden dickeren Hyphen in Verbindung steht. Die Infektion erfolgt wahrscheinlich in der Weise, dass zunächst ein oder mehrere

Aste der Pilzhyphen, welche die Haarwurzel aussen umspinnen, in das Innere derselben eindringen, und von hier aus dann die Scheidewand¹⁾ durchbohrend in die Trägerzelle gelangen. Wenigstens fanden sich mehrfach Haarwurzeln, welche Hyphen zeigten, während der Hyphenknäuel in der Trägerzelle noch fehlte. Indess mag auch der umgekehrte Fall vorkommen, die Infektion von Seite der Trägerzelle aus. Es ist dieser Fall schon deshalb leicht denkbar, weil gelegentlich auch solche Zellen, welche ohne selbst Trägerzellen zu sein, an letztere anstossen, inficirt sind, wobei ich ganz absehe von Prothallien, welche verletzt sind, da man hier öfters in der verletzten Stelle mit Hyphenknäueln inficirte Zellen findet. In welche Verwandtschaft der Pilz gehört, dessen braune Hyphen als regelmässige — wenn auch nicht stets vorhandene — Bewohner der Haarwurzeln und Trägerzellen der Hymenophyllumprothallien auftreten, vermag ich nicht anzugeben, offenbar aber hat er eine weite Verbreitung und schadet den Prothallien sehr wenig. Ich möchte hier namentlich erinnern an die Angaben Treub's²⁾ über den Pilz, welcher die Prothallien von *Lycopodium Phlegmaria* bewohnt, das Vorkommen desselben ist freilich ein anderes, da er *in* den Prothalliumzellen in grösserer Verbreitung sich findet, und die Haarwurzeln nur umspinnt, ohne in sie einzudringen. Auch vermuthet Treub, dass der Pilz der Lycopodienprothallien zu den Peronosporeen gehört, während der der Hymenophyllum-Prothallien eine Gliederung seiner Hyphen durch Querwände erkennen lässt; auch weisen die freien, die Hymenophyllumhaarwurzeln umspinnenden Hyphen Anastomosen auf. Uebrigens wurde eine, wahrscheinlich von demselben Pilz veranlasste Infektion auch in den Wurzelhaaren der Hymenophyllumwurzeln beobachtet, doch habe ich darauf nicht weiter geachtet.

Für *H. tunbridgense* geben Janczewski und Rostafinski eine Pilzinfektion der Haarwurzeln nicht an.

Prothallien mit Sexualorganen fanden sich neben solchen mit

1) Gelegentlich unterbleibt auch die Bildung derselben, dann sind die Pilzhyphen in dem der Trägerzelle entsprechenden Raum nicht dünner, als in der Haarwurzel.

2) *Annales* V pag. 111 ff.

Embryonen und Keimpflanzen in grösserer Zahl. Dass Antheridien und Archegonien im Wesentlichen ebenso gebaut sind, wie bei andern leptosporangiaten Farnen ist schon aus Mettenius' sowie Ianczewski und Rostafinski's Angaben bekannt Hinzugefügt sei nur noch, dass auch Bau und Entwicklung der Spermatozoiden soweit ich dieselben untersucht habe, dieselbe Uebereinstimmung aufweist, vor Allem also der Körper des Spermatozoids der Hauptsache nach durch direkte Umgestaltung des Zellkerns entsteht. Die Antheridien stehen theils am Rande, häufiger aber nahe dem Rande auf der Unterseite des Prothalliums (vgl. Fig. 88). Ueber die Zelltheilungsfolge bei der Entstehung der Antheridien kann ich keine ganz vollständigen Angaben machen. Sicher ist, dass der Scheidewand, welche die Antheridiummutterzelle abtrennt von der sie erzeugenden Prothalliumzelle sich zunächst eine schräggeneigte Wand aufsetzt (1, 1 Fig. 82) dieser eine entgegengesetzt geneigte¹⁾, und der letzteren eine dritte, (3, 3 Fig. 82) welche auch ausbleiben kann. Nicht ganz sicher aber war zu entscheiden, wie nun in der Endzelle des Antheridiums die Centralzelle gebildet wird, aus deren Theilung die Spermatozoidmutterzellen hervorgehen. Der einfachste Weg dazu wäre die Bildung einer gewölbten, den Wänden 2, 3 aufgesetzten Perikline. So ist es nach den Angaben von Kny in den Antheridien der Osmundaceen. Für Hymenophyllum ist mir dagegen die Wandfolge, wie sie in dem Schema Taf. XIII Fig. 82 dargestellt ist, wahrscheinlicher wornach also der Wand 3, 3 zunächst noch die Antikline 4, 4 aufgesetzt wird, und erst dieser und 2, 2 die Perikline 5. Indess ist dies offenbar eine Frage von untergeordneter Bedeutung, denn schon die Antheridien der untersuchten Trichomanes-Arten weichen bezüglich der Zellfolge bei der Entstehung des Antheridiums von Hymenophyllum ab.

Besonderes Interesse beansprucht Stellung und Entstehungsort der Archegonien²⁾, denn hierüber waren unsere Kenntnisse

1) Durch die beiden ersten Wände wird der Stiel des Antheridiums gebildet.

2) Eine »Mantelschicht« um den Bauchtheil derselben habe ich bei keiner der untersuchten Arten nachweisen können. Dieselbe fehlt übrigens auch natürlich bei *Vittaria*.

bis jetzt äusserst dürftig. Mettenius hat bei den von ihm Hymenophyllum zugeschriebenen Vorkeimen keine Fortpflanzungsorgane gefunden (a. a. O. pag. 491) wohl aber an den blattartigen Ausbreitungen der Prothallien von *Trichomanes incisum* und *sinuosum*. Er sagt von den Archegonien (pag. 495) sie „stehen gewöhnlich zu 4 oder 5 auf den Rändern der blattartigen Ausbreitungen die in der Ausdehnung ihrer Insertion in ein Polster von 2—3 Zellagen umgewandelt sind.“ Leider fehlt ein sehr wichtiger Punkt: die Angabe darüber, wo die Archegonien anlagen auftreten, ob sie wirklich aus Randzellen sich bilden, oder aus den letzteren benachbarten Prothalliumzellen. Ianczewski und Rostafinski konnten den letzteren Punkt ebenfalls nicht mit Sicherheit entscheiden, da sie nur ein einzigesmal ein junges Archegonium fanden (a. a. O. pag. 6 d. S. A.) von den ziemlich zahlreich angetroffenen alten Archegonien von *H. tunbridgense* wird angegeben, dass sie in Gruppen stehen und zwar am Rand der ältesten Theile des Prothalliums.

Wie oben erwähnt, fand ich an den von mir gesammelten Prothallien von *Hymenoph. dilatatum*, *Smithii*, *eximium* und einigen unbestimmbaren zahlreiche Archegonien verschiedener Entwicklung. Ihre Anordnung zeigt sehr wenig Aehnlichkeit mit der der gewöhnlichen Polypodiaceenprothallien dagegen stimmt sie im Allgemeinen mit der von *Vittaria*, wie sie oben geschildert wurde, überein. Sie stehen demgemäss in Gruppen, nahe dem Rande, und zwar kann *ein* Prothallium, wie auch die Abbildungen (Fig. 69, 97) zeigen, zahlreiche solcher Archegoniengruppen tragen. Die Randpartie vor einer solchen Archegoniengruppe zeigt, wenn es sich nicht um ganz alte im Absterben begriffene Gruppen handelt (wie sie die oben citirten Autoren offenbar vor sich hatten) oder solche, welche einen Embryo hervorgebracht haben, stets meristematische Beschaffenheit. Auf dieser letzteren beruht es, dass auch hier die Randpartien, welche Archegonien tragen, oft zu über den Rand des Prothalliums vorspringenden Lappen auswachsen, (Figur 103 auf Taf. XIII) welche sich sogar etwas verzweigen können. Auch kommt es gelegentlich vor, dass gerade an diesen Stellen Adventiv-

sprosse (wahrscheinlich aus einer Gruppe von Randzellen gebildet) ihren Ursprung nehmen: man findet die Archegoniengruppen an ihrer Basis. In nächster Nähe der Archegonien, nicht selten zwischen ihnen finden sich oft Antheridien (vgl. Fig. 103 An). Der Theil des Prothalliums, welcher eine Archegoniengruppe trägt, ist bei den untersuchten Hymenophyllumarten mehrschichtig. Es bildet sich also hier ein wenn gleich oft nur aus zwei Zellenlagen bestehendes, Gewebepolster.

Die jüngsten Archegoniengruppen¹⁾ traf ich stets in nächster Nähe des terminalen Meristems, mehrfach fanden sich solche, welche von demselben noch nicht durch in den Dauerzustand übergegangene Randpartieen getrennt waren. Weit entfernt also, dass hier die Archegoniengruppen „les bords les plus vieilles du prothalle“ einnehmen, scheint mir für die Auffassung ihres Entstehungsortes vielmehr derselbe Gesichtspunkt massgebend, wie bei *Vittaria*. Wie dort nehme ich auch für *Hymenophyllum* (von dem Vorkommen von Archegonien auf Adventivsprossen abgesehen), nicht eine Neubildung des Archegonien-erzeugenden Meristems aus Dauergewebe an, sondern eine Abstammung desselben von dem terminalen Meristem des Prothalliums. Die Isolirung der Meristemgruppen geschieht durch Einschiebung von Dauergewebe zwischen die Archegoniengruppen so ist z. B. in Fig. 100 das erst entstandene Archegonium, welches die Bildung einer Gruppe einleitet, vom Rande des terminalen Meristems (T M) nur durch einige wenige Zellen getrennt, während in dem in Fig. 107 dargestellten Falle sich bereits eine Gruppe von Haarwurzeln zwischen der Archegoniengruppe (resp. dem Anfang derselben) und dem terminalen Meristem, dessen Lage durch den Pfeil bezeichnet ist, zu bilden begonnen hat. Die Bildung von Archegoniengruppen ist aber keine stetige, sondern oft durch längere Intervalle unterbrochen. Daraus erklärt sich, dass die Archegoniengruppen oft ziemlich weit von einander entfernt sind. Auch hier finden sie sich häufig nur an dem *Einen* Rand des Prothalliums (Fig. 69, A.)

1) Selten ist es, dass statt einer Gruppe ein einzelnes Archegonium sich findet.

Innerhalb einer einzelnen Archegoniengruppe ist die Entstehungsfolge eine gegen den Rand hin fortschreitende. Das erste Archegonium (Fig. 100 A) entsteht nahe dem Rand, oft aus der Zelle unmittelbar hinter einer Randzelle, wird aber, da wie erwähnt, der Rand meristematisch bleibt, später von demselben weiter entfernt. Die *Entstehung* eines Archegoniums aus einer Randzelle habe ich nie beobachten können. Aeltere Archegonien dagegen habe ich mehrfach angetroffen, welche dem Rande so nahe standen, dass sie *vielleicht* aus einer Randzelle hervorgegangen sein können. So z. B. das in Fig. 91 dargestellte Archegonium. Das betreffende Prothalliumstück ist in der Ansicht von oben gezeichnet. Von den beiden Archegonien steht das eine, ältere und unbefruchtet zu Grunde gegangene auf der Unterseite des Prothalliums auch das andere hat seinen Hals schief nach abwärts gerichtet. Er geht allmählich in den Rand über, aber es ist sehr wohl möglich und wahrscheinlicher, dass auch hier das Archegonium nur in der der Randzelle benachbarten Zelle des Prothalliumunterseite entstand. Wenn ich auf diesen, an und für sich gleichgiltigen Umstand hier einiges Gewicht lege, so geschieht es nur deshalb, weil bei allen andern Farnen die Archegonien bei normaler Lage des Prothalliums auf der Unterseite desselben stehen. Dies ist nach dem Obigen jedenfalls auch bei Hymenophyllum die Regel, dagegen fraglich für manche, unten zu erwähnende Trichomanesprothallien.

Die Zelltheilungsfolge bei der Entwicklung der Embryonen liess sich an meinen Material nicht verfolgen. Keimpflanzen dagegen wurden mehrfach angetroffen und zeigten grosse Uebereinstimmung mit denen anderer Farne, besaßen also eine Stammknospe (von Haaren umhüllt), einen Fuss, einen Cotyledon und eine Wurzel, und zwar, so weit dies verfolgt werden konnte in der für andere Farnembryonen bekannten Orientirung. Der Cotyledon war stets einfach, unverzweigt von einem Mittelnerv durchzogen, die erste Wurzel mit einer aus wenigen Zellschichten bestehenden Wurzelhaube versehen. Mit der Bildung einer Keimpflanze scheint auch hier das Prothallium abzustorben. Wenigstens habe ich an solchen Prothallien (resp. Aesten

von Prothallien), an welchen Keimpflanzen sassen, kein Meristem mehr gefunden, auch am Scheitel nicht. Indess hat das Prothallium durch seine Adventivsprosse und Brutknospen sowie die Isolirung einzelner Zweige (welche ja auch schon *vor* der Embryobildung eintreten kann) Mittel genug zur Vermehrung und zum Perenniren, es trägt deutlich den Charakter einer besonderen Generation, nicht nur den eines blossen Träger's des Sexualorgane.

Ueberblicken wir die oben kurz geschilderten Gestaltungsverhältnisse der sexuellen Generation einiger Farne, so scheinen mir daraus einige für die Gesamtauffassung der ersteren wichtige allgemeinere Folgerungen sich zu ergeben.

Zunächst die, dass auch in der Geschlechtsgeneration der Farne die Entwicklung von bestimmten *Reihen* statt gefunden hat, von Reihen die entweder parallel gehen mit den „Gattungen“ der ungeschlechtlichen Generation oder innerhalb einer und derselben „Gattung¹⁾“ verschieden sein können, ohne dass diese Differenzen etwa einseitig auf Anpassungscharaktere zurückgeführt werden können. Ich habe diesen Satz für einen bestimmten Fall, den ersten, der innerhalb der Gruppe der Polypodiaceen eine grössere Abweichung von dem gewöhnlichen Schema zeigte, früher zu begründen versucht²⁾ derartige, von dem als typisch bekannten Verhalten abweichende Reihen kennen wir bis jetzt folgende.

1. Die *Hymenophyllaceen*, auf deren phylogenetische Entwicklung ich unten zurück kommen werde.

2. Die *Osmundaceen*, charakterisirt durch ihr grosses, Lebermoosthallusähnliches Prothallium wie es früher für *Osmundaregalis* a. a. O. geschildert wurde, mit dicker Mittelrippe von

1) Für die Charakteristik derselben ist bisher das Verhalten der geschlechtlichen Generation nicht berücksichtigt werden, dass dies wenigstens in einzelnen Fällen mit Vortheil geschehen wird, dürfte aus dem Mitgetheilten hervorgehen.

2) Goebel, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von *Gymnogramme leptophylla* Desv. Botan. Zeitung 1877 spec. pag. 709.

der (z. B. bei *Todea pellucida*) oft zahlreiche Adventivsprosse entspringen.

3). *Vittaria* mit grossen, unregelmässig verzweigten, die Archegonien in abweichender Stellung tragenden, brutknospensbildenden Prothallien; auch *Monogramme* gehört hierher.

4). *Anogramme*. Link hatte diese Gattung auf Grund bestimmter hier nicht näher zu erörternder Eigenthümlichkeiten von *Gymnogramme* abgetrennt. Sie enthält drei, vielleicht auch nur zwei Arten, *A. leptophylla*, *A. Ascencionis*, *A. chaerophylla* wclch letztere in wesentlichen Beziehungen ihre geschlechtliche Generation mit der von *A. leptophylla* übereinstimmend gestaltet. Vor Allem sind die Prothallien auch hier nicht herzförmig mit Archegonien tragendem Gewebepolster auf der Mitte der Unterseite, sondern es stehen die Archegonien auf einem, wie bei *Gymnogramme* in den Boeindringenden „Fruchtspross“. Das junge spatelförmige Prothallium ist anfangs an seinem Vorderrand meristematisch. Später ist das Meristem gewöhnlich auf einen Theil eines Seitenrandes beschränkt. Unterhalb der Meristems entsteht dicht hinter dem Rand oder unter Betheiligung des letztern der knöllchenförmige Fruchtspross. Auf die Einzelheiten einzugehen, ist hier nicht der Ort. Es sollte hier nur gezeigt werden, dass bestimmte Eigenthümlichkeiten der Geschlechtsgeneration von *Anogr. leptophylla* nicht einer Art angehörige Anpassungserscheinungen sind, sie charakterisiren, soweit wir bis jetzt wissen, die Gattung *Anogramme* ebenso, wie die biologisch mit den Fruchtsprossen dieser Gattung vergleichbare Ausbildung der Fruchtsprosse der geocalyceen Jungermannien die letzteren.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass noch andere Reihen sich unter den leptosporangiaten Farnen werden auffinden lassen. Ob eine solche z. B. nach dem von Bauke Dargestellten bei *Hemitelia* sich findet, bedarf näherer Untersuchung. Berücksichtigt man den Umstand, dass bei so einfach organisirten Gebilden, wie Farnprothallien es meist sind, auch sonst geringfügig erscheinende Unterschiede in's Gewicht fallen, so lässt sich die Zahl der Reihen natürlich auch jetzt schon vermehren (vgl. z. B. die Haarbildung auf den Prothallien der *Cyatheaceen*).

Die Prothallienentwicklung der eusporangiaten Farne kennen wir — mit Ausnahme der Marattiaceen — bis jetzt nur lückenhaft, speciell bei den Ophioglosse¹⁾, so dass sich über Bildung bestimmter Entwicklungsreihen hier nichts aussagen lässt.

Kehren wir zu den Hymenophyllen zurück, so erscheinen die aus verzweigten Zellfäden bestehenden Prothalliumräschen von *Trichomanes diffusum* zunächst von den stattlichen lebermoosähnlich-verzweigten Flächenprothallien des *Hymenophyllum dilatatum* und anderer Arten auffallend verschieden. Indess lassen sich zwischen beiden Beziehungen aufstellen, welche uns ein Bild des phylogenetischen Entwicklungsganges geben. Ich fasse denselben in folgenden Sätzen zusammen²⁾.

I). Die phylogenetisch älteste Form der Prothallien der Hymenophyllaceen ist die verzweigte Zellfäden, an denen die Geschlechtsorgane direkt aufsitzen, ähnlich wie z. B. bei einer *Vaucheria*. Diese Form finden wir bei manchen *Trichomanes*-arten, z. B. der oben geschilderten fast noch ganz erhalten, nur sitzen die Archegonien auch bei den einfachsten bis jetzt bekannten Formen den Prothalliumfäden nicht mehr direkt auf, sondern einem kleinen wenigzelligen Gewebekörper, dessen Vorhandensein wir uns aus der Nothwendigkeit ausgiebigerer Stoffzufuhr zu den Archegonien unschwer verständlich machen können.

II). Der nächste Schritt besteht darin, dass von den Aesten des fadenförmigen *Protonema*'s einzelne Längstheilungen erfahren und dadurch zu Zellflächen werden. Dies ist, (wie Mettenius nachgewiesen hat) der Fall bei *Trichomanes incisum* und *Tr. sinuosum*; die Zellflächen erscheinen deutlich nur als verbreiterte Zellfäden, welche den Hauptaxen des confervenartigen Prothalliums aufsitzen.

III). Die Zellflächen der letzterwähnten Prothallien sind die Träger der weiblichen Sexulorgane. Est ist möglich, dass sie

1) Die Keimung der Sporen findet (bei *Botrychium Lunaria* wenigstens) offenbar gar nicht so selten statt, wie man gewöhnlich annimmt. Die Keimpflanzen leben, nach denen, die ich bei jetzt gefunden habe, zu urtheilen, längere Zeit unterirdisch, vielleicht theilweise als Saprophyten.

2) Ich werde auf diese Frage bei anderer Gelegenheit näher zurückkommen, und dabei namentlich auch die Keimungserscheinungen der Lebermoose berücksichtigen.

ursprünglich durch eine Verbreiterung der archegonientragenden Aeste entstanden, dass ihre Bildung dann aber später in die Zeit *vor* dem Auftreten der Archegonien verlegt wurde¹⁾.

IV). Letzterer Satz erhält eine Stütze dadurch, dass auch in andern Fällen bei der Bildung von Sexualorganen derselbe Fall vorkommt. Bei den oben beschriebenen Prothallien von Hymenophyllum ebenso bei den flächenförmigen Auszweigungen von Trichomanes tritt die Bildung eines Gewebepolsters, auf welchem die Archegonien stehen, erst *ad hoc*, d. h. mit der Bildung derselben ein. Bei den Polypodiaceen ist es in ein früheres Stadium verlegt, bei andern Gefässkryptogamen tritt das Körperlichwerden gleich bei der Sporenkeimung ein. Indess sei hier an das oben geschilderte Verhalten von *Polypodium obliquatum* erinnert, welches zeigt, dass auch bei den Polypodiaceen Formen vorkommen, welche sich in Bezug auf die Ausbildung des Gewebepolsters den Hymenophylleen nähern, ebenso wie die bandförmige Gestalt der (übrigens stets unverzweigt gefundenen) Prothallien an die letzteren erinnert.

V). Das Prothallium von Hymenophyllum entstand aus dem von Trichomanes dadurch, dass die Flächenbildung in die *Hauptachsen* des Prothalliums verlegt wurde, und dem entsprechend auch das Wachstum der Flächen nicht ein so begrenztes, wie bei den genannten Trichomanes-Arten geblieben ist.

VI). Dieser Satz wird durch die Uebereinstimmung, welche zwischen den bei Trichomanes auftretenden seitlichen Flächen und den Prothalliumflächen von Hymenophyllum besteht, bestätigt. Namentlich ist hier zu nennen der randbürtigen Ursprung der Haarwurzeln und die Stellung der Archegonien; leider ist gerade der letztere Punkt für Trichomanes durch Mettenius Darstellung noch wenig aufgeklärt. Eine fernere Bestätigung würde das Verhalten der Prothallien, von Hymenophyllum *microcarpum* bilden, falls die Prothallien, welche Mettenius dieser

1) Wie die unten zu besprechenden Gestaltungsverhältnisse einiger Moosprotoneimen zeigen, ist eine Entstehung der Zellflächen auch ohne direkte Beziehung zu den Sexualorganen vollständig denkbar.

Art zugeschrieben hat, wirklich zu ihr gehören. Sie stellen nach ihm „vielfach verzweigte Fäden dar, die häufig durch kräftige Entwicklung ihrer Auszweigungen ein dichotomes Ansehen erhalten hatten, im Uebrigen — mit den — Vorkeimen von *T. sinuosum* übereinstimmten“. Auch bei *H. elegans* und *pulchellum* würden nach Mettenius ähnliche Verhältnisse zu erwarten sein, die wir als eine Verbindung der Eigenthümlichkeit der Geschlechtsgeneration von *Trichomanes* und *Hymenophyllum* betrachten können. Bei *Trichomanes* bilden die Zellflächen auch noch fadenförmige Aeste aus (und zeigen damit ihren Ursprung aus einem Zellfaden noch sehr denklich), bei *Hymenophyllum* ist das, wenigstens bei den wenigen von mir untersuchten Arten, nicht der Fall.

VII). Schon Mettenius' ist eine gewisse Uebereinstimmung „in mehreren dieser Punkte in welchen die *Hymenophyllaceae* von den *Polypodiaceis* abweichen“ mit den „*Bryaceis*“ aufgefallen. Während aber Mettenius diesen Umstand dazu benützt, um auf die Stellung der *Hymenophyllaceen* als unterste, den Moosen angrenzende Entwicklungsreihe der Farne hinzuweisen (sind sie ja doch von van den Bosch sogar als eigene Ordnung *Bryopterides* zwischen Moos und Farne gestellt worden) möchte ich vor Allem auf den Parallelismus in der Entwicklung der Keimung der Sporen bei Moosen und Farnen hinweisen. Im Einzelnen sei er bei späterer Gelegenheit ausgeführt. Hier formulire ich ihn nur kurz in einige Sätze, die sich auf die Laubmoose beschränken.

a). Die ursprüngliche Form der Laubmoose ist die von verzweigten Protonemafäden, denen, wie früher ¹⁾ schon kurz angedeutet wurde, Antheridien und Archegonien direkt ansassen. Sie glichen also sehr der ursprünglichen Gliederung der Geschlechtsgeneration der Farne, wie sie oben angenommen wurde. Derartige Formen kennen wir indess nicht; wie bei den fadenförmigen Prothallien von *Trichomanes* haben die die Geschlechtsorgane tragenden Theile eine höhere Entwicklung erfahren; das

1) Goebel, die *Muscineen* Schenk's Handbuch II pag. 388.

Stämmchen ursprünglich nur als Gewebekörper¹⁾, welchem die Sexualorgane aufsassen, vorhanden, hat sich, indem die Bildung der Sexualorgane in eine spätere Entwicklungsperiode verlegt wurde, weiter entwickelt, den Blättern aber kam ursprünglich wohl nur die Funktion schützender Hüllen zu, wie sie selbst bei manchen thallosen Lebermoosen in der Umgebung der Geschlechtsorgane vorkommen. Ich will auf diesen Punkt hier nicht näher eingehen, sondern nur an das oben bei Metzgeriopsis Mitgetheilte erinnern, und darauf hinweisen, dass bei Ephemerum und Ephemerella ferner der oben geschilderten Phascacee(?) von Java das Stämmchen in der That nur die Form einer kleinen, die Geschlechtsorgane bergenden Knospe hat, während das Protonema den eigentlichen Vegetationskörper darstellt, diese Moose also der ursprünglichen, hier angenommenen Form noch am nächsten stehen. Das Auftreten eines Protonema's bei der Keimung der Moossporen kann nicht als eine „Anpassungserscheinung“ betrachtet werden, sondern als eine von den Vorfahren ererbte Eigenthümlichkeit.

b). Die sämtlichen Protonemaformen (*mit Einschluss der Sphagnaceen und Andreaeaceen*) sind aus Faden-Protonema entstanden. Es sind hier drei Formen zu unterscheiden, von denen zwei vollständig den für die Hymenophyllaceen oben aufgestellten entsprechen. Nämlich

1). Es treten an den Fadenprotonemen als Umbildungen bestimmter Seitenzweige Zellflächen auf: Tetraphis, Tetradontium, Oedopodium. In allen diesen Fällen lässt sich ontogenetisch leicht constatiren, dass es sich um eine flächenförmige Umbildung von Zellfäden handelt²⁾, die als Seitenzweige an dem

1) Auch bei den meisten Farnprothallien bildet sich ja an der Stelle, wo die Archegonien stehen, ein Gewebekörper, der, wie oben nachgewiesen, bei den Hymenophyllen nur »ad hoc“ gebildet wird, bei den Polypodiaceen (*Vittaria* ausgenommen) schon vor dem Auftreten derselben vorhanden ist. Die Andeutung einer Weiterentwicklung dieses Gewebekörpers besitzen wir in den »Fruchtsprossen“ von Anogramme (*Gymnogramme*) leptophylla, welche auch in Java noch gefunden werden dürfte.

2) Wie dies ja auch anderwärts der Fall ist, die Paraphysen von *Funaria* z. B. sind Zellfäden, die von *Polytrichum* gehen oben in eine kleine Zellfläche über, die Prothallien der *Cyatheaceen* tragen aus »Haaren“ hervorgegangene Schuppen, die

verzweigten Fadenprotonema setzen. Bei *Diphyscium* werden die entsprechenden Organe zu Zellkörpern, die, wie früher (a. a. O. 386) angeführt wurde, meist einem schildförmigen Blatte gleichen, und ebenso wie die Zellflächen von *Tetraphis* etc. als Assimilationsorgane zu betrachten sind. Die Zellflächen tragen ebenso wie diejenigen der Hymenophyllen am Rande „Rhizoiden“, welche auch bei den Hymenophyllen wenn wir von *Trichomanes* ausgehen, und die ersten bei der Keimung von *Hymenophyllum terminal* an einem oder zwei der „Strahlen“ auftretenden Haarwurzeln berücksichtigen — ursprünglich wohl umgebildete Aeste begrenzten Wachstums darstellen.

2). Es tritt die Flächenbildung schon an der Hauptachse des Keimfadens ein: *Sphagnum*; also ähnlich wie bei *Hymenophyllum* (mit Ausnahme der von Mettenius angegebenen Fälle). Der Faden, welcher bei der Keimung von *Sphagnum* gebildet wird, ist nur kurz, oft nur aus Einer Zelle (je nach Beleuchtungsverhältnissen etc. auch aus zahlreicheren) bestehend, aber dass das flächenförmige Protonema als aus Verbreiterung eines fadenförmigen hervorgegangen zu betrachten ist, unterliegt für mich keinem Zweifel. Es ist dasselbe Gebilde wie bei *Tetraphis*, nur nicht lateral, sondern terminal entstanden; es zeigt seinen Ursprung noch deutlich dadurch, dass es „Rhizoiden“ d. h. fadenförmige als Wurzeln dienende Aeste besitzt, welche mit denen anderer Moosprotonemen ganz übereinstimmen (auch in der schiefen Stellung der Wände) nur dass sie kürzer bleiben. Ihre Umbildung in Protonemaflächen ist mir bis jetzt noch nicht gelungen, indess halte ich eine solche für möglich, da sie der zu einer Zellfläche sich umbildenden Hauptaxe des Keimfadens homolog sind, und bei den übrigen Moosen „Rhizoiden“ und chlorophyllführende Aeste in einander übergeführt werden können. Meine Auffassung würde eine wesentliche Stütze haben,

Hymenophylleneen haben statt der paleae anderer Farne zum allergrössten Theil einfache Haare, aus denen die paleae ebenso phylogenetisch abzuleiten sind, wie die Lamellen (früher Blätter genannt) des *Marchantiathallus* von den Haaren, die bei der Keimung, (und bei den niedrigst stehenden Formen dieser Gruppe auch später noch) auftreten.

wenn Schimpers Angaben über das Vorhandensein von fadenförmigen Sphagnumprotonemen bei Aussaat der Sporen in Wasser richtig wären¹⁾. Sie sollen bei Keimung in Wasser ein verzweigtes fadenförmiges Protonema entwickeln, an dem die Stammknospen seitlich sich bilden. Ich habe eine derartige Bildung niemals, bei zahlreichen Protonemen, die ich in und auf dem Wasser erzog, bei verschiedenen Sphagnumarten beobachten können. Wie bei den Farnprothallien und in andern Fällen wird der Keimfaden bei ungünstiger Beleuchtung länger, aber er gieng in meinen Kulturen auch im Wasser, wie ich bei anderer Gelegenheit näher ausführen werde, *stets* in Flächenbildung über. Mit der Reserve, welche einem so trefflichen Beobachter und einem negativen (aber die bisherige Auffassung jedenfalls modificirenden) Resultat gegenüber am Platz ist, möchte ich daher vorerst annehmen, dass Schimper auch *Reine fadenförmigen* Protonemen von Sphagnum vor sich gehabt hat.

In der bekannten mehrfach reproducirten Figur Schimpers²⁾ liegt die Sache meiner Ansicht nach so: die mit *pr* bezeichneten Körper sind nicht Anfänge junger Pflanzen, sondern die von Flächenprotonemen, *n* ist das reich entwickelte „Rhizoid“ des oben in eine (etwas schief liegende) Fläche endigenden Keimfadens. Die Begründung dieser Auffassung gehört nicht hierher; es ist hier nur auf die Analogie in der phylogenetischen Entwicklung der Moosprotonemen mit den Farnprothallien hinzuweisen.

3) Es tritt eine körperliche Ausbildung des Protonema's ein, die Längstheilung greift oft schon in die Spore bei der Keimung zurück — *Andreaea*. Auch hier zeigt sich an einer ganzen Reihe von Eigenthümlichkeiten, dass nur ein höher entwickeltes Fadenprotonema vorliegt, aus den körperlichen und flächenförmigen Theilen desselben entstehen auch leicht wieder fadenförmige Aussprossungen, wie bei den Zellflächen, die sich an manchen Trichomanesprothallien bilden.

1) Die Flächenprotonemen von Sphagnum wurden bekanntlich zuerst von Hofmeister beschrieben.

2) Vgl. Goebel, Grundzüge etc. Fig. 133 auf pag. 201.

Ich glaube im Obigen an der Hand der Thatsachen eine Analogie zwischen der Entwicklung der Hymenophytenprothallien und der Moosprotonemen nachgewiesen zu haben ¹⁾. Auch für die übrigen Farne ist es mir sehr wahrscheinlich, dass sie ursprünglich fadenförmige Prothallien besessen haben. Dass in den meisten Fällen bei leptosporangiaten Farnen ein Zellfaden auch jetzt noch bei der Keimung auftritt ist bekannt. Seine Länge ist bekanntlich von äusseren Bedingungen abhängig ²⁾. Das heisst soviel, dass die stofflichen Vorgänge, welche zur Flächenbildung führen, abhängig sind von äusseren Faktoren, speciell vom Licht, die Frage nach der *phylogenetischen Bedeutung* des Keimfadens wird dadurch nicht berührt. Es ist mir unverständlich, wenn neuerdings gesagt wird, die Bildung der sterilen Zelle (Prothalliumzelle) bei Mikrosporen habe keine morphologische sondern eine physiologische Bedeutung. Denn selbstverständlich hat *jede* morphologische Erscheinung eine physiologische Bedeutung. Sie ist das Produkt bestimmter stofflicher Veränderungen im Organismus und kann in diesen eine wichtige Rolle spielen, wenn sie auch in dem Gestaltungsproccesse selbst sehr zurücktritt. „Morphologische“ und „physiologische Bedeutung“ sind Abstraktionen, künstlich für unsere Begriffsbildung zurechtgelegte Kategorieen. Für mich wird also die phylogenetische Bedeutung der Prothallienbildung der Mikrosporen durch ihre (übrigens unbekannt) physiologische Bedeutung nicht berührt.

Als Ausgangspunkt für die Bryophyten und Pteridophyten können wir demnach algenähnliche, aus verzweigten Fäden bestehende Gebilde betrachten deren weibliche Geschlechtsorgane durch Befruchtung die ungeschlechtliche Generation hervorbrachten. Die phylogenetische Entwicklung der geschlechtlichen Generation können wir, wie ich oben kurz auszuführen ver-

1) Demzufolge ist ursprünglich dem Farnprothallium homolog das *Moosprotonema*, während die beblätterte Moospflanze ursprünglich aus einem Anhängsel des Protonema's sich entwickelt hat.

2) Auch kann in einzelnen Fällen die Flächenbildung schon in den *ersten* Stadien der Sporenkeimung eintreten.

sucht habe, auch heute noch wenigstens theilweise verfolgen resp. uns darüber ein einheitliches Bild machen. Dabei ist nicht zu vergessen, dass ausser der Fortentwicklung von dem einfachen Stadium verzweigter Fäden an, auch eine Rückbildung der sexuellen Generation stattgefunden haben kann, wie mir dies für die Farnprothallien auch heute noch wahrscheinlich ist ¹⁾.

Für die ungeschlechtliche Generation liegen solche Anhaltspunkte derzeit *nicht* vor, namentlich nicht für die directe Ableitung der ungeschlechtlichen Generation der Farne von Moosporogonien, trotz den darüber aufgestellten phantasievollen Schemen. Vielmehr können wir nach unsern heutigen Kenntnissen nur annehmen, dass die ungeschlechtliche Generation der Pteridophyten von Anfang an einen andern Entwicklungsgang eingeschlagen hat, als die der Muscineen. (Die Muscineen in Schenks Handb. II pag. 701).

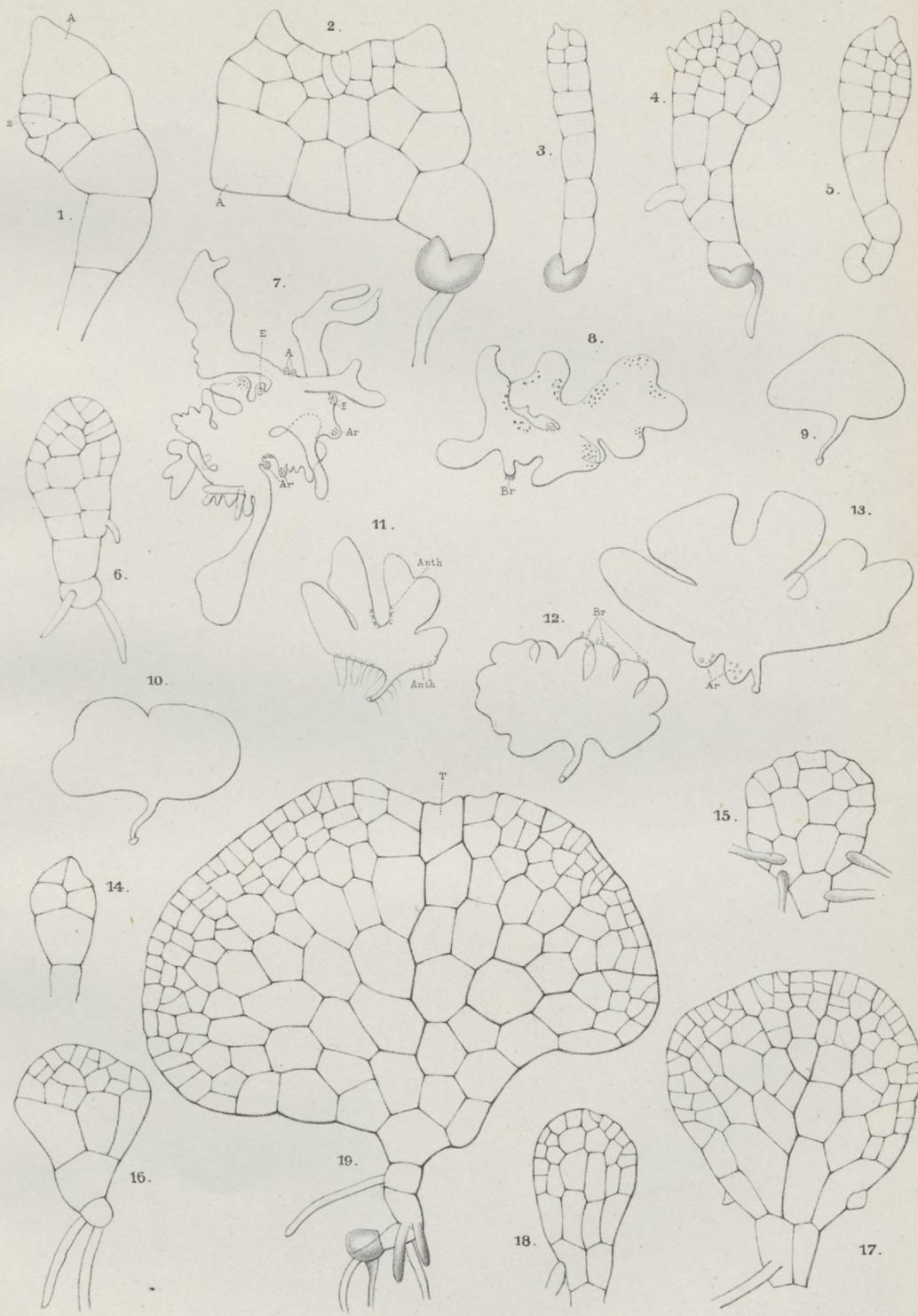
1) Vgl. bot. Zeit. 1877 a. a. O. Die Rückbildung ist in vielen Fällen bedingt durch eine Verlegung der Geschlechtsorganbildung in frühere Entwicklungsperioden des Prothalliums.

FIGURENERKLÄRUNG.

- Fig. 1 u. 2. *Asplenium Nidus* Junge Prothallien. In Fig. 1 hat sich die Scheitelzelle seitlich unterhalb der Spitze des Keimfadens (A) gebildet, in Fig. 2 ist die letztere zur Seite gedrängt.
- „ 3—6. *Platyserium alcornae*. Junge Prothallien.
- „ 3. Von den beiden Zellen, in welche die Endzelle sich getheilt hat, bildet die eine links ein Haar (Kann sich aber ausserdem noch weiter theilen) die rechts wird wahrscheinlich zur Scheitelzelle.
- „ 4. Ein analoges älteres Stadium (Haarbildung fand statt in der später weiter getheilten Zelle *rechts*.)
- „ 5. Prothallium mit unzweifelhaft seitlicher Entstehung der Scheitelzelle.
- „ 6. Ein etwas älteres, bei dem die Scheitelzelle unzweifelhaft apikal entstand.
- „ 7—34. *Vittaria*.
- „ 7. Prothallium von *Vittaria „elongata“* (Kultur) schwach vergrössert. Die Archegonien (A) sind hier wie in einigen andern Figuren durch Punkte angedeutet.
- „ 8. Stücke eines Prothalliums vielleicht von *V. planipes* mit eingekrümmten Brutknospen bei Br (vgl. den Text) etwa viermal vergrössert. Auf einem Baumstamm im botan. Garten in Buitenzorg.
- „ 9 und 10. Junge Prothallien von *Vittaria amboinensis*, schwach vergrössert.
- Fig. 11, 12, 13 dergleichen von *Vittaria elongata*.
- „ 14 und 15 Zellnetz der Spitze junger Prothallien von *Vitt. amboinensis*.
- „ 16. Dergleichen von *Vitt. parvula*, 17 und 18 von *Vitt. „elongata“*. Anth = Antheridien.
- „ 19 und 20 Zellnetze von Prothallien von *Vitt. amboinensis*, bei welchen die Verzweigung beginnt. T diejenigen Stellen der Prothalliumrandes, an denen das Meristem in Dauerzustand übergegangen ist. Von den zahlreichen Haarwurzeln sind in Fig. 19 nur die basalen, in Fig. 20 gar keine gezeichnet.
- „ 21. Theil des Randes eines brutknospen tragenden Lappens von *Vitt. elongata* von der Prothallium-*oberseite* gesehen (deshalb nur ein Theil der gebildeten Brutknospen sichtbar, der andere befindet sich auf der Unterseite des Prothalliums).
- „ 22. Randpartie eines Prothalliums mit zwei Sterigmen, an denen die Brutknospen abgefallen sind (die Ablösungsstellen sind dunkel gehalten). An dem einen Sterigma sitzen vier Sekundärsterigmen.
- „ 23 A und B Fälle abnormer Sterigmen- und Brutknospenbildung bei *Vittaria elongata*.
- „ 24. Bildung der Sterigmen an dem Vorderrand des Prothalliums (*V. elongata*).

- Fig. 25. Prothalliumzelle (p) mit vier Sterigmen, an deren einem noch zwei Brutknospen sitzen, a die Ablösungsstellen der Brutknospen.
- „ 26. Brutknospenverband; aus einer Prothalliumzelle entspringen mehrere Sterigmen, von denen das eine (s₁) vier Brutknospenanlagen gebildet hat.
- „ 27. Abgefallene Brutknospe, die aus einer Endzelle eine Haarwurzel, aus zwei Gliederzellen je ein Antheridium (welche auch zu zweien an *einer* Gliederzelle auftreten können) gebildet hat.
- „ 28a. Abgefallene in Wasser gelegte Brutknospe, die beiden Endzellen sind zu langen Schläuchen ausgewachsen.
- „ 28b. Gekeimte Brutknospen, die aber nur eine äusserst rudimentäre (aus drei Zellen bestehende) Zellfläche gebildet hat, welche sofort wieder eine Brutknospe bildet. a ist das obere, etwas zur Seite gedrängte Ende der Brutknospe.
- „ 29. Gekeimte Brutknospe mit einer Prothalliumfläche und den (offenbar verkümmerten) Anlagen zu zwei weiteren Fig. 30. Brutknospe mit zwei Prothalliumflächen, Fig. 31 mit einer (der gewöhnliche Fall).
- „ 32. Prothalliumzelle mit zwei Antheridium-Anlagen.
- „ 33. Rand eines Prothalliumlappens von *Vitt. parvula* mit jungen Sterigmen.
- „ 34. Aeltere, brutknospentragende Sterigmen derselben Art.
- „ 35—38. Monogramme *paradoxa*.
- „ 35. Spitze eines Prothalliumlappens von der Unterseite.
- „ 36. Unterseite eines an der Spitze concav gekrümmten Prothalliumlappens, welcher eben mit der Bildung von Brutknospen beginnt.
- „ 37. Seitenansicht einer Prothalliumspitze, die Sterigmen sind nach ihrem Alter beziffert.

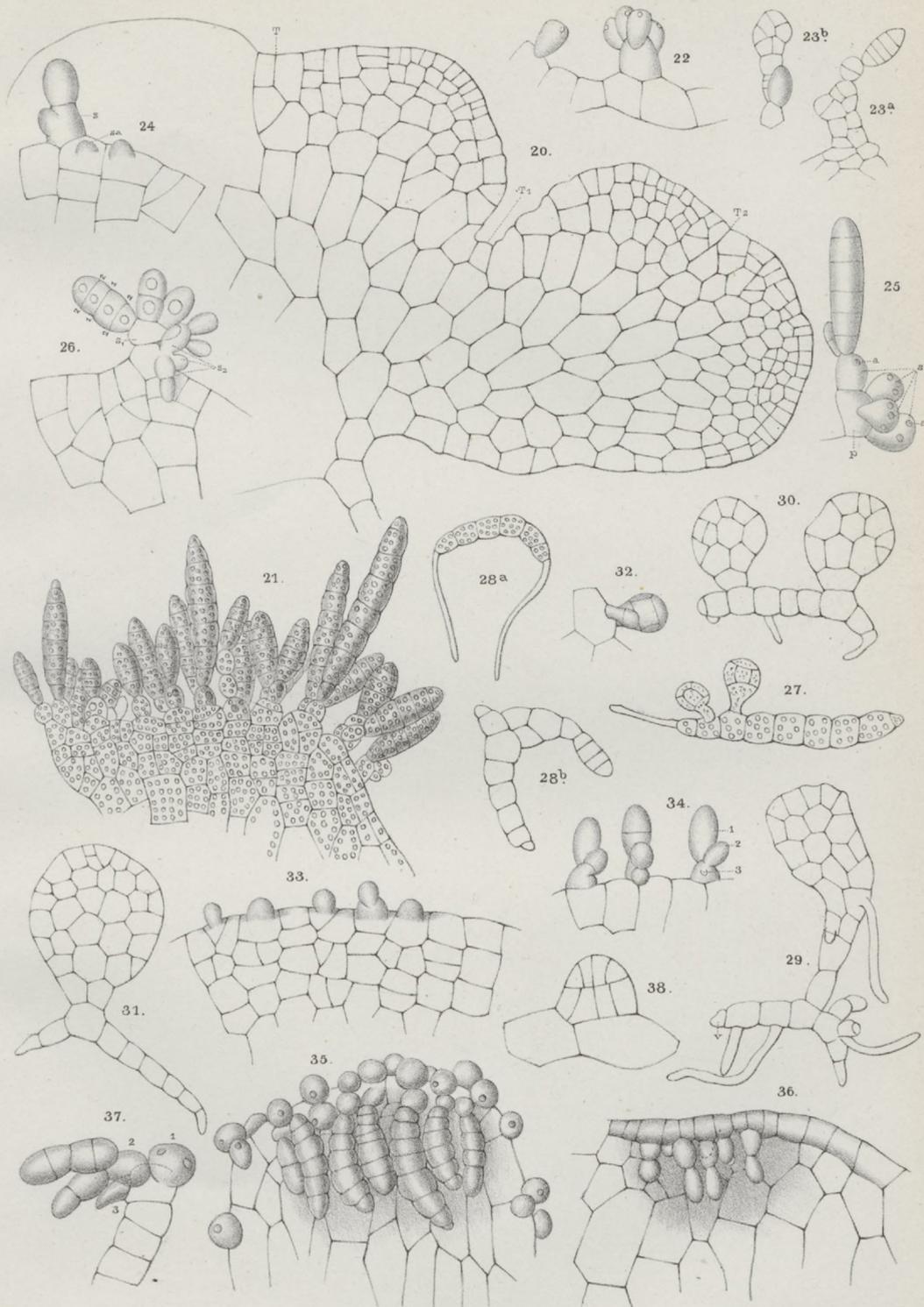
- Fig. 38. Anlage eines randbürtigen Adventivspores.
- „ 39. Habitusbild (schwach vergr.) eines Prothalliums. B Brutknospen bildende Aeste.
- „ 40—51. *Trichomanes diffusum*, Keimung der Sporen in verschiedenen Entwicklungsstadien, S Sporenzelle, w Haarwurzeln A in Fig. 47 ein Ast welcher sich in die Verlängerung desjenigen stellen wird, welcher mit einer Haarwurzel abgeschlossen hat, Ar in Fig. 51 Archegonien.
- „ 52—57. *Trichom. maximum* Keimung Sp. Sporenhaut (Exospor) A in Fig. 57 neu entstandener mit Chlorophyll versehener Ast.
- „ 58 und 59 *Trich. palmatifidum*.
- „ 60, 61 Prothalliumfäden einer unbestimmten *Trichomanes*. Die flaschenförmigen Zellen sind höchst wahrscheinlich Sterigmen.
- „ 62 und 63 ein antheridientragender Prothalliumfaden wahrscheinlich von *Tr. digitatum*.
- „ 64—67. Antheridientragende Prothalliumfäden eines unbestimmten javanischen *Trichomanes*.
- „ 68—82. *Hymenophyllum dilatatum*.
- „ 68 und 69. Habitusbilder, Fig. 68 in natürlicher Grosse, Fig. 69 c^a 1½ mal vergrössert A in Fig. 69 Stellen, an denen Archegonien sitzen.
- „ 70. Schema für die Theilung der Sporen.
- „ 70—76 verschiedene Entwicklungsstadien junger Prothallien.
- „ 77. Rand eines (wahrscheinlich zu *H. dilatatum* gehörigen) Prothalliums mit Brutknospen.
- „ 78. Aeltere Brutknospe.
- „ 79, 80, 81 Gruppe junger Antheridien.
- „ 79 und 81. Im optischen Durchschnitt von der Ober- und der Unterseite des Prothalliums gesehen, Fig. 80 in Aussenansicht. Die unteren Zellwände sind



D^r G. E. Goebel del.

P. W. M. Trap impr.

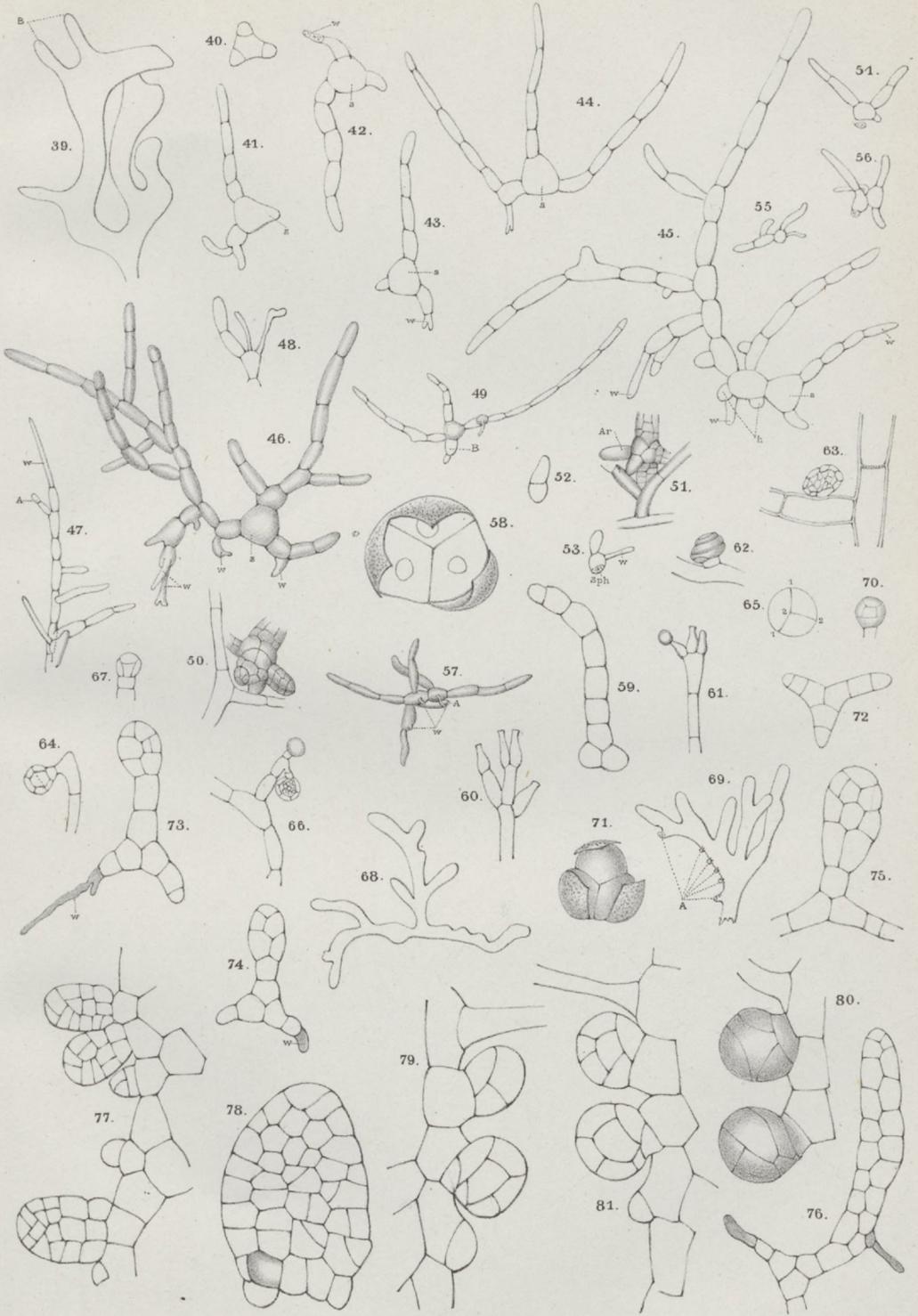
A. J. J. Wendel lith.

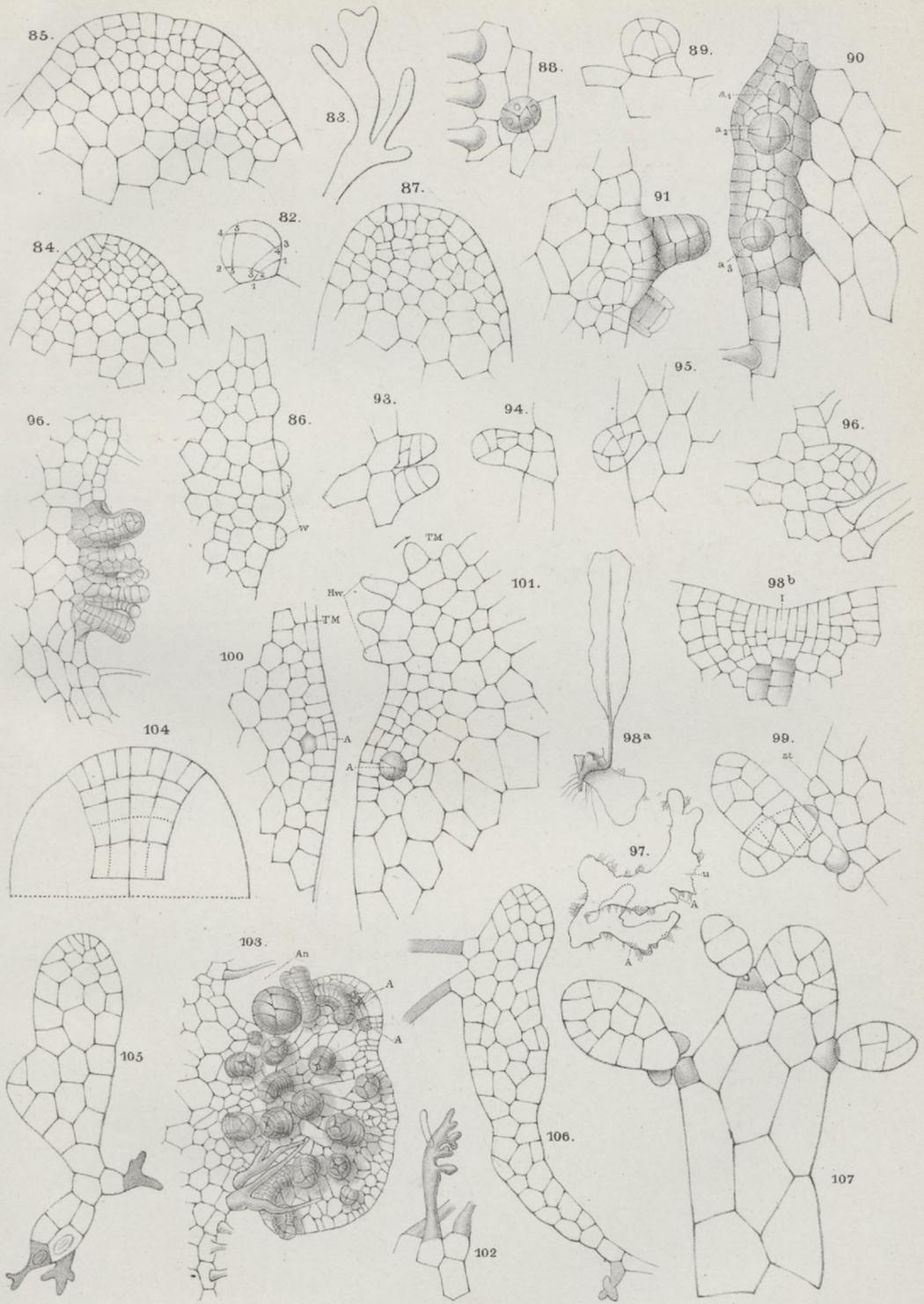


D^r C. E. Goebel del.

P. W. M. Trap impr.

A. J. J. Wendel lith.





- in der letzteren nicht deutlich zu erkennen.
- Fig. 82. Schema für die (wahrscheinliche) Aufeinanderfolge der Zellwände bei der Antheridienentstehung.
- „ 83—96. *Hymenophyllum Smithii*.
- „ 83. Habitusbild eines Prothalliums ca 4mal vergrößert.
- „ 84. Scheitel eines Prothalliums mit Scheitelzelle.
- „ 85. Breiter Prothalliumscheitel.
- „ 86. Partie des Randes nahe dem Scheitel: eine Gruppe von Haarwurzeln ist in Anlegung begriffen.
- „ 87. Schwächiger Prothalliumscheitel ohne Scheitelzelle (vgl. den Text).
- „ 88. Prothalliumstück von unten. Am Rande drei (nicht vollständig gezeichnete) Haarwurzeln sichtbar, nahe dem Rande ein junges Antheridium.
- „ 89. Antheridium im optischen Längsschnitt.
- „ 90. Junge, auf einem hinter dem Rand gelegenen Gewebepolster angelegte Archegoniengruppe in Oberansicht (von der Prothalliumunterseite gesehen). Drei Archegonienanlagen a_1 , a_2 , a_3 sind sichtbar.
- „ 91. Aus zwei Archegonien bestehende Gruppe von oben gesehen.
- „ 92. Archegoniengruppe von der Prothalliumunterseite aus gesehen.
- „ 93—96 Adventivsprosse am Rand der Prothallien (Fig. 95 von einem unbestimmten *Hymenophyllum*-Prothallium.
- Fig. 97—103. *Hymenophyllum eximium* Kze.
- „ 97. Habitusbild ca 4mal vergrößert bei u Stelle, wo ein Lappen des Prothalliums abgerissen ist, A Archegoniengruppen.
- „ 95. A. Prothalliumstück mit Keimpflanze.
- „ 98. B Spitze des zweiten Blattes einer Keimpflanze, I „Initiale“.
- „ 99. Thallusrand mit Brutknospen. St Sterigmen.
- „ 100. Stück des Prothalliumrandes nahe dem apikalen Meristem A junges Archegonium (noch nicht durch Längswände geteilt). T M terminales Meristem.
- „ 101. Weiter vom terminalen Meristem entferntes Randstück H W Haarwurzeln.
- „ 102. Gelappte Haarwurzel.
- „ 103. Prothalliumlappen mit Archegonien. An ein Antheridium, A junge Antheridien.
- „ 104. Zellfolgeschema.
- „ 105. Junges Prothallium von *Hymenophyllum eximium* var. *Hedingeri* Kuhn. es haben sich zwei Zellflächen gebildet von denen aber die eine ihr Scheitelwachstum bereits abgeschlossen und aus ihrer Scheitelzelle eine Haarwurzel gebildet hat.
- „ 106. Junges Prothallium von *Hymenophyllum*.

III. ÜBER DEN BAU DER ÄHRCHEN UND BLÜTEN EINIGER JAVANISCHER CYPERACEEN.

HIERZU PL. XIV U. XV.

Die Auffindung von *Scirpodendron costatum* bei einer unter Führung des Herrn W. Ferguson in der Umgegend von Colombo unternommenen Excursion veranlasste mich, den Blütenbau dieser interessanten Cyperacee näher zu untersuchen, und mich in Java nach den Verwandten derselben umzusehen. In den Bergwäldern am Salak fand ich drei *Mapania* Arten, (*Pandanophyllum* Hassk, von Miquel ¹⁾) mit *Lepironia* vereinigt) *M. squamata*, *palustris* und *humilis*; das genannte *Scirpodendron* findet sich in grosser Menge, dichte Büsche bildend in dem sumpfigen Wald südöstlich von Palaboehan-Ratoe, an der Wijnkoops-bai. *Lepironia mucronata* lieferte der Buitenzorger Garten.

Von diesen Cyperaceen fallen einige, namentlich *Scirpodendron*, durch ihre riesigen Dimensionen und ihren Pandanus-ähnlichen Habitus auf, während *Lepironia mucronata* *Juncus*-Arten gleicht. Besonderes Interesse aber bietet der Bau der Blüten und der Inflorescenzen, welcher zu verschiedenen Auffassungen Anlass gegeben hat.

Nach Nees von Esenbeck, Endlicher (*genera plantarum* pag. 115) und Kunth würden die erwähnten Cyperaceen *dikline* Blüten besitzen. Diese sind in der Weise angeordnet, dass sie ährchenförmige Theilinflorescenzen bilden, in welchen unterhalb

1) Illustrations de la flore de l'Archipel Indien.

der terminalen weiblichen Blüte eine grössere Anzahl männlicher steht. Diese letzteren bestehen nur aus *Einem* in der Achsel einer Schuppe befindlichen Staubblatt.

Dagegen kommt Bentham ¹⁾ für die oben genannten Gattungen (bezüglich *Chorisandra* und *Chrysithrix* s. u.) zu anderen Ergebnissen. Nach ihm ist das, was die obengenannten Autoren als ein Aehrchen betrachten, vielmehr eine Zwitterblüte. Seine Gründe sind folgende:

1). The whole spike supposed to be compound has precisely the structure and aspect of the simple spikelet with its numerous closely imbricate glumes each completely enclosing what I should consider a single flower.

2). The scales within each glume are not arranged regularly on the axis but the two outer ones are nearly opposite like bracteoles and all the others inserted higher up and as nearly as their mutual pressure will allowe in a 1.-seriate or 2.-seriate whorl.

3). The stamens are not regularly placed one within every scale, as is the case with true androgynous spikelets of the *Sclerieae*, but scales with and without stamens either alternate with each other or are irregularly mixed in the whorl. — Dagegen sollen *Chrysithrix* und *Chorisandra* die „true androgynous spikelets of the *Sclerieae*“ haben, also in einem und demselben Verwandtschaftskreis auffallende Differenzen sich finden.

Von den Bentham'schen Gründen kann der erste, einer blossen Habitusähnlichkeit entnommene, nicht in's Gewicht fallen. Die andern beruhen, wie unten gezeigt werden soll, grösstentheils auf unzureichenden oder unrichtigen Beobachtungen. Dass die Aehrchen in der That zwei Vorblätter (bracteolen) haben, ist schon von Miquel (und andern) betont worden, der in der genannten Abhandlung den Blütenbau einiger *Mapania* (*Lepironia*-)Arten schildert. Man wird aber Eichler ²⁾ nur beistimmen

1) Bentham on classification and terminology in monocotyledons, Journal of the Linnean society, botany 1877. Vgl. auch die Besprechung der »Hypolytreae“ in Bentham et Hooker, genera plantarum Vol. IV. 2. pag. 1040 und 1054 ff.

2) Blütendiagramme I pag. 116 Anm.

können, wenn er die nur beiläufige Erwähnung fremdländischer Cyperaceen in seinem bekannten Werke damit motivirt, dass es für dieselben noch zu sehr an genauen Untersuchungen in morphologischer Hinsicht fehle ¹⁾).

Sirripodendron costatum.

Die Inflorescenz ist terminal an einem kurz bleibenden beblätterten Spross. Die untersten Brakteen sind noch Laubblätter, nach oben gehen dieselben in Hochblätter über, die wie dies bei den Monokotylen gewöhnlich ist, in ihrer Ausbildung dem Scheidentheile eines Laubblattes entsprechen. In den Achseln dieser Brakteen sitzen in der mittleren Region der Inflorescenz gewöhnlich drei Sprosse: ein mittlerer kräftiger entwickelter und länger gestielter und zwei rechts und links an dessen Basis (in den Achseln seiner Vorblätter) entspringende. An diesen Seitensprossen treten in der unteren Inflorescenzregion basale Seitensprosse höherer Ordnung auf. An den Inflorescenzzweigen, und im obern Theil der Inflorescenz, an der Blütenstandsachse selbst sitzen in den Achseln kahnförmiger Schuppen die Gebilde, welche Bentham für Aehrchen hielt, während sie in Wirklichkeit viel zusammengesetzter sind, und Aehrchencomplexe darstellen. Ein solcher schliesst auch die ganze Inflorescenz terminal ab.

Der Bau der einzelnen Aehrchencomplexe ist von keinem der genannten Autoren näher untersucht worden. Er sei für die seitlichen Aehrchencomplexe hier kurz geschildert.

Zunächst ist hervorzuheben, dass jeder Aehrchencomplex abschliesst mit einem Endährchen (Fig. 3. E.). Dieses besteht aus einer Anzahl spiralig angeordneter Schuppen, deren jede ein Staubblatt in ihrer Achsel hat, und einer centralen, durch

1) Die nach dem Abschluss der vorliegenden Arbeit erschienene Abhandlung von Pax: Beiträge zur Morphologie und Systematik der Cyperaceen (Englers bot. Jahrb. VII Bd. 4 Heft pag. 287) bringt für die oben genannten Formen nichts Neues. Das einzige Diagramm (Taf. II Fig. 4) welches Pax von den in Rede stehenden Cyperaceen gibt (Mapania) ist bezüglich der Stellungsverhältnisse unrichtig.

Einen Fruchtknoten repräsentirten weiblichen Blüte. Letztere ist, wie aus dem unten Mitzutheilenden hervorgehen wird, terminal. Miquel nahm an, dass auch die weibliche Blüte in der Achsel einer Schuppe stehe, und man findet auch sehr häufig eine leere Schuppe unterhalb derselben; dies erklärt sich jedoch auf andere Weise. Einerseits nämlich ist die Regel, dass 1—2 leere Schuppen unter der weiblichen Blüte sich befinden, keine ausnahmslose. Man findet zuweilen auch in der Achsel der obersten Schuppe ein Staubblatt, zuweilen sind auch mehr als zwei Schuppen leer. Da nun auch die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass die weibliche Blüte terminal ist, so stellen die unterhalb derselben befindlichen Schuppen offenbar Deckblätter verkümmert männlicher Blüten dar. Die sterilen Schuppen legen sich dann um die weibliche Blüte herum und können so eine schützende Hülle bilden, ähnlich wie vielfach die untern Spelzen eines Cyperaceen- oder Grasährchens steril bleiben, und als Hülle des ganzen Ahrchens dienen. Die weibliche Blüte zeigt bald zwei bald drei Narben, die Zahl der Fruchtblätter ist hier also keine constante, indem öfters eines der drei ausfällt, eine Erscheinung, die sich bei andern Cyperaceen bekanntlich „normal“ findet.

Die seitlichen Ahrchen eines Ahrchencomplexes sind parallel der Deckschuppe zusammengedrückt. Sie besitzen, wie nach dem Obigen schon Miquel erkannte, zwei Vorblätter, eine Abweichung von dem bekannten Verhalten der grossen Mehrzahl der übrigen Monokotylen, welches häufiger zu sein scheint, als man bis jetzt angenommen hat. Dagegen scheint Miquel die Vorblätter für blütenleer gehalten zu haben, denn er sagt: „*duabus lateralibus navicularibus, carina ciliolatis, reliquis masculis, monandris*“. Dies ist ein Irrthum, denn in normalen Ahrchen haben die Vorblätter ebenfalls je eine männliche Blüte (ein Staubblatt) in ihren Achseln (Vgl. Fig. 1, 2). Häufig treten die Vorblätter auf dem Ahrchenquerschnitt übrigens nicht gesondert hervor, weil sie mit ihren hintern Rändern (gegen die Abstammungsachse hin) unter sich, mit ihren vordern mit der, annähernd dem Deckblatt gegenüberstehenden Schuppe

verwachsen sind. Diese Thatsache ist insofern nicht ohne Interesse, als bei der Gattung *Diplasia* nach Bentham's Angabe die „scales“ in einen „tube“ mit einander verwachsen sind.

Die Zahl der männlichen Blüten in einem Aehrchen schwankt, je nach der Kräftigkeit desselben. Bentham gibt als Regel an 6, fügt aber hinzu: vel ∞ ?. In Wirklichkeit sind die Schwankungen viel grösser. Als Maximum fand ich elf, als Minimum zwei (resp. eins) als häufigste Zahlen 7—8. Am meisten reducirt pflegen die dem Endährchen benachbarten Seitenährchen zu sein. Hier sinkt die Staubblattzahl auf 5, ja drei und zwei. Ein solches Aehrchen ist in Fig. 5 im Querschnitt dargestellt. Hier sind nur zwei Staubblätter vorhanden und zwar die zwei in den Achseln der (verwachsenen) Vorblätter stehenden. Ausserdem besitzt das Aehrchen zwei leere Schuppen, welche die weibliche Blüte (G) umhüllen. Eine weitere Reduktion besteht darin, dass die weibliche Blüte vollständig verkümmert, wie dies bei dem in Fig. 6 abgebildeten Aehrchen der Fall war. Es besteht nur aus drei, ebensoviele männliche Blüten repräsentirenden Staubblättern. Die centrale weibliche Blüte fehlt, ebenso das Deckblatt des einen Staubblattes, möglicherweise wären dieselben hier bei Untersuchung der ersten Entwicklungsstadien als Rudimente noch nachweisbar.

Indess kommen noch weiter gehende Reduktionen vor. Die Theilblütenstände, welche oben als Aehrchencomplexe bezeichnet wurden, sind nicht immer so einfach gebaut, wie oben angenommen wurde, sondern dadurch complicirt, dass in den Achseln der untersten Schuppen statt einfacher Aehrchen kleine Aehrchencomplexe stehen. Diese bestehen aus einem Endährchen und einigen Seitenährchen, und letztere sind häufig sehr reducirt. Namentlich ist dies der Fall bei den obersten derartigen sekundärer Aehrchencomplexe. In Fig. 2 ist der Querschnitt durch ein solches wiedergegeben. Der sekundäre Aehrchencomplex besteht aus einem Endährchen und zwei Seitenährchen, welche in den Achseln seiner Vorblätter stehen. Von diesen Seitenährchen besteht das linksstehende aus einem Vorblatt und zwei Staubblättern, das rechtsstehende aus einem

Vorblatt und einem Staubblatt. An und für sich lassen diese Fälle auch eine andere Deutung zu. Man könnte das *Ganze* hier als *Ein* Aehrchen auffassen und annehmen, in der Achsel des einen Vorblattes sei ausnahmsweise eine männliche Blüte mit zwei Staubblättern und einem Vorblatt, in der Achsel des andern eine solche mit einem Staubblatt und einem Vorblatt zur Entwicklung gekommen (wobei ich auf die Frage, ob das eine Vorblatt hier aus „Verwachsung“ von zweien entstanden ist oder nicht, hier nicht näher eingehen will). Berücksichtigt man aber die oben angeführten Thatsachen der Reduktion, wobei rein männliche Aehrchen mit drei Staubblättern und eine theilweise Deckblattverkümmern vorkommen, ferner die Thatsache, dass bei andern Aehrchencomplexen dieser Art an denselben Stellen *vollständige Aehrchen* sich finden, so wird man zu der oben angeführten Deutung gelangen. Bei dem zweiblütigen Aehrchen ist dann ein Deckblatt verkümmert, das einblütige stellt das Paradoxon einer aus *Einem* Staubblatt und einem Deckblatt bestehenden *Inflorescenz* dar. Weiter kann die Reduktion nicht gehen, denn fiele das Vorblatt des Aehrchens (zugleich Deckblatt der einzigen aus *Einem* Staubblatt bestehenden Blüte) weg, so hören für uns auch die Kriterien zur Unterscheidung ob eine Blüte oder Inflorescenz vorliegt, vollständig auf.

Ich habe im Obigen stillschweigend die Auffassung zu Grunde gelegt, dass das, was Bentham als Blüte bezeichnet, ein Aehrchen sei. Es wird nach der gegebenen Darstellung kaum mehr nothwendig sein, auf die Unrichtigkeit der Bentham'schen Auffassung hinzuweisen, die Stellung der Staubblätter zu ihren Deckblättern genügt schon dazu. Es sei denn, man machte die Annahme, es liege ein Fall vor, wie bei *Ophioglossum* d. h. Deckblatt und Staubblatt bilden zusammen ein einziges Blatt mit sterilem und fertilem Theil. Diese Annahme würde indess, abgesehen von ihrer Künstlichkeit und den entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen den Blütenbau von dem aller übrigen Cyperaceen entfernen, (worauf unten noch kurz eingegangen werden soll) und erscheint ganz ausgeschlossen.

Hier seien noch einige entwicklungsgeschichtliche Thatsachen angeführt; welche sich auf die *seitlichen* Aehrchen beziehen (Fig. 9—11).

Zuerst entstehen und zwar als *gesonderte Anlagen* die Vorblätter, erst später verwachsen sie mit einander¹⁾. Bei der Entstehung der Axillarblüten ist ausser dem Einen Staubblatt kein Rest der Blütenachse, an welcher es als seitliche Bildung stehen könnte, nachweisbar. Vielmehr wird die letztere zur Blütenbildung vollständig verbraucht, das Staubblatt ist „terminal“ ähnlich wie bei *Callitriche*, *Casuarina* und in andern Fällen. Als terminales Schlussgebilde des Aehrchens entsteht die weibliche Blüte.

Die Aehrchen von

Lepironia mucronata (Fig. 12 und 13)

stimmen im Wesentlichen mit denen von *Scirpodendron* überein; die Inflorescenzen sind aber viel einfacher gebaut. Aus einem kriechenden Rhizom entspringen *Juncus*-ähnliche Halme. Nahe der Spitze derselben steht scheinbar seitlich die Inflorescenz, sie ist in Wirklichkeit terminal, wird aber durch das unter ihr stehende Hochblatt, welches sich in die Verlängerung des Stengels stellt, zur Seite gedrängt. Die Blattspreite dieses Hochblattes ist wie bei den *Juncus*blättern konisch zugespitzt, von kreisförmigem Querschnitt.

Was die Inflorescenz betrifft, so kann man sagen, dass sie einem einzigen „Aehrchencomplex“ von *Scirpodendron* entspricht. Die untersten Schuppen der ca 1½ cm langen Inflorescenz sind leer, ich zählte in einem Einzelfall 16 derselben. Die folgenden tragen Aehrchen in ihren Achseln. Ein Endährchen kommt hier ebensowenig zur Entwicklung, wie bei den unten zu besprechenden *Mapania* Arten: der ganze obere Theil der Inflorescenz mitsammt den Anlagen junger Aehrchen, dem Vegetationspunkt etc. vertrocknet nämlich später.

1) Auf die Vorblätter soll nach meinen in Java gemachten Aufzeichnungen zunächst das nach hinten gekehrte Blatt folgen. Nach dem weiter unten über *Mapania* Mitzutheilenden, möchte ich aber jetzt annehmen, dass vielmehr nach den Vorblättern das — annähernd — median nach vorn stehende Blatt des Aehrchens gebildet wird.

Die Aehrchen sind hier parallel dem Deckblatt stark zusammengedrückt¹⁾, damit mag es im Zusammenhang stehen, dass regelmässig eine grosse Zahl männlicher Blüten verkümmert. Bentham und Hooker (genera plantarum a. a. O. pag. 1056) geben an „stamina 8 vel plura, squamis exterioribus opposita cum interioribus alterna“. So viele Staubblätter habe ich in in den von mir untersuchten Exemplaren nicht gefunden. Nicht selten war nur ein einziges vorhanden, häufiger 2, 3, 5. Ausser den Staubblättern finden sich dann in den Aehrchen noch eine Anzahl leerer Schuppen. Aber die Stellungsverhältnisse derselben sind durchaus nicht die von Bentham angegebenen, auch stimmen sie nicht, wie dies nach seiner (offenbar von Mapania auf Lepironia übertragenen) Annahme zu erwarten wäre, an Zahl mit den Staubblättern überein.

Die verkümmerten Staubblätter (d. h. in diesem Falle männlichen Blüten) liegen sämtlich auf der nach innen, gegen die Inflorescenzachse zu gekehrten Seite der Aehrchen (vgl. Fig 12), das letzte, welches erhalten bleibt, ist das median nach vorn stehende. Diese Thatsache steht vielleicht im Zusammenhang damit, dass auf der Seite des Deckblattes der Druck, welchem die dicht auf einander gepackten Aehrchen ausgesetzt sind, ein geringerer ist, als innen. Die Schuppen sind hier auch in ihrem anatomischen Bau mehr reducirt als bei Scirpodendron, wo sie mehrschichtig sind, und ein, wenn auch rudimentäres Gefässbündel besitzen. Bei Lepironia bestehen die Schuppen der Hauptsache nach nur aus zwei Zellschichten, in der Mitte, und einigen Stellen der übrigen Fläche aus mehreren. Es wird der Schutz der Aehrchen hier fast ausschliesslich übernommen von den fest auf einander liegenden Deckblättern, welche eine besondere Resistenz dadurch erhalten, dass eine unter ihrer Epidermis gelegene Zellschicht stark verdickte Wände besitzt. — Eine Verwachsung der Vorblätter unter sich oder mit den übrigen Schuppen wie bei Scirpodendron findet nicht statt. Narben (und Fruchtblätter) sind stets nur zwei vorhanden.

1) In den meisten Fällen in welchen Organverkümmerng auf »Druck« zurückgeführt wird, ist diese Annahme eine rein willkürliche.

Mapania.

Von dieser Gattung fand ich in den Bergwäldern des Salak die drei von Miquel mit *Lepironia* vereinigten, früher als *Pandanophyllum* bezeichneten Arten *M. squamata*, *humilis*, *palustris*. Sie waren im Januar noch in Blüte ¹⁾, ich möchte aber annehmen, dass die Blütezeit am Ende des Ostmonsun's resp. am Anfang des Westmonsun's beginnt. Jedenfalls gilt dies für eine andere Cyperacee, des *Hypolytrum trinervium*, welches ich nach langem vergeblichem Suchen in der angegebenen Zeit bei *Tjampea fast* vollständig verblüht antraf.

Die Aehrchenbildung ist bei allen drei genannten *Mapania*-Arten eine ganz übereinstimmende. Wie schon erwähnt, handelt es sich hier wie bei *Lepironia* nur um Seitenährchen, da der Endtheil der Aehrchencomplexe ebenso wie dort vertrocknet und auch hier besteht der Blütenstand wie bei *Lepironia* aus einem einzigen „Aehrchenkomplex“. Es finden sich in den Aehrchen sechs Schuppen, drei fertile, nämlich die beiden Vorblätter und die median nach vorn stehende Schuppe, und drei sterile. Die letzteren bilden, wie Fig. 14 zeigt, eine Hülle um die weibliche Blüte. Miquel hat auch hier, da er von 2 florus interioribus neutris spricht, offenbar die eine dieser Schuppen für das Deckblatt der weiblichen Blüte gehalten. Die Angabe Benthams (*genera pl.* pag. 1055) dass die drei sterilen Schuppen mit den Staubblättern alterniren, und folglich auch mit den drei äusseren Schuppen], in deren Achseln die Staubblätter stehen, ist ganz richtig, wie Fig. 14 zeigt, stehen die sterilen Schuppen in der That über den Zwischenräumen zwischen den Staubblättern ²⁾. Ob es sich wirklich um Quirle handelt,

1) Es ist ein bei Untersuchung tropischer Pflanzen oft ungemein störender Umstand dass in den Floren meist die Blütezeit nicht angegeben ist, obwohl Pflanzen, welche das ganze Jahr blühen, auch in den Tropen bedeutend in den Minderheit sind, ich gebe daher hier Blütezeit und Standort an.

2) In dem von Pax construirten, oben citirten Diagramm fallen dagegen die Medianen der beiden nach vorn stehenden sterilen Schuppen über die Vorblätter, es würde sich darnach um drei mit einander gekreuzte zweigliedrige Quirle handeln, was durch jeden Aehrchenquerschnitt widerlegt wird.

sei dahin gestellt. Jedenfalls entstehen die Glieder derselben (was ja übrigens auch bei ächten Quirlen nicht selten der Fall ist) ungleichzeitig. Zuerst erscheinen die beiden Vorblätter, dann die median vordere Schuppe, darauf die median hintere, kurz darauf die beiden seitlichen und endlich terminal die nackte weibliche Blüte (vgl. Fig. 15—17).

Die Inflorescenzen ¹⁾ entspringen als Seitensprosse aus dem Rhizom. Ihre Vorblattverhältnisse habe ich nicht untersucht. An der Basis des Inflorescenzschafes stehen Schuppenblätter, welche hier dieselbe stützende Funktion haben, wie die Scheiden der Grasblätter. Es wächst nämlich der Inflorescenzschaft an seiner Basis längere Zeit interkalar fort; entfernt man die Schuppen, welche diesen Theil umhüllen, so bricht der hier weiche Schaft äusserst leicht ab, er ist dann nicht mehr im Stande, das Gewicht des Blütenstandes zu tragen. Bei *Mapania humilis* (*Pandanophyllum humile* Hassk.) stehen in der Achsel dieser Schuppen häufig sekundäre Inflorescenzen, so dass diese dann büschelig gehäuft in den Blattachsen stehen, wobei indess zu bemerken ist, dass die Deckblätter zur Blütezeit gewöhnlich schon verwittert sind, da die Inflorescenzen am hinteren Theile des kriechenden Rhizomes stehen. Der Inflorescenzschaft schliesst bei *Map. humilis* ab mit einem aus dicht auf einander liegenden Schuppen bestehenden Köpfchen, in den Achseln der Schuppen befinden sich die Aehrchen, und der obere Theil desselben verkümmert, wie oben erwähnt; von den Schuppen sind wie bei *Lepironia* die untersten (Einzelfall bei *M. palustris* 11) steril. Gelegentlich bildet sich bei *Map. humilis* eine Seiteninflorescenz in der Achsel der unteren sonst sterilen Schuppen. Dies ist die Regel bei *M. palustris*, wo die Seiteninflorescenzen dicht gedrängt am Ende des Inflorescenzschafes stehen. Die Inflorescenz vom *Map. squamata* erhält man dadurch, dass man sich an der (unverzweigten) Inflorescenz von *Map. humilis* die zum Schaft werdende Partie der Inflorescenz nicht gestreckt denkt, so dass die an der Basis der Inflorescenz stehen-

1) Gute Habitusbilder bei Miquel a. a. O.

den Schuppen direkt in die oberen übergehen. Ich führe diese Verhältnisse nur an, um zu zeigen, dass die Inflorescenzen der drei Arten nicht so scharf von einander verschieden sind, als man auf den ersten Blick glauben könnte. Welche Form man als die ursprünglichere zu betrachten hat, wage ich nicht zu entscheiden.

Hypolytrum wird von manchen Autoren mit den oben erwähnten Gattungen in eine Gruppe gestellt, die Hypolytreen Benthams. Auch Miquel ist derselben Ansicht. Er schildert (a. a. O. pag. 58) die Verhältnisse folgendermassen „un épillet triflore composé de deux fleurs mâles unisquamulées, d'une fleur neutre réduite à une squamule et d'une fleur féminine“. An den am oben genannten Standort (auf dem Gunung Prao bei dem Dorfe Kembak nicht weit von Tjampéa, auch auf dem Gunung Tjibódas bei letzterem) gesammelten Exemplaren waren einige junge Inflorescenzen noch vorhanden. Die von Miquel angegebene, von andern Autoren nicht erwähnte „squamule neutre“ habe ich nicht auffinden können.

Die Aehrchen (resp. Blüten) besitzen zwei Vorblätter, welche ebenso entstehen, wie bei *Mapania*. Ihnen opponirt stehen zwei Staubblätter, das Gynaeceum besteht aus zwei Fruchtblättern; die Vorblätter sind hinten verwachsen. Würde in den Blüten von *Hypolytrum* die von Miquel erwähnte sterile Schuppe vorhanden sein, so würden diese Blüten wohl unzweifelhaft als Aehrchen zu betrachten sein, mit zwei männlichen Blüten, also eine reducirte Form des *Scirpodendrontypus* darstellen. So dagegen können die Blüten auch, wie dies von Kunth u. a. geschehen ist, als einfache, mit zwei Vorblättern versehene Blüten aufgefasst werden.

Dass die Aehrchen von *Scirpodendron*, *Mapania* und *Lepironia* aus einer Reduktion vollständiger ausgestatteter Theilinflorescenzen hervorgegangen sind, wird sich kaum bestreiten lassen. Finden wir doch auch bei manchen *Fimbrostylis*arten die Blüten aus *Einem* Staubblatt und dem Fruchtknoten bestehend; hier ist aber ganz klar, dass zunächst zwei Staubblätter verkümmert sind. Aehnlich haben wir auch bei *Scirpoden-*

dron und Verwandten anzunehmen, dass sie zunächst hervorgiengen aus Formen, deren männliche Blüten drei Staubblätter besaßen, also mit männlichen Carexblüten übereinstimmten. Will man noch einen Schritt weiter zurückgehen, so gelangt man zu Aehrchen mit Zwitterblüten, die sich von denen von *Cyperus* unterscheiden durch ihre Terminalblüte, welche jetzt rein weiblich ausgebildet ist. Dies ist indess keine schwerwiegende Differenz, wenn wir uns an die analogen Verhältnisse bei den Grasährchen erinnern, bei denen auch Uebergänge von Seiten- zur Terminalstellung der Blüten vorkommen; ¹⁾ auch bei den Gramineen ist vielfach Diklinie eingetreten. Hier ist freilich in allen mir bekannten Fällen entwicklungsgeschichtlich der zwitterige „Bauplan“ der Blüte leicht nachweisbar, während dies bei einer diklinen Cyperaceenblüte meines Wissens noch in keinem Falle gelungen ist. Doch gibt es auch hier einzelne Formen, von denen man vermuthen könnte, sie seien in einem Uebergang zur Diklinie begriffen. Hierher möchte ich z. B. *Lipocarpa* rechnen, von welcher Gattung ich *Lip. argentea* untersuchte (Fig. 18, 19, 20). Die Blüten sind hier in grosser Zahl in den Aehrchen vorhanden. Jede Blüte besitzt zwei Schuppen, deren Medianebenen mit der des Deckblattes (annähernd) zusammenfallen, das eine derselben wird als Vorblatt zu bezeichnen sein, das andere ist mir in seiner morphologischen Bedeutung unklar geblieben, beide zusammen hüllen die Blüte dicht ein. Diese besitzt, wenn sie am Vollständigsten ausgestaltet ist, zwei Staubblätter, das median nach vornstehende ist verkümmert. Ueber die Struktur dieser Staubblätter habe ich nirgends eine Angabe gefunden. Sie sind dadurch ausgezeichnet, dass sie *monotheclisch* sind, also nur halbe Antheren besitzen. Nur einmal fand ich in einer Blüte eine dithecische Anthere zusammen mit einer monotheclischen. Spricht sich darin schon eine Reduction des Androeceum's aus, die wir als eine Verkümmerserscheinung auffassen dürfen, so

1) Vgl. Goebel, zur Entwicklungsgeschichte einiger Inflorescenzen, Pringsheims Jahrb. XIV pag 17 ff.

wird die Reduktion noch auffallender dadurch, dass vielfach eines der Staubblätter verkümmert, so dass in der ganzen Blüte dann nur noch ein halbes vorhanden ist. Ausserdem finden sich auch weibliche Blüten mit dem Rudiment eines Staubblattes, so dass an den untersuchten Aehrchen eine „Tendenz“ zur Verkümmernng des Androeceums unverkennbar ist. Möglicherweise ist bei andern Exemplaren resp. Aehrchen dasselbe mit dem Gynaeceum der Fall; eine Frage, welche durch Untersuchung einer grösseren Anzahl von Inflorescenzen leicht zu beantworten sein wird.

Diplacrum caricinum.

Noch viel weniger als bei Scirpodendron und seinen Verwandten kann ich mich bei *Diplacrum caricinum* mit Bentham einverstanden erklären, es herrscht über diese, auch in pflanzengeographischer Hinsicht sehr interessante Cyperacee eine grosse Verwirrung. Aufgestellt wurde sie von Robert Brown (prodromus florae novae Hollandiae pag. 240.) „fasciculi androgyni masc. laterales, squamis scariosis, fem. intermedius. Perianthium bivalve, aequale, persistens. Stylus 1 Stigmata 3. Nux sphaerica.“ Die Eigenthümlichkeit, dass die „valvulae perianthii zu einem „utriculus bicuspidatus“ zusammenneigen, gab Veranlassung zu dem Speciesnamen *caricinum*, da R. Brown auch den utriculus der weiblichen Carexblüten sich aus zwei Blättern verwachsen dachte. Eine solche „Verwachsung“ tritt übrigens bei *Diplacrum* nach meinen Beobachtungen niemals ein.

Bentham vereinigt die Gattung *Diplacrum* mit *Scleria*, mit der sie schon R. Brown, Kunth (a. a. O. pag. 43) und Brogniart als verwandt betrachtet hatten. In der That aber gehören beide Gattungen in ganz verschiedene Abtheilungen der Cyperaceen, wie unten nachgewiesen werden soll, gemeinsam haben sie nur die Getrenntgeschlechtigkeit der Blüten und den „discus“ der weiblichen Blüte. Der Aehrchenbau aber ist ein ganz anderer.

Auf meinen Excursionen in Westjava habe ich *Diplacrum* trotz angestrengten Suchens nicht finden können, dass es dort vorkommt, zeigt die Thatsache, dass die Pflanze von Zollinger bei Tjikoja gesammelt wurde. Dagegen ist sie in der Umgegend von Colombo, wie Herr W. Ferguson mir zeigte gemein.¹⁾ Da *Diplacrum* mit *Scleria* vereinigt wurde, wird es nöthig sein, zunächst die Aehrchenstructur der letzteren zu erörtern. Kunth schildert sie folgendermassen: (a. a. O. pag. 38) „sie sind sämtlich monöcistisch d. h. es finden sich auf demselben Individuum männliche Aehrchen mit weiblichen oder androgynen untermischt. Die ersteren sind mehrblütig, bestehen aus vielen, dachziegelartig sich deckenden Schuppen, von denen die obersten 3, seltener zwei oder eines an der Zahl bergen, während die weiblichen sich bloss auf wenige Schuppen beschränken, welche ein einziges ovarium mit einem 3spaltigen Staubweg umgeben. Zuweilen bilden sich an der Spitze der weiblichen Aehre einige männliche Blüten aus, und es entstehen auf diese Weise androgynische Aehren.“

Ich untersuchte eine unbestimmte, javanische *Scleria* (Fig. 30—32). Die weiblichen Aehrchen sind hier basale Seitensprosse der männlichen. Dem Deckblatt (br) gegenüber steht das adorsirte Vorblatt v, die Schuppen des Aehrchens selbst stehen zweizeilig und ihre Medianebene macht mit der des Vor- und Deckblattes einen Winkel von 90°. Die unterste Schuppe des Aehrchens ist steril (hat aber nach gelegentlicher Beobachtung einen Achselspross in Form eines Höcker-Rudimentes). Die zweite Schuppe trägt als Achselspross die weibliche Blüte. Der Aehrchenvegetationspunkt bringt darauf noch einige Blätter mit Andeutung von Achselsprossen derselben hervor, verkümmert aber mitsammt denselben, falls nicht, wie das in den von Kunth aufgeführten androgynen Aehrchen vorkommt, die Achselsprosse sich zu männlichen Blüten entwickeln. Gewöhnlich aber verkümmert, wie erwähnt die Aehrchenachse oberhalb der weiblichen

1) Ich sammelte sie dort in der zweiten Hälfte des März in allen Entwicklungsstadien der Blüten.

Blüte und ist in späteren Stadien nur noch schwer nachzuweisen.

Die weibliche Blüte selbst ist nackt, auch von Staubblatt-rudimenten ist nichts nachzuweisen.

In den männlichen Aehrchen Fig. 32 kommen zunächst einige sterile Schuppen, dann solche, welche die nackten nur aus drei Staubblättern bestehenden männlichen Blüten in ihren Achseln haben. Diese Staubblätter brauchen bei ihrer Entstehung den Blütenvegetationspunkt vollständig auf, er wird gewissermassen in drei Theile parcellirt ¹⁾, ein Fruchtknotenrudiment ist hier also nicht vorhanden. Ich führe diese Thatsache hier nur desshalb an, weil der vollständige Verbrauch des Blütenvegetationspunktes zur Blattbildung namentlich bei der Entstehung der Fruchtblätter weit verbreitet ist, und diese Thatsache den „Schlüssel zum Verständniss mancher Fälle von Placentenbildung liefert“ ²⁾. — Der obere Theil der Aehrchen verkümmert auch in den männlichen. Die ersten Schuppen stehen auch an den männlichen Aehrchen zweizeilig, weiter oben treten andere Divergenzen ein.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass die Aehrchen von *Scleria* — von der Diklinie der Blüten abgesehen — ganz ebenso gebaut sind, wie die von *Cyperus* u. a. Auch diese bestehen aus einer Anzahl an der Aehrchenachse stehender Schuppen von denen die äussersten steril sein können, die innern Blüten in ihrem Achseln tragen. Die Zahl der Blüten ist auch bei *Kyllingia* auf eine reducirt (die verkümmerten Reste anderer lassen sich nachweisen) wie bei den weiblichen *Scleria*-ähren. Ob die Diklinie der letzteren als aus ursprünglicher Zwitterblütigkeit entstanden zu betrachten ist (wie mir wahrscheinlich ist) ist eine Frage, deren Erörterung nicht hierher gehört.

Diplacrum ist nicht zu den *Sclerieen* zu stellen, sondern zu

1) Dies ist an der zweit- und drittjüngsten Blüte in Fig. 32 deutlich zu sehen.

2) Vgl. Zur Entwicklung des unterständigen Fruchtknotens *Botan. Zeit* 1886 pag. 729 ff.

der von Bentham als *Cryptangieen* bezeichneten Abtheilung, und zwar ist es der einzige bis jetzt bekannte Vertreter derselben im tropischen Asien. Dass die Cryptangieen mit der Scirpodendrongruppe verwandt sind, wird aus dem unten Mitzutheilenden hervorgehen.

Die Blüten von *Diplacrum* stehen in Knäueln-Büscheln in den Blattachsen und an den Enden der Laubsprosse. Gehen wir zunächst aus von einer axillären Inflorescenz, so besitzt dieselbe *ein* der Hauptaxe zugekehrtes Vorblatt (Fig. 21, v) welches leicht übersehen werden kann. Es endigt die Axillarinflorescenz mit einem weiblichen Aehrchen, welches, wie überhaupt alle weiblichen Aehrchen, besteht aus einer terminalen weiblichen Blüte, und zwei dieselbe umgebenden Spelzen. An der Basis der weiblichen Blüte tritt früh schon der umfangreich werdende „Diskus“ auf (Fig. 22, d). Derselbe ist aber kein nektarabsonderndes Organ, seine Funktion (vielleicht auch seine morphologische Bedeutung, falls es als rudimentäres Perigon aufgefasst werden könnte) dürfte vielmehr dieselbe sein, wie die der lodiculae in den Grasblüten. Die letzteren wirken bekanntlich als Schwellkörper, welche die Spelzen auseinander drängen, und so Staubbeutel und Narben frei werden lassen. Bei *Diplacrum* fallen diese Spelzen mit der weiblichen Blüte ab, man findet früh schon am Aehrchenstiel unterhalb derselben eine Gliederung. Die beiden die weibliche Blüte einschliessenden Spelzen sind dreispitzig; die middle Spitze bezeichnet die, relativ sehr kleine, Blattspreite, während die den Haupttheil der Spelze bildende Scheide rechts und links von der Spreite eine Hervorragung zeigt. Auffallend gross sind die Epidermiszellen¹⁾ der Oberseite dieser Spelzen. Mehr entwickelt und an die „schwertförmigen“ Blätter von *Iris* erinnernd ist die Blattspreite bei den seitlichen, auf das Vorblatt folgenden Blättern des Blütenknäuel. Die beiden die weibliche Blüte umhüllenden Spelzen erinnern unwillkürlich an die paleae der Grasblüten. Allein

1) Wahrscheinlich bilden sie ein transitorisches Wassergewebe; einige derselben sind angedeutet in Fig. 27 B.

sie sind denselben nicht homolog. Die weibliche Blüte ist nämlich, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, bei *Diplacrum terminal*, (Fig. 23, 24). Ihre Bildung beginnt mit einer Vertiefung der Aehrchenachsenspitze. Die beiden Spelzen stehen hier also an der Aehrchenachse selbst, es sind sterile Hochblätter¹⁾, welchen allerdings biologisch dieselbe Bedeutung wie den Graspelzen zukommt. In der Achsel der obersten ist das Rudiment eines Achselsprosses nicht selten noch nachweisbar.

Die Struktur des ganzen Blüten- resp. Aehrchenknäuels in einer Blattachsel ist im einfachsten Falle die, dass er mit dem oben beschriebenen weiblichen Aehrchen abschliesst, und in den Achseln der unterhalb desselben stehenden, auf das Vorblatt folgenden Blätter männliche Aehrchen stehen (Fig. 27 A und B). Bei kräftiger entwickelten Theilinflorescenzen bringen aber auch die untersten der erwähnten Blätter mit weiblichen Aehrchen abschliessende Theilinflorescenzen hervor (Fig. 29) so dass bis fünf und mehr weibliche Aehrchen in einem Blütenknäuel vorhanden sein können.

Die männlichen Aehrchen besitzen zunächst ein Vorblatt und auf dieses folgend eine Anzahl Schuppen welche — wenigstens die untersten — zweizeilig gestellt sind. Jede Schuppe trägt eine männliche Blüte in ihrer Achsel, welche wie bei *Scirpodendron* und andern oben angeführten Fällen aus *Einem* Staubblatt besteht. Rudimente weiterer Staubblätter glaubte ich anfangs gefunden zu haben, es war aber nur der Endtheil des männlichen Aehrchens, welcher oft schon nach Bildung einer einzigen Blüte verkümmert.

Der Bau der männlichen Aehrchen scheint auf den ersten Blick ein sehr einfacher, nichts liegt näher, als anzunehmen, dass an der Aehrchenachse die Schuppen sich bilden, in deren Achseln die Staubblätter stehen. In Wirklichkeit ist indess der

1) Dieselben erinnern an die oben geschilderten sterilen Schuppen, welche die weibliche Blüte von *Scirpodendron* und *Mapania* umhüllen, nur dass die letzteren Deckblätter verkümmert männlicher Blüten, die von *Diplacrum* Deckblätter verkümmert männlicher Aehrchen sind.

Bau ein sympodialer. Wäre er ein monopodialer so müsste z. B. in Figur 26) der Aehrchenvegetationspunkt nachweisbar sein und zwar zwischen den beiden männlichen Blütenanlagen. Dies ist nicht der Fall, die zweite Blüte erscheint als Achselpross der ersten u. s. w. Die erst entstandene Blüte hat ebenfalls ein Deckblatt, in dessen Achsel sie steht. Bei ihrer Bildung müsste dann, wenn der Vorgang, wie es nach den vorliegenden Beobachtungen scheint, derselbe ist, wie bei den folgenden Blüten die Aehrchenachse ganz verbraucht worden sein. Sie wäre ein „terminaler Seitenspross“ derselben. Es ist das scheinbar eine *contradictio in adjecto*, es findet sich aber derselbe Vorgang, wie ich früher ¹⁾ nachgewiesen habe, auch in andern Fällen.

Dass von einer Vereinigung von *Diplacrum* mit *Scleria*, wie sie Bentham vorgenommen hat, keine Rede sein kann, geht aus dem Obigen wohl zur Genüge hervor, vielmehr gehört, wie erwähnt, die als solche beizubehaltende Gattung in die Gruppe, welche Bentham als *Cryptangieae* bezeichnet hat (*genera pl. a. a. O. pag. 1038* „*spiculae unisexuales, foemineae 1 — florum terminales v. in parte superiore paniculae, masculae inferiores 1—∞ florum*“). Die Spelzen, welche die weiblichen Blüten umhüllen, haben wir zu betrachten als Brakteen, deren Axillarsprosse (männliche Aehrchen) verkümmert sind.

Diplacrum ist die einzige bis jetzt aus Asien bekannte Gattung dieses Verwandtschaftskreises der ganzen Cyperaceengruppe, die andern Gattungen gehören alle dem tropischen Amerika an (vgl. Bentham a. a. O. pag. 1042), die nahe Verwandtschaft dieser Gruppe mit der *Scirpodendron*gruppe leuchtet ein, wir würden bei *Scirpodendron* ähnliche Partialinflorescenzen wie bei *Diplacrum* erhalten, wenn wir an Stelle der männlichen Einzelblüten mehrblütige männliche Aehrchen setzen. Eingehendere Erörterungen über die Phylogenie dieser Gruppe würden nur dann eine sichere Basis haben, wenn auch die

1) In der oben citirten Abhandlung.

andern Formen derselben in ihrer Blütenmorphologie bekannter wären, als sie es derzeit sind. Es dürfte sich dann herausstellen dass bei den Cyperaceen ähnliche Reduktionsprocesse stattgefunden haben, wie bei andern Monokotylengruppen — z. B. Najadaceae — Zannichellia, Eriocaulaceae — Restiaceae — Centrolepidaceae.

FIGURENERKLÄRUNG.

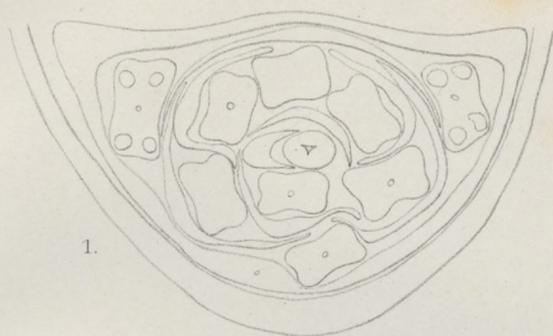
Fig. 1—11. *Scirpodendron costatum*.

- „ 1. Querschnitt durch ein Aehrchen, in welchem die Vorblätter mit dem Deckblatt der (annähernd) median nach vorn stehenden männlichen Blüte verwachsen sind.
- „ 2. Querschnitt durch ein Aehrchen aus der unteren Region des Theilblütenstandes, in den Achseln der Vorblätter stehen hier nicht Blüten, sondern ein einblütiges und ein zweiblütiges Aehrchen.
- „ 3. Querschnitt durch einen Theilblütenstand (Aehrchencomplex) mit nur wenigen Aehrchen. Die Querschnitte der letzteren sind schraffirt. E das Endährchen.
- „ 4. Querschnitt durch das Endährchen eines Theilblütenstands, und die ihm angrenzenden Seitenährchen. G weibliche Blüte.
- „ 5. Armblütiges (dem Endährchen nahe stehendes) Aehrchen im Querschnitt.
- „ 6. Rein männliches, dreiblütiges Aehrchen.
- „ 7. Junges Aehrchen im Längsschnitt.
- „ 8. Aelteres „ „ „
- „ 9. Sehr junge Aehrchenanlage, an welcher erst die Vorblätter (v) angelegt sind, von vorne.
- „ 10. Etwas ältere Aehrchenanlage, in den Achseln der Vorblätter die Anlagen der männlichen Blüten.

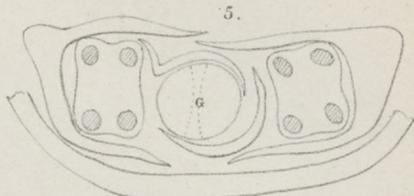
Fig. 11. Aelteres Aehrchen von hinten.

- „ 12 und 13. *Lepironia squamata*, Aehrchenquerschnitte.
- „ 14. *Mapania* (*Pandanophyllum*) *humilis* Aehrchenquerschnitt (ganz ebenso derjenige von *Map. palustris* und *squamata*).
- „ 15—17. *Mapania palustris*.
- „ 15. Aehrchenanlage von vorn, v Vorblätter, st Anlagen der männlichen Blüten, sv Deckblatt der median nach vorn stehenden männlichen Blüte.
- „ 16. Aelteres Aehrchen von hinten, das Gynaeceum von drei sterilen Schuppen umgeben zeigt die Anlage der drei Narben.
- „ 18—20. *Lipocarpa argentea*.
- „ 18. Querschnitt durch eine Zwitterblüte Fig. 19 Querschnitt durch eine weibliche Blüte, Fig. 20. Querschnitt durch eine Blüte mit nur einem Staubblatt.
- „ 21—29. *Diplacrum caricinum*.
- „ 21. Junge Axillarinflorescenz von hinten v Vorblatt s die beiden ersten l mit schwertförmiger Spreite versehenen Blätter des Blütenknäuels.
- „ 22. Freipräparirtes jüngeres weibliches Aehrchen, unterhalb der weiblichen Blüte der Discus d.
- „ 23. Junges weibliches Aehrchen vor Anlage der Terminalblüte.

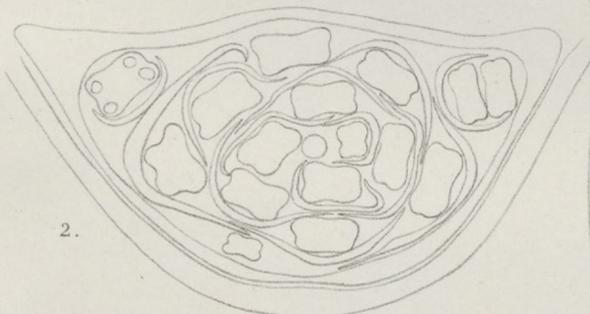
- Fig. 24. Junges weibliches Aehrchen mit eben angelegter Blüte.
- „ 25. Männliches Aehrchen von hinten (so dass das Vorblatt nach oben gekehrt ist) st_1 erste, st_2 zweite männliche Blüte.
- „ 26. Männliches Aehrchen von innen, Vorblatt nach unten gekehrt, es sind zwei (aus je Einem Staubblatt bestehende) Blüten vorhanden.
- „ 27 A. Querschnitt durch einen Theil eines Blütenknäuel. In der Mitte ein weibliches Aehrchen, dasselbe ist umgeben von drei männlichen, bei dem links stehenden ist das Deckblatt (br der beiden andern Aehrchen) nicht mitgezeichnet.
- „ 27 B. Querschnitt durch einen Blütenknäuel (vollständig mit Ausnahme des Vorblatts), das centrale weibliche Aehrchen ist so hoch getroffen, dass nur der Griffel durchschnitten ist. Auf einer der beiden Hüllspelzen ist die sehr grosszellige Epidermis angedeutet.
- Fig. 28. Querschnitt durch ein männliches Aehrchen. In der Achsel seines Vorblattes hat sich ein weibliches Aehrchen entwickelt, bestehend aus einem Vorblatt, zwei Spelzen und der Blüte.
- „ 29. Querschnitt durch einen einfach gebauten Blütenknäuel. In der Achsel der ersten auf das Vorblatt folgenden Blätter (s) stehen weibliche Aehrchen, in den Achseln der beiden folgenden männliche.
- „ 30 und 31. *Scleria* sp.
- „ 30. Weibliches Aehrchen frei präparirt v Vorblatt, ♀ weibliche Blüte, A ♀ Axe der weiblichen Blüte.
- „ 38. Weibliches Aehrchen im Querschnitt A ♂ Axe des männlichen Aehrchens, A I Inflorescenz achse, die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 36.
- „ 32. Querschnitt durch ein männliches Aehrchen, der Vegetationspunkt V desselben und zahlreiche Axillarblüten verschiedener Entwicklung sind sichtbar.



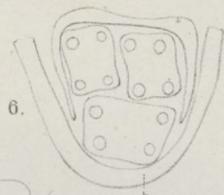
1.



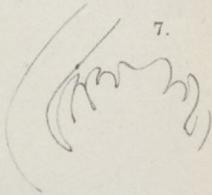
5.



2.



6.



7.



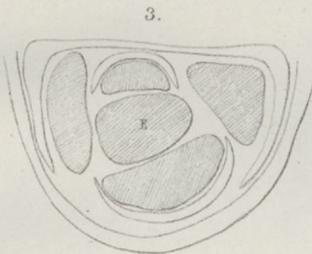
8.



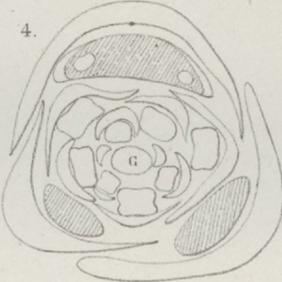
9.



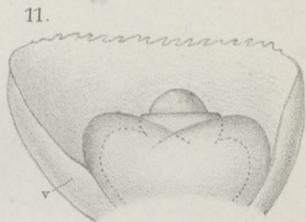
10.



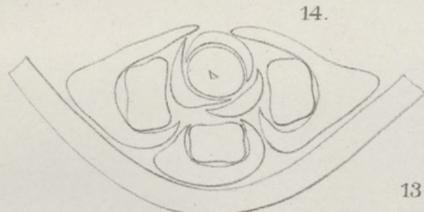
3.



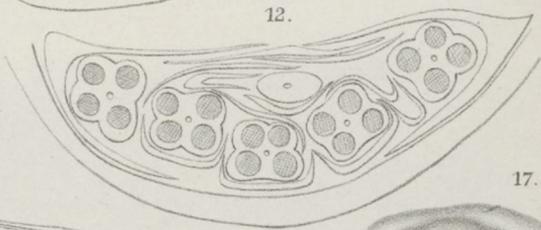
4.



11.



14.



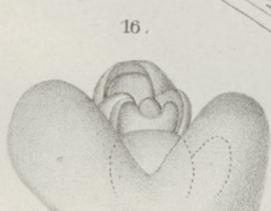
12.



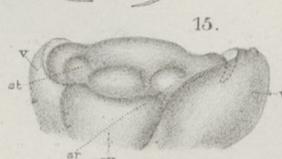
13.



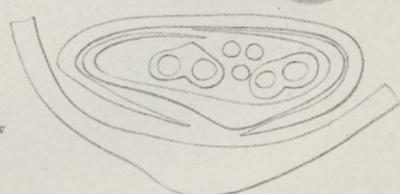
17.



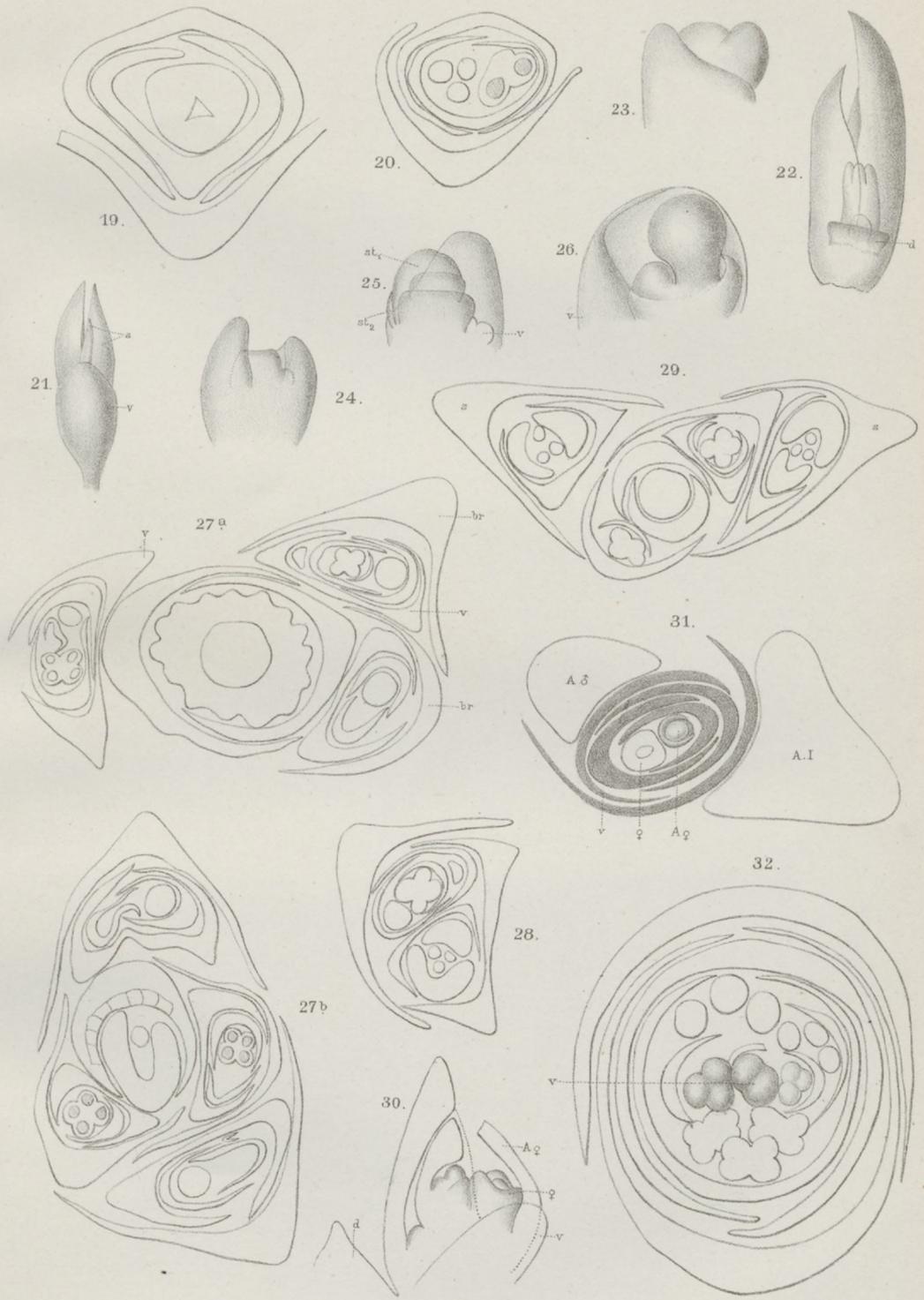
16.



15.



18.



Dr. C.E. Coebel del.

P.W.M. Trap impr.

A.J.J. Wendel lith.

ETUDES SUR LES LYCOPODIACÉES

PAR

M. TREUB.

IV

Le prothalle du Lycopodium salakense.

§ 1.

Cette espèce étant nouvelle je commence par donner la description suivante de sa génération asexuée :

Lycopodium salakense.

Caulis erectus, subscandens, 2—3 metr. altus, circa 3 mm. in diametro, a basi ramosus, sed ramis inferioribus ad 25 cm. distantibus. Rami patentés vel suberecti, glabri vel puberuli. Ramuli conformi, dense foliati, pubescentes. Folia caulina (seniora) pauca, sparsa, appressa, dorso convexa, ecostata, rotundata, anguste ovata, acutissima; folia ramorum intermedia; folia ramularum (juniora) densa, 8-faria, non nunquam ad apices 5-verticillata, lineari-subulata, incurvata, $\frac{1}{2}$ -1 mm. longa, dorso obscure vel vix costata. Amenta sessilia, erecta, tenuia, cylindrica. Bracteae 8-fariae, late lanceolatae, acuminatissimae, marginibus ciliato-serratis, pubescentes. Sporangia subdidyma.

Cette espèce est voisine du *Lycopodium cernuum*. Cependant,

il y a une différence très marquée dans le port des générations asexuées des deux espèces. En outre celle du *L. salakense* se distingue par des épis droits et plus minces, par de plus petites feuilles aux rameaux, par la moindre épaisseur et la pubescence de ces rameaux et par la forme des feuilles caulinaires.

Jusqu'ici je ne connais qu'un seul endroit où croit le *L. salakense*; c'est sur la montagne Salak, du côté de Buitenzorg, à une altitude d'environ 3000 pieds.

Les pages suivantes mettront le lecteur au courant des caractères que présente la génération sexuée du *L. salakense*.

Vu les grandes différences signalées entre les prothalles de plusieurs Lycopodes, toute description d'une espèce du genre *Lycopodium* doit être considérée comme incomplète et insuffisante lorsqu'elle ne s'occupe que de la génération asexuée. Une classification naturelle des *Lycopodium* exige qu'on tienne compte de leurs générations sexuées. Bien que ce principe ne puisse pas encore être appliqué, faute de données suffisantes, le fait aurait certainement mérité d'être signalé par M. Baker dans son livre récemment paru¹⁾. Il est évident maintenant, qu'on ne peut assigner à la classification des *Lycopodium* proposée par M. Baker, qu'un caractère et qu'une valeur entièrement provisoires.

§ 2.

Les prothalles de Lycopodes que l'on connaît jusqu'ici peuvent être répartis d'après trois types, le type *cernuum*, le type *Phlegmaria* et le type *annotinum*; ce dernier encore incomplètement connu.

La génération sexuée du *Lycopodium salakense* appartient au premier de ces trois types. Elle y occupe une place quelque peu intermédiaire entre les prothalles des *L. cernuum*²⁾ et *L. inundatum*³⁾. Toutefois les prothalles de ces deux espèces se

1) *Baker*, Handbook of the Fern-allies, London, Bell and sons, 1887.

2) *Voy. ces Annales*. Vol IV, p. 107 et suiv.

3) *Voy. Goebel*, Ueber Prothallien und Keimpflanzen von *Lycopodium inundatum*. Bot. Zeit. 1887, N^o. 11 et 12.

ressemblent davantage entre eux que ne leur ressemble celui du *L. salakense* J'ai semé les spores du *L. salakense*, dans le laboratoire du jardin de Buitenzorg, sur des fragments de tourbe, le 17 janvier 1886. La germination a commencé quelques jours après et il s'est formé une quantité de petits „*tubercules primaires*” (fig. 3, 4, 5, 7a, 7b, 9, Pl. XVI). Ensuite est survenu un long arrêt dans le développement qui n'a repris que quelques mois plus tard ¹⁾.

La reprise de la croissance des jeunes prothalles a lieu à temps bien inégaux, et cela indépendamment de causes externes. La meilleure preuve en est que tous les prothalles des planches XVI et XVII ont été dessinés à la même époque (entre le 13 et le 19 Juillet 1886) d'après mes cultures. Un coup d'oeil jeté sur ces planches démontre combien est grande l'inégalité du développement des prothalles.

Le développement des petits tubercules primaires n'a rien de particulier; les choses se passent comme dans les *L. cernuum* et *inundatum* (fig. 3, 4, 5, 7a, 7b, Pl. XVI).

Au début de la seconde phase, la parfaite ressemblance avec le développement du *L. cernuum* continue; une file de cellules vient à se dresser sur le tubercule (fig. 6, 8, 10, 11). Ensuite une différence survient en tout que bientôt d'autres files de cellules sont produites par les tubercules (fig. 12, 13, 14). De la sorte les jeunes prothalles ne tardent pas à prendre une forme très irrégulière (voir les figures des Pl. XVI et XVII).

Ainsi, contrairement à ce qui se voit chez le *L. cernuum*, les tubercules du *L. salakense* produisent plusieurs prolongements, presque à la fois. Le plus souvent ces prolongements commencent par n'être que des files de cellules, à croissance apicale;

1) Comparez ce qui a été dit de l'arrêt dans la croissance après la formation des tubercules primaires, à la page 118, Annales Vol. IV.

J'ai fait aussi des semis de spores du *Lycopodium curvatum* Sw. Après avoir obtenu des tubercules primaires en peu de jours, je n'ai *pas* réussi à les faire entrer dans la seconde phase du développement, bien qu'ils soient restés en vie pendant presque une année entière.

Contrairement à ce qu'admet M. Baker (Handbook of the Fern-Allies p. 23) je considère, avec Spring, le *L. curvatum* comme espèce différente du *L. cernuum*.

ensuite les articles s'épaississent et se cloisonnent en sens longitudinal (fig. 15, 18, 19, Pl. XVI; fig. 3, 5, Pl. XVII). Parfois un prolongement est plus épais, dès le début (fig. 9, 16, 17, Pl. XVI).

Après ce qui vient d'être dit, il est clair qu'il n'existe aucune régularité dans le mode de croissance des diverses branches des tubercules primaires.

Malgré l'irrégularité dans la production et la croissance des nombreux prolongements, les tubercules eux-mêmes restent longtemps reconnaissables (Pl. XVI, XVII, et fig. 2^a Pl. XVIII); plus facilement même que dans le *L. cernuum*. Pour ce qui est du *L. inundatum*, on sait par les recherches de M. Goebel qu'une démarcation quelque peu nette entre un tubercule primaire et le reste du prothalle, ne se trouve pas ¹⁾. En enlevant les prothalles du substratum pour les examiner au microscope, la coque des spores se détachait généralement; par exception, on la voit encore dans la figure 15 de la planche XVI et dans la figure 3 de la planche XVII. Nonobstant, la forme et surtout le contenu d'une ou de deux cellules, indiquaient l'endroit (marqué de xx dans les figures) où se trouvait appliquée la coque de la spore. Tout comme dans les jeunes prothalles des *L. cernuum* et *inundatum*, ceux du *L. salakense* commencent à produire de bonne heure des anthéridies (an. fig. 2, 3, Pl. XVII).

Généralement à ce qu'il paraît, un des prolongements issus du tubercule, finit par prendre le dessus. Il se transforme en organe cylindrique, un peu plus long mais beaucoup moins épais que n'est la partie cylindrique du prothalle du *L. cernuum* (fig. 2, 3, 4 Pl. XVIII).

On sait que dans les prothalles des *L. cernuum* et *inundatum* la partie cylindrique — le corps — du prothalle, est surmontée par une couronne d'organes ayant la fonction et aussi la forme de petites feuilles. L'absence de ces organes en forme de folioles constitue la différence la plus notable entre le prothalle du *L. salakense* et celui des deux espèces nommées.

1) Goebel, loc. cit. pag. 6 du tiré-à-part.

Quelquefois on observe chez le *L. salakense*, sur le sommet du cylindre, quelques faibles proéminences faisant penser à un commencement de folioles (fig. 3, Pl. XVIII). D'autres fois des proéminences de ce genre font entièrement défaut (fig. 26, 4, Pl. XVIII).

Sur le pourtour du cylindre, tout près du sommet, les archégonies prennent naissance (fig. 2a, 2b, 3, Pl. XVIII). Une fois j'ai vu un archégonie occuper exactement le sommet (fig. 4). Le développement des archégonies — pas plus que celui des anthéridies — ne présente rien de particulier. Je n'ai pas réussi à trouver dans mes cultures des archégonies fécondés.

Il reste un fait à signaler encore; je veux parler de l'extrême rareté de poils absorbants. Toujours très peu nombreux (fig. 19, Pl. XVI; fig. 1, Pl. XVIII) ils font souvent entièrement défaut; il en est ainsi, par exemple, pour le prothalle des figures 2 de la planche XVIII, lequel, portant des archégonies, doit être considéré, cependant, comme à-peu-près adulte.

Dans la figure 1 de la planche XVIII se trouve représenté un prothalle quelque peu anormal. Outre de nombreuses branches de toutes sortes de formes, il a produit, vers le bas, des renflements comparables, peut-être, aux „tubercules secondaires”, observés dans quelques cultures de prothalles du *L. cernuum* ¹⁾.

Dans son travail sur le *L. inundatum*, M. Goebel a signalé ²⁾ le rapport qui doit exister, entre la manière de vivre des prothalles et l'absence ou la présence de lobes en forme de folioles; les prothalles à végétation saprophyte n'ayant pas besoin de ces organes à fonction assimilatrice. Certes, au point de vue général, mon savant ami a raison; cependant, on pourrait se demander s'il n'est pas allé un peu trop loin. En effet, les prothalles du *L. salakense* ne vivent certainement pas en saprophytes; ils sont distinctement verts, bien qu'ils ne contiennent pas autant de chlorophylle que ceux du *L. cernuum*.

1) Voy. Annales Vol. IV, page 122.

2) Goebel, loc. cit. p. 10 du tiré-à-part.

Et, cependant, les lobes en forme de folioles sont tout-à-fait ou peu s'en faut, absents sur les prothalles du *L. salakense*.

V.

*Les prothalles des Lycopodium carinatum, nummularifolium
et Hippuris.*

Chez ces trois espèces la génération sexuée se rapporte au type *Phlegmaria*, et cela, autant que je puis en juger, sans présenter aucune déviation essentielle de ce type.

Lycopodium carinatum Desv.

Après avoir récolté et examiné un grand nombre de prothalles de cette espèce, j'ai constaté une parfaite ressemblance avec les prothalles du *L. Phlegmaria*. Aussi, n'ai je pas cru nécessaire de continuer l'examen; je n'aurais à répéter ici que ce qui a été dit dans la seconde partie de ces „Etudes”¹⁾.

Ayant eu occasion de faire l'étude de plusieurs embryons, je crois pouvoir affirmer que l'embryogénie aussi a lieu exactement comme dans le *L. Phlegmaria*.

A ceux qui voudraient récolter des prothalles du *L. carinatum*, je me permets de donner le conseil de ne jamais faire cette récolte sur un substratum où croit en même temps le *L. Phlegmaria*. Lorsque les prothalles de ces deux espèces croissent entremêlés il est impossible de les distinguer les uns des autres.

Lycopodium Hippuris Desv.

Ce Lycopode n'est pas du tout rare dans l'Ouest de Java, mais les pieds croissent presque toujours isolés. Jamais on ne rencontre des colonies de jeunes plantules, si fréquentes chez le *L. Phlegmaria*. Aussi il est excessivement difficile de se procurer des prothalles. Après mainte tentative infructueuse j'ai enfin réussi à trouver quelques plantules encore unies aux prothalles. Ces trouvailles m'ont mis en état d'assigner une place à la génération sexuée de l'espèce qui nous occupe. Je puis

1) Annales, Vol. V, p. 87 et suiv.

ajouter que le prothalle du *L. Hippuris* est plus vigoureux que celui du *L. Phlegmaria*. Les branches végétatives sont plus fortes et leur épiderme mieux différencié. Les branches sexuées à archégones sont plus épaisses, aussi elles se distinguent encore plus facilement que chez le *L. Phlegmaria*, des autres parties du prothalle.

Une section médiane menée par le pied d'une plantule m'a permis de constater la présence d'un suspenseur (S. fig. 1, Pl. XIX) non moins distinct que celui du *L. Phlegmaria*.

L'endophyte décrit pour les prothalles du *L. Phlegmaria*¹⁾, occupe, de la même manière, la génération sexuée du *L. Hippuris*.

Lycopodium nummularifolium Blume.

La difficulté à se procurer des prothalles de ce Lycopode est presque aussi grande que pour l'espèce précédente, seulement pour une raison tout-à-fait différente.

Les jeunes plantules, et partant les prothalles, sont nullement rares à Java, mais les derniers se composent de filaments tellement minces et fins qu'il est presque impossible de les découvrir dans le substratum. Je doute fort que l'on réussisse à les reconnaître si l'on n'a pas étudié auparavant d'autres prothalles, plus distincts, du type *Phlegmaria*.

La figure 2 de la Planche XIX représente une partie d'une branche végétative, d'épaisseur normale, en section médiane. Dans la figure 3 on voit une section pareille du sommet d'une branche végétative.

La figure 4 représente la section d'un fragment en partie sexué²⁾. La branche végétative en bas est la plus épaisse que j'aie vu.

Les paraphyses sont notablement plus courts que celles du *L. Phlegmaria* (fig. 4, 5, Pl. XIX). Contrairement à mon attente, tous les fragments de prothalle étaient *dépourvus* d'endo-

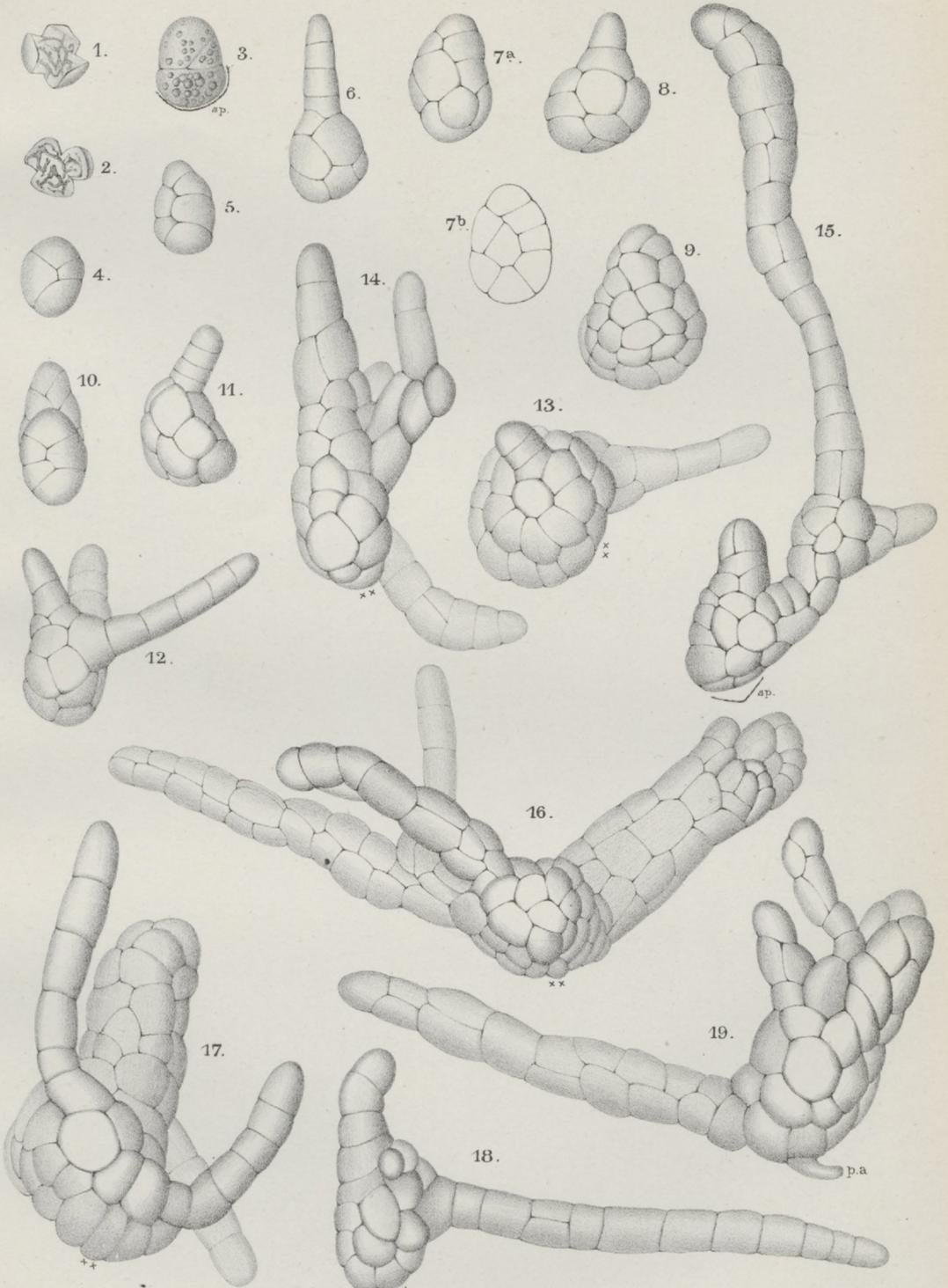
1) Annales, Vol. V, p. 110 à 114.

2) Par erreur le lithographe a mis *ar.* au lieu de: *an.* dans l'authéridie de la figure 4.

phytes. D'accord avec cela, les poils absorbants n'étaient pas entourés d'un réseau de hyphes et la réaction de glycogène ¹⁾ ne se présentait pas.

Enfin, je suis à même d'ajouter que le pied de la plantule est muni d'un suspenseur distinct quoique court (fig. 6, 7, Pl. XIX).

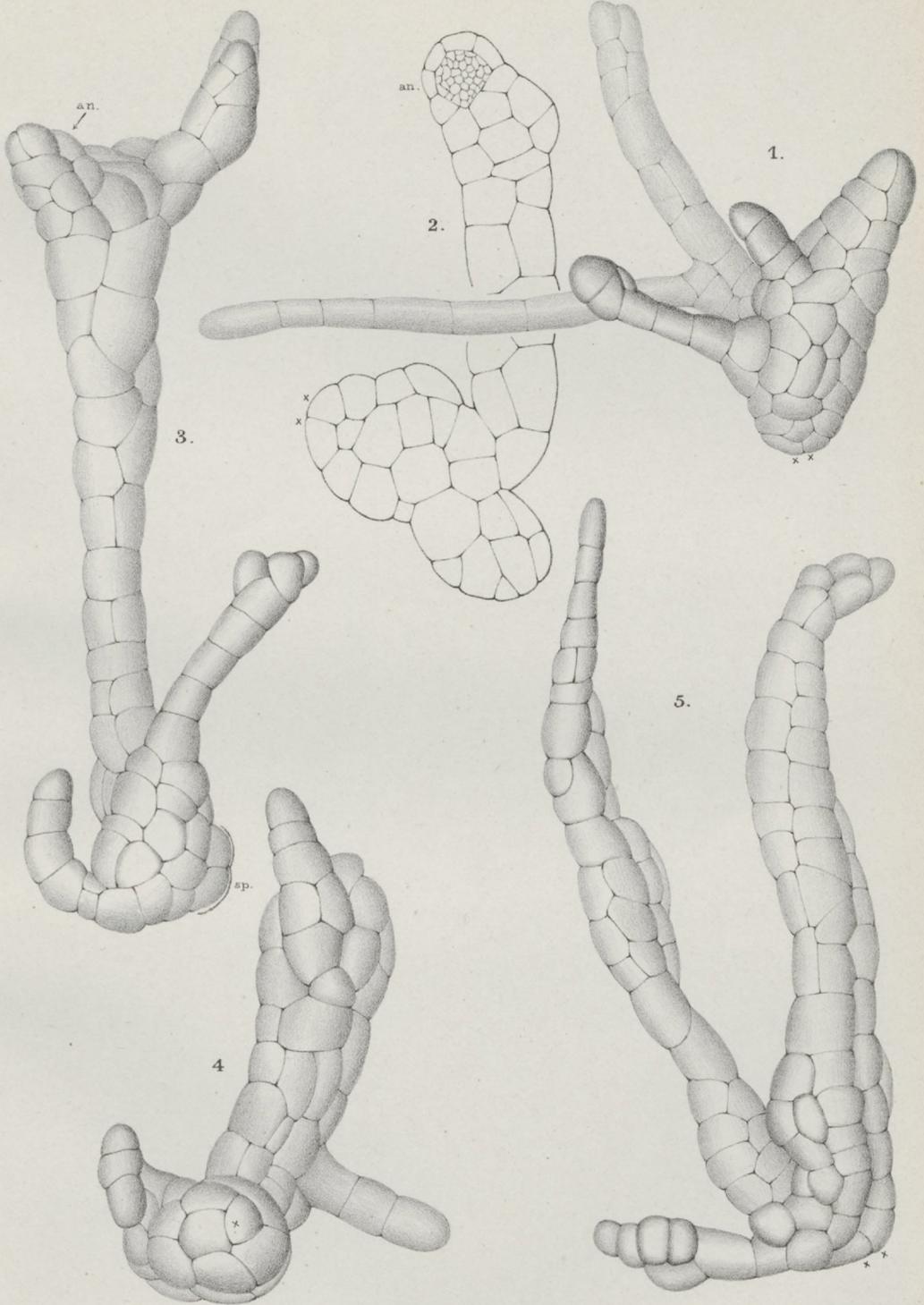
1) Voy. Annales, V, p. 111.

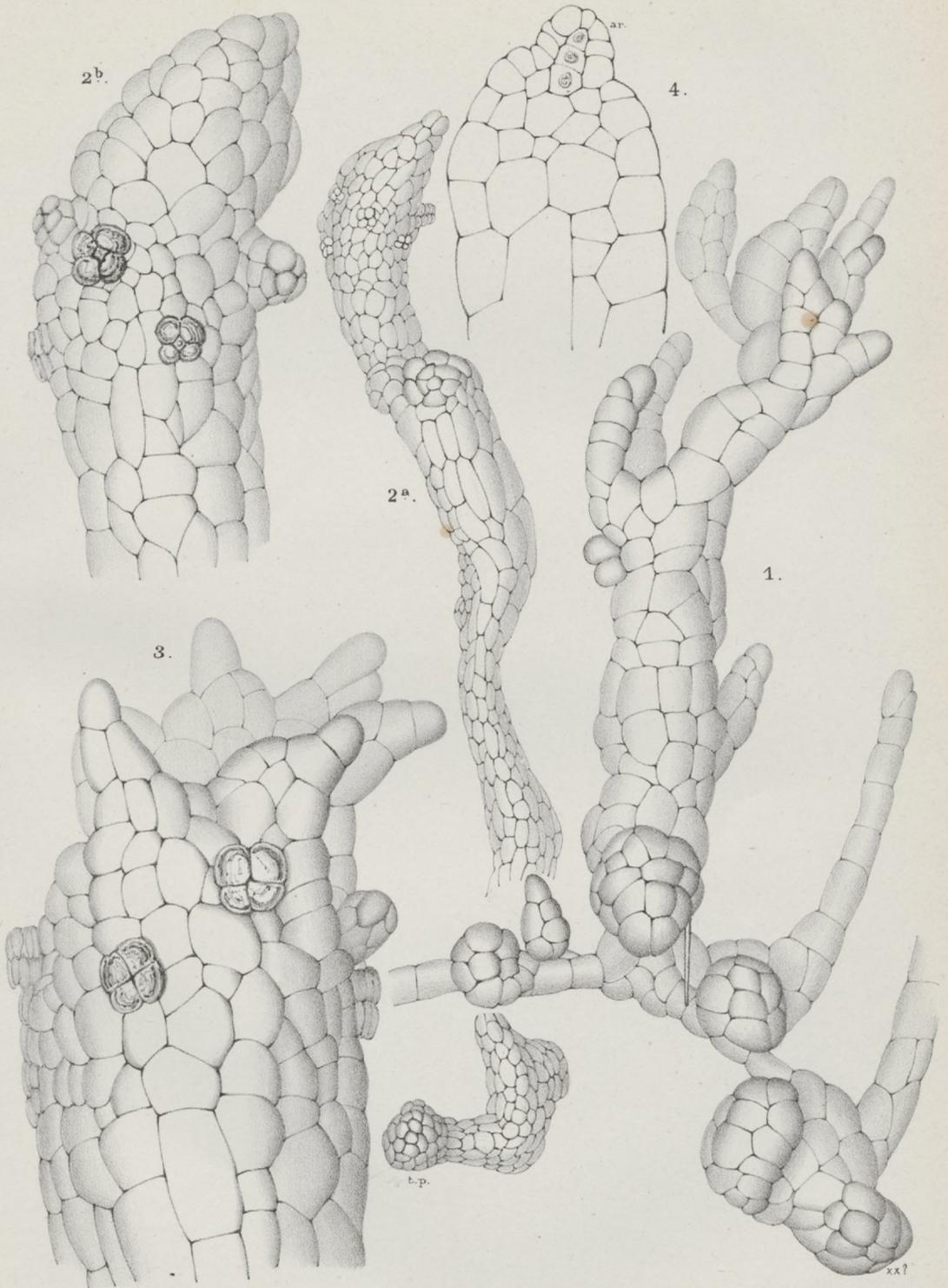


M. Treub del.

P.W.M. Trap impr.

A.J.J. Wendel lith.

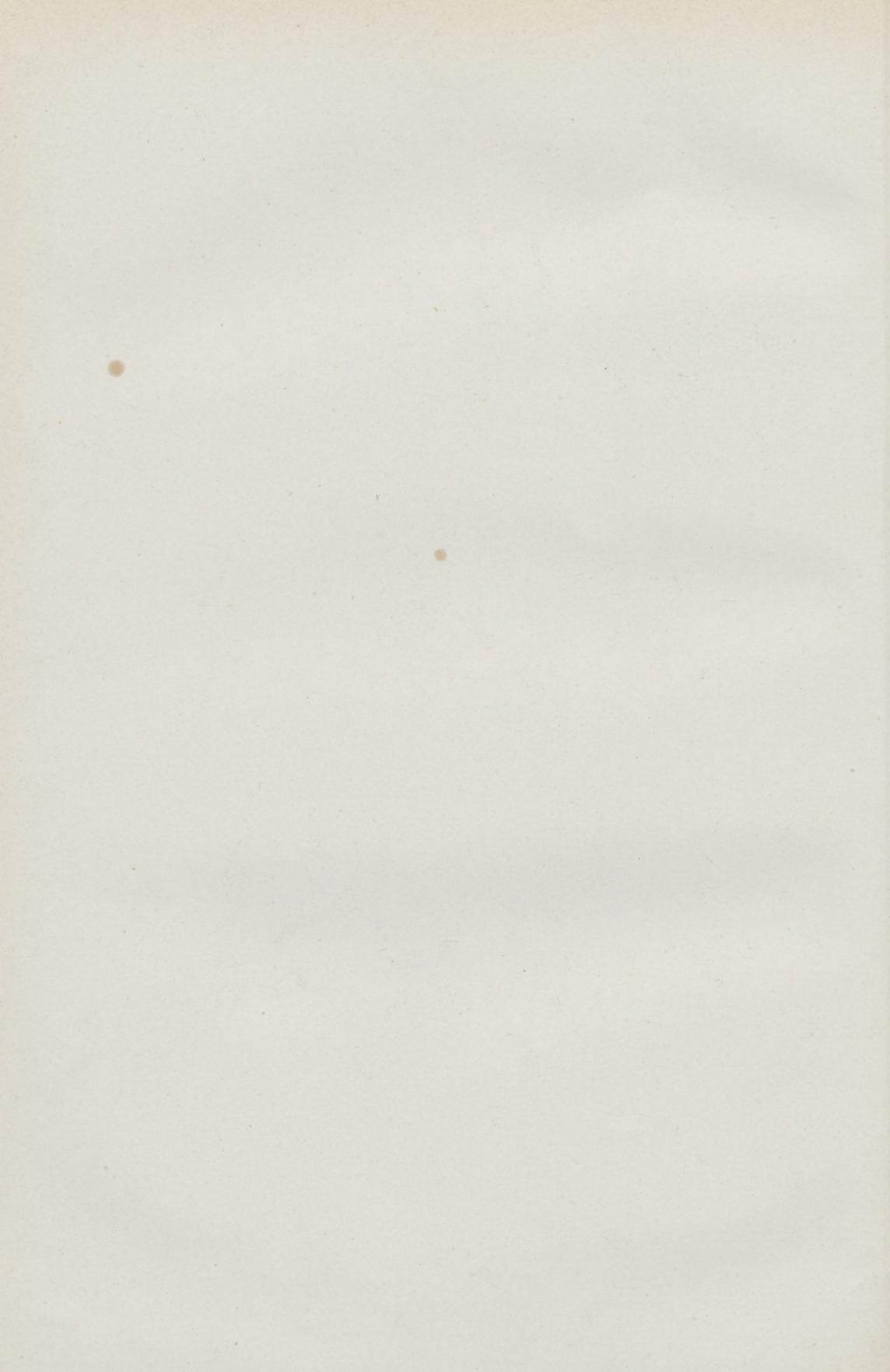


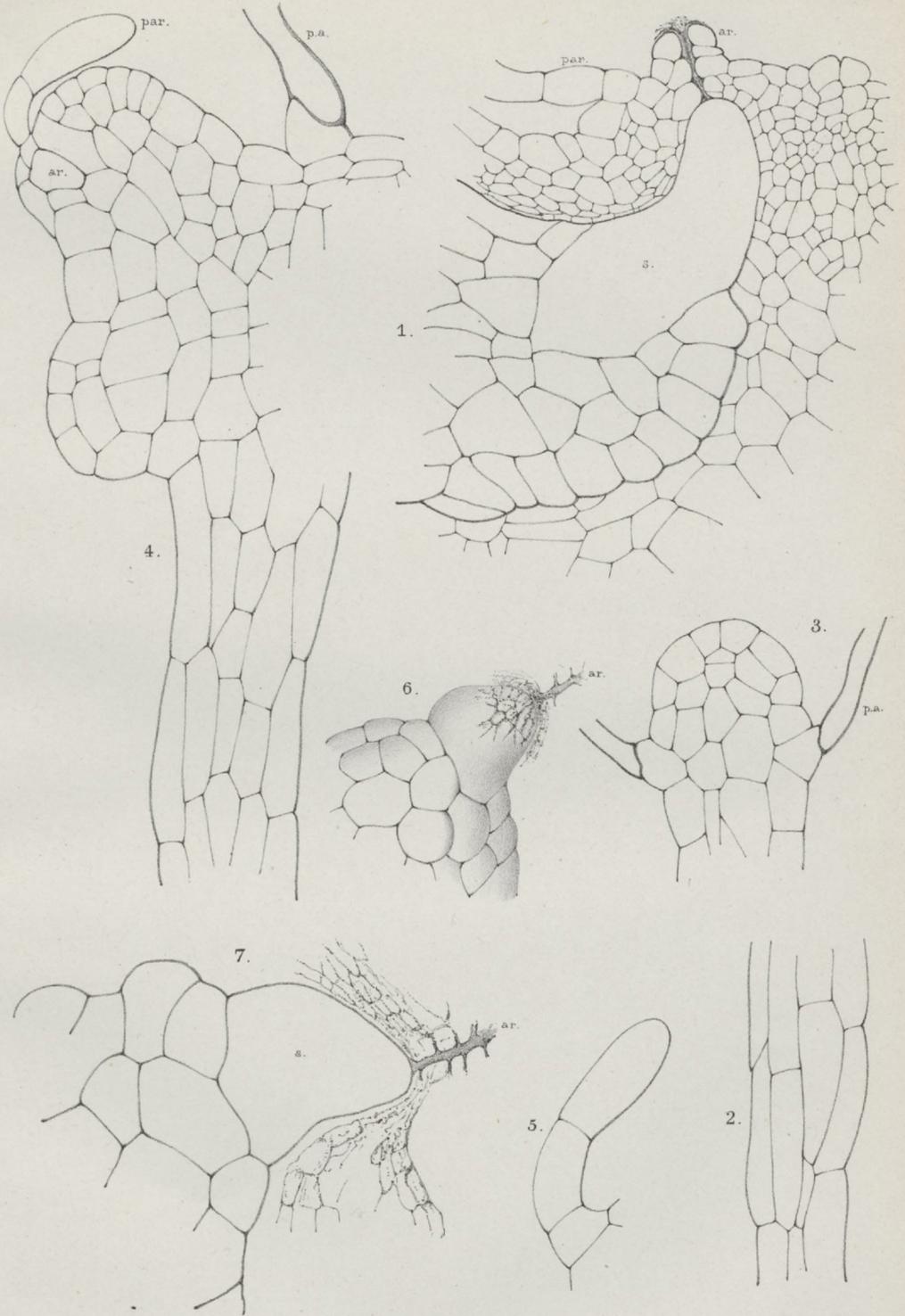


M. Treub del.

P.W.M. Trap impr.

A. J. J. Wendel lith.





EXPLICATION DES PLANCHES.

La lettre et le chiffre ajoutés indiquent l'objectif et l'oculaire de Zeiss employés.

Planche XVI.

Lycopodium salakense Treub.

- Fig. 1. Coque de spore ouverte; vue en dedans. E. 2.
- » 2. Coque de spore ouverte; vue en dehors. E. 2.
 - » 3. Spore (sp.) germante. E. 2.
 - » 4, 5. Jeunes tubercules primaires. D. 2.
 - » 6. Tubercule primaire, surmontée d'une file de cellules. D. 2.
 - » 7a, 7b. Tubercule primaire, vue du dehors et en section médiane. D. 2.
 - » 8, 9. Tubercules primaires épaissis. D. 2.
 - » 10 à 19. Jeunes prothalles; sp. spore, xx indique l'endroit d'où la coque de la spore s'est détachée; p. a., poil absorbant. Pour les détails consulter le texte. D. 2.

Planche XVII.

Lycopodium salakense Treub

- Fig. 1 et 3 à 5. Prothalles plus avancés. D. 2.

- Fig. 2. Jeune prothalle en section médiane. D. 2. Dans les figures de cette planche sp. indique la spore; xx l'endroit d'où la coque de la spore s'est détachée; an. l'endroit où se trouve une anthéridie.

Planche XVIII.

Lycopodium salakense Treub.

- Fig. 1. Prothalle à développement végétatif très prononcé, provenant d'un semis de 15 Janvier 1886; récolté et dessiné le 9 Octobre 1886. xx? endroit où se trouvait probablement la spore auparavant. D. 2.
- » 2a. Prothalle adulte, portant des archégones vers le haut; semis du 15 Janvier, récolte du 20 Novembre 1886; t. p. tubercule primaire. B. 2.
 - » 2b. Sommet du prothalle de la figure 2a, dessiné dans une position un peu différente; on distingue cinq archégones. D. 2.
 - » 3. Sommet d'un prothalle adulte à archégones. Semis du 15 Janvier, récolte du 20 Novembre 1886. D. 2.

Fig. 4. Extrémité d'un prothalle se terminant en un archégone (*ar.*) en section longitudinale. Semis du 15 Janvier, récolte du 9 Octobre 1886. E. 2.

Planche XIX.

Fig. 1. Section à travers le pied d'une plantule et à travers le prothalle du *Lycopodium Hippuris*: *ar.* archégone, *par.* paraphyse, *s.* suspenseur. Objectif 8 de Hartnack.

Fig. 2 à 4. Sections médianes de parties de prothalle du *Lycopodium nummularifolium*; *p. a.* poil absorbant, *par.* paraphyse. L'antheridie de la figure 4 a été indiquée, par erreur, par *ar.* E. 2.

» 5. Paraphyse du *L. nummularifolium*. E. 2.

» 6 et 7. Parties de pieds de plantules du *L. nummularifolium*, avec suspenseurs *s.* et restes des archégoles *ar.* E. 1 et E. 2.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER BAU UND ENTWICKLUNG
VON
SAMEN MIT RUMINIERTEM ENDOSPERM
AUS DEN FAMILIEN DER
PALMEN, MYRISTICACEEN UND ANONACEEN
VON
DR. A L B. V O I G T.
(*Mit drei Tafeln.*)

An verschiedenen Stellen in der Reihe der Blütenpflanzen finden sich Samen mit ruminierendem Endosperm, d. h. mit Endosperm, welches durch eigenthümliche Fortsätze der Testa zerklüftet ist.

Äusserlich betrachtet zeigen solche Samen, die auch darin übereinstimmen, dass sie sämmtlich einen verhältnismässig kleinen Embryo besitzen, unter einander sehr viel Ähnlichkeit, indessen findet, wie die vorliegende Arbeit zeigen wird, die Entwicklung der diese Ähnlichkeit veranlassenden Erscheinung bei vier verschiedenen Familien auf viererlei Weisen statt, wie dieselben abweichender kaum gedacht werden können.

Von *Myristica fragrans* ist die Entwicklung der Ruminations in meiner im Winter 1885/86 erschienenen Doctordissertation „über den Bau und die Entwicklung des Samens und des Samensmantels von *Myristica fragrans*“ beschrieben. Die Erkennung der merkwürdigen Vorgänge, welche sich bei dieser Entwicklung abspielen, machte den Wunsch rege, auch das Zustandekommen der Ruminations anderer Familien kennen zu lernen.

Die Ergebnisse der infolge davon angestellten Untersuchungen sind in der vorliegenden Arbeit enthalten. Zugleich sind aber auch die Hauptthatsachen aus jener Dissertation aufgenommen, da diese ohne Abbildungen erschienen ist, ohne welche die betreffenden Vorgänge schwer verständlich zu machen sind.

Die neu angestellten Untersuchungen beziehen sich auf die Palmen und Anonaceen. Das dazu verwandte Material, sowie auch das von *Myristica*, verdanke ich dem Herrn Professor Graf zu Solms-Laubach. Dieser hat dasselbe grösstentheils selbst bei seinem Aufenthalt auf Java gesammelt. Eine grosse Anzahl mittlerer Fruchtstadien von *Myristica fragrans* verschaffte er mir vom Herrn Professor Treub in Buitenzorg, sowie einiges Palmenmaterial vom Herrn Professor Beccari in Florenz.

Ich kann es nicht unterlassen, diesen drei hochverehrten Herrn für die Beschaffung des werthvollen Untersuchungsmateriales, ausserdem meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Graf zu Solms-Laubach, besonders noch für die mir von ihm bei meinen Untersuchungen ertheilten Rathschläge an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Da bei den *Palmen* die zu schildernden Verhältnisse bedeutend einfacher sind, als bei den beiden anderen Familien, so mögen sie zuerst behandelt werden.

An dem von mir untersuchten Material aus dieser Familie lassen sich nach Form und Anordnung der Testafortsätze zwei verschiedene Ruminationsarten unterscheiden.

Bei der einen bilden die Fortsätze, welche keine Beziehung zu den Gefässbündeln der Testa erkennen lassen, nahezu rechtwinklig abstehende etwa cylindrische Zapfen, welche ziemlich gleichmässig vertheilt, bei verschiedenen Arten mehr oder weniger zahlreich und von grösserer oder geringerer Länge sind.

Ich fand diese Ruminationsart bei mehreren unbestimmten Javanischen Calameenspecies und bei der Arcinee *Actinorhysis*

Calapparia, gleichfalls von Java stammend. Ihre Entwicklung konnte ich verfolgen an einer der Calameenformen.

Der Fruchtknoten der Calameen ¹⁾ besteht aus drei auch noch bei der Fruchtreife gleichstark entwickelten Fruchtblättern, ist dreifächerig oder, wie bei der hier zu betrachtenden Form, mit drei tiefen Einbuchtungen versehen einfächerig, je nachdem die eingebogenen Fruchtblattränder in der Mitte zusammenstossen und verwachsen, oder nicht. Jedes Fruchtblatt entwickelt eine ihm gegenüberstehende basal inserierte anatrope und inverse Samenknospe. Von diesen gelangt indessen nur eine zur Reife, indem sie die beiden anderen verdrängt und die Scheidewände zur Seite schiebt.

Die jüngsten von mir untersuchten Fruchtknoten, von etwa 3 mm. Dm., enthalten noch die drei Samenknospen in annähernd gleichem Zustande, eine derselben zeichnet sich jedoch vor den beiden anderen durch wenig grössere Dimensionen aus, wodurch die beginnende Unterdrückung der letzteren schon angedeutet wird. Alle drei sind ihrer gegenseitigen Lage im Fruchtknoten entsprechend dreikantig. Ihr Aussehen ist im übrigen folgendes:

Sie lassen nur ein einziges Integument erkennen, dessen sehr weite Mikropyle von der cylinderförmig ausgezogenen Spitze des Nucellus ausgefüllt wird (1, XX) ²⁾. Es tritt in sie am Hilum ein einziges Gefässbündel ein. Dieses theilt sich aber sogleich in zwei Stränge, von denen der eine nach rechts der andere nach links abbiegt. Diese endigen nach wiederholtem Verzweigen und Wiederverschmelzen der Zweige frei an der Chalaza mit den Spitzen gegen einander gerichtet nahe neben einander, sodass einer von ihnen meist selbst auf beabsichtigten Medianschnitten getroffen wird (3, XX). Das Grundgewebe des Integuments besteht aus einem Parenchym, in welchem sich grössere meist zu

1) Über Fruchtknoten und Ovulum der Palmen siehe besonders: Drude, 1. Über die Morphologie der Samenknospe bei den Palmen, Bot. Zeitg. 1877. P. 22 u. 23.
2. Ausgewählte Beispiele zur Erläuterung der Fruchtbildung bei den Palmen, daselbst P. 602 ff.

2) Die arabischen Ziffern bezeichnen die Figuren, die römischen die Tafeln.

Gruppen vereinigte Zellen von den übrigen durch starken Gehalt an Gerbstoffmassen auszeichnen.

Der Embryosack, von eigenthümlicher flacher Gestalt, ist zwar noch allseitig von einer starken Lage des Nucellgewebes umgeben, doch hat er sich schon auf Kosten des letzteren beträchtlich erweitert. Er zeigt einen protoplasmatischen Wandbeleg mit zahlreichen Kernen. Seine grosse Vakuole ist von einer gerbstoffreichen Masse angefüllt. Eine eigene Zellulosewand habe ich an ihm nicht erkennen können, doch wage ich nicht zu entscheiden, ob diese resorbiert, oder nur wegen ihrer Feinheit schwer zu beobachten ist ¹⁾.

In den nächst älteren Fruchtknoten, solchen von etwa 5 mm. Querdurchmesser, ist der Unterschied zwischen der zur vollen Entwicklung gelangenden Samenknospe und den beiden unterdrückten schon sehr auffällig.

Die letzteren sind stark gebräunt, platt gedrückt und etwa von derselben Grösse, wie im vorigen Stadium in welchem also der Stillstand ihrer Entwicklung begonnen hat.

Die entwicklungsfähige Samenknospe (2, XX), von Kugelgestalt, zeigt jetzt, wie auch noch im nächsten Stadium drei verticale Einfurchungen, hervorgerufen durch die zur Seite gedrückten Scheidewände des Fruchtknotens (5, 6, 8; XX), sowie zwei flache Eindrücke in der Nachbarschaft der Mikropyle, hervorgebracht durch die beiden unterdrückten Samenknospen (6 *d*, XX).

Sie lässt jetzt die ersten Anfänge der Testafortsätze erkennen als schwache die äusseren Zellenlagen des Nucellus einstülpende Vorwölbungen der inneren Epidermis der Integuments, entstanden durch stärkere Vergrösserung von je einigen wenigen dicht unter der Epidermis zusammenliegenden Zellen, welche, wie aus der Lage ihrer Trennungswände zu schliessen, durch wiederholte Zweitheilung aus einer einzigen Zelle hervorgegangen sind (4, XX).

Der Embryosack hat sich auch im Verhältnis zur ganzen

1) Drude (l. c. 2. P. 619) vermisst in der botanischen Literatur Angaben, ob der Embryosack bei bedeutender Vergrösserung aufhört, als Zelle mit eigener Membran zu existieren, und ist der Ansicht, dass dieses bei den Palmen allgemein der Fall ist.

Samenknospe beträchtlich erweitert auf Kosten des Nucellus, doch ist das ihn umgebende Nucellgewebe überall noch so stark, dass die den Integumentvorsprüngen entsprechenden Einstülpungen an den inneren Zellenlagen des Nucellus, geschweige denn an der Embryosackoberfläche, noch nicht zu erkennen sind.

In dem folgenden Stadium wo der Fruchtknoten einen Querdurchmesser von etwa 9 mm. hat, zeigt die entwicklungsfähige Samenknospe einen Durchmesser von etwa 7 mm.

Die beiden unterdrückten Samenknospen erkennt man jetzt, wie auch in den älteren Stadien, im Grunde der Fruchtwand als zwei kleine flache braune Erhebungen.

Zwischen der Fruchtwand und der weiter entwickelten Samenknospe befindet sich jetzt, wie auch in den älteren Stadien, eine klaffende Spalte, welche von einer braunen, in Alkohol spröden, glasigen, gerbstoffreichen Masse angefüllt ist. Die erwähnten drei Einfurchungen, sowie die Eindrücke der beiden unterdrückten Samenknospen, die später ganz verschwinden, sind nur noch wenig bemerkbar.

Die Vorsprünge des Integuments haben jetzt die Gestalt von abgerundeten halbkugeligen Buckeln bis nahezu cylindrischen, an den Spitzen abgerundeten Zapfen (7, 8, 9, 10; XX).

Am zahlreichsten und schon am weitesten entwickelt sind sie an der Vorderseite ¹⁾ des Ovulums. Sie bestehen aus einem Gewebe von dünnwandigen, gerbstoffreichen, verhältnismässig grossen, zu Längsreihen angeordneten Zellen, bekleidet von der kleinzelligen Epidermis.

Das Nucellgewebe ist jetzt noch in schwachen Resten vorhanden und zwar nur noch in Form von Membranresten oder von Zellen, welche an der starken Verquellung der Wände ihren baldigen Untergang erkennen lassen. An den Gipfeln der stärkeren Vorsprünge ist es ganz oder bis auf undeutliche Zellwandreste verschwunden, an einigen Stellen bildet es eine

1) In dieser Arbeit wird das Hilum- und Mikropylende der anatropen Samenknospe als oben, das Chalazaende als unten, die Rapheseite als hinten, die entgegengesetzte als vorn befindlich betrachtet ganz abgesehen von der Stellung in Bezug auf den Fruchtknoten.

einzig Zellenlage, an anderen, namentlich in den Buchten zwischen den Vorsprüngen (9, XX), sowie an der Chalaza, zwei oder drei Lagen.

Dieser Rest des Nucellgewebes und der ihm eng angeschmiegte Wandbeleg des Embryosackes sind durch die Integumentfortsätze entsprechend eingestülpt, sodass die Form und die Anordnung derselben am durchschnittenen Ovulum auch ohne weitere Präparation zu erkennen ist (7, XX).

Das Embryosackplasma zeigt neben der grossen centralen Vacuole an den Buchten zwischen den Integumentfortsätzen noch zahlreiche kleine. Diese, sowie auch jene centrale, sind an vielen der untersuchten Samenknospen dermassen von einer gerbstoffreichen Masse erfüllt, dass dieselbe bei einiger Vorsicht selbst auf sehr dünnen Schnitten in ihrer Lage verbleibt.

In dem folgenden Stadium hat der Fruchtknoten, von der reifen Frucht an Grösse kaum unterscheidbar, etwa 15 mm. Querdurchmesser und die Samenknospe etwa 13 mm.

Die Integumentfortsätze zeigen jetzt alle die Gestalt von cylindrischen Zapfen, deren Länge die Dicke bei weitem übertrifft.

Die Wände der inneren Integumentepidermis sind aussen stark verdickt, sonst ziemlich dünn. Die übrigen Zellen der Integumentfortsätze sind in der Richtung der Reihen lang gestreckt, dünnwandig und fast völlig von einer gerbstoffreichen Masse angefüllt.

Vom Nucellgewebe ist nichts mehr zu erkennen. Der vom Integument umschlossene Raum ist völlig vom Endosperm und dem Embryo erfüllt, welcher letzterer schon seine definitive Walzenform zeigt.

Die Endospermzellen sind nach aussen zu noch sehr zartwandig, weiter nach innen nehmen sie allmählich an Wandstärke zu, bis sie im Centrum schon ihre definitive Ausbildung zeigen. Es ist daher anzunehmen, dass die Wandverdickung im Centrum beginnt und von da allmählich nach der Peripherie zu fortschreitet.

Wegen des grossen Abstandes zwischen diesem und dem vorigen Stadium ist leider über die Art der Endospermbildung nichts

festzustellen. Diese geschieht jedenfalls sehr spät, wahrscheinlich erst, nachdem die Testafortsätze nahezu ihre definitive Gestalt angenommen haben.

Der reife Samen (11, 12; XX) unterscheidet sich von diesem eben betrachteten Stadium wesentlich nur durch die genügend bekannte definitive Ausbildung des Endosperms. Zwischen Testa und Endosperm zeigen sich hier und da von einer gerbstoffreichen Masse angefüllte Contractionsspalten.

Die Frage, ob die Entwicklung der Rumination in diesem Falle vor oder nach der Befruchtung beginnt, muss ich leider unentschieden lassen, da es mir nicht möglich war, festzustellen, ob letztere in den drei jüngeren der betrachteten Stadien schon stattgefunden hat oder nicht. Doch ist als ziemlich wahrscheinlich anzusehen, dass das zweitjüngste Stadium, in dem der Beginn der Rumination zuerst zu bemerken, noch nicht befruchtet ist.

Dass die übrigen diese Ruminationsart zeigenden Palmen, wie die betreffenden Calameen und Actinorhytis Calapparia in Bezug auf die Entwicklung der Rumination mit der hier betrachteten Form übereinstimmen, ist nach dem anatomischen Bau der reifen Samen nicht zu bezweifeln.

Bei der zweiten Ruminationsart der Palmen haben die Testafortsätze ganz andere Form als bei der eben betrachteten, und es steht ihre Anordnung in inniger Beziehung zu den Testagefässbündeln. Diese sind in diesen Fällen meist sehr zahlreich und sie verbreiten sich, mehr oder weniger häufig anastomosierend über die ganze Samenoberfläche, an der sie als Adernetz sichtbar sind.

Die Zellwucherungen, welche die Rumination veranlassen, finden nun da statt, wo ein Gefässbündel verläuft.

Die dadurch entstehenden Fortsätze nehmen die Form von Platten oder, wenn sie weniger stark entwickelt, von Wülsten oder Leisten an, deren Insertionslinien mit den betreffenden Gefässbündeln zusammenfallen, oder welche diese Gefässbündel in sich aufnehmen. Dem entsprechend anastomosieren die

Fortsätze in derselben Weise, wie die Gefässbündel, wovon man sich leicht an flachen Tangentialschnitten überzeugen kann. Ihre Tiefe ist bei verschiedenen Formen sehr ungleich. So bilden sie bei *Actinophlōus ambiguus* (13, XX), *Ptychococcus paradoxus* und *Chamärops humilis*¹⁾ niedrige Wülste oder Leisten, bei denen die Tiefe die Dicke garnicht oder nur wenig überwiegt. Bedeutend weiter dringen sie vor als nahezu ebene Platten bei *Ptychosperma elegans* (14, XX), noch weiter, mehr oder weniger unregelmässig entwickelt, bei *Caryota furfuracea*, *Nenga Wandlandiana* (15, 16; XX), *Archontophönix Alexandrae* und *Areca Catechu*. Am allerstärksten aber sind sie ausgebildet bei *Pinanga Kuhlii*. Hier würden sie, wenn sie eben ausgebreitet wären, keinen Platz in dem zur Verfügung stehenden Raume haben. Sie durchziehen aber, der Anordnung der Gefässbündel entsprechend mit ihren Insertionslinien nahezu vertical verlaufend, den Samenkern in vielfachen Windungen, indem sie nur einen äusserst engen, unregelmässig gewundenen, spaltenförmigen Raum für das Endosperm freilassen.

Bei dieser Form, sowie auch bei der schon erwähnten *Areca Catechu* treten zahlreiche radiale Zweige der peripheren Gefässbündel in die Vorsprünge ein.

Zwar standen mir nicht genügend verschiedene Stadien eines Ovulums, das diese zweite Ruminationsart zeigt, zur Verfügung, um die Entwicklung verfolgen zu können, doch ist aus dem vorhandenen Material zu schliessen, dass dieselbe, wenn von der Ausbildung der Integumentfortsätze selbst abgesehen wird, im wesentlichen in gleicher Weise, wie bei der ersten Ruminationsart erfolgt.

Von den meisten der angeführten, hier in Frage kommenden Formen hatte ich nur reife Samen und solche Samenknospen, die über die Entwicklung der Ruminationsart keinen Aufschluss

1) *Chamärops humilis* zeigt neben den niedrigen Ruminationsvorsprüngen noch eine tief eingewachsene Raphe, wie sie auch sonst bei den Palmen viel vorkommt. Diese Erscheinung beruht auf demselben Vorgange wie die Ruminationsart und ist eigentlich nur ein Specialfall derselben.

geben. Für diesen Zweck brauchbares Material war nur von *Pinanga Kuhlii* vorhanden.

Die junge Samenknope derselben (17, XX), von der Form eines niedrigen, oben abgerundeten Kegels, nahezu völlig anatrop, lässt nur ein einziges Integument erkennen, an dem von Vorsprüngen noch nichts zu bemerken ist. Sie zeigt eine sehr enge Mikropyle. Der Embryosack, an dem ich wie auch im nächsten Stadium eine eigene Wandung nicht erkennen konnte, ist noch allseitig von starkem Nucellgewebe umgeben, hat etwa Kugelform und zeigt einen sehr schwachen protoplasmatischen Wandbeleg und einen centralen zwischen zahlreichen dünnen Plasmasträngen aufgehängten Kern, von dem ich leider nicht feststellen konnte, ob er der primäre oder der secundäre ist.

Im nächsten Stadium (18, 19; XX) hat die Samenknope schon etwa die Form des reifen Samens, die eines oben und unten abgerundeten Cylinders. Das Integument zeigt jetzt weit vorragende, dem Verlauf der Gefässbündel entsprechend nahezu vertical stehende, meist etwas zur Seite gebogene plattenförmige Vorsprünge, in denen schon die jugendlichen radialen Gefässbündel zu erkennen sind.

Das Nucellgewebe ist bis auf geringe am stärksten noch in der Nachbarschaft der Mikropyle erhaltene Reste verschwunden. Der Plasmabeleg des Embryosackes ist sehr dünn und zeigt nicht sehr zahlreiche Kerne.

Aus diesem Stadium geht hervor, dass das Nucellgewebe hier gleichfalls von den Integumentvorsprüngen verdrängt und vom Embryosack aufgezehrt wird, und ferner dass auch hier wahrscheinlich die Bildung der Endospermzellen erst erfolgt, nachdem die Integumentvorsprünge nahezu ihre definitive Ausbildung erfahren haben.

Die Frage, ob bei dieser Form die Entwicklung der Rumination vor oder nach der Befruchtung beginnt, ist nach dem untersuchten Material nicht mit Sicherheit zu beantworten, doch ist das erstere wahrscheinlich.

Zwar ist in dem zweiten Stadium, welches die Embryoanlage erkennen lässt, die Befruchtung sicher schon eingetreten, doch

ist hier die Rumination im Vergleich zu der Embryoanlage so weit vorgeschritten, dass anzunehmen, dass ihre Entwicklung mehr Zeit in Anspruch genommen hat, als die der Embryoanlage seit der Befruchtung. Mit dieser Annahme stimmt auch eine kurze Angabe Drudes überein ¹⁾.

Dass bei den übrigen diese Ruminationsart zeigenden Samenknospen, welche gleichfalls ein einziges Integument besitzen, die Entwicklung ebenfalls in dieser Weise geschieht, ist nach dem übereinstimmenden Bau der reifen Samen nicht zu bezweifeln.

Wie die Verhältnisse bei Samenknospen mit zwei Integumenten sind, habe ich leider nicht feststellen können, da von solchen Formen, an denen diese Frage könnte entschieden werden, mir nur ganz junge und ganz alte Samenknospen bzw. reife Samen zur Verfügung standen, an denen im einen Fall die betreffenden Vorgänge noch nicht begonnen hatten, im anderen schon völlig beendet waren, und da im fertigen Zustand nicht zu entscheiden ist, ob ein zweites Integument vorhanden und ob, bzw. in welcher Weise dasselbe erhalten bleibt. Nach einer kurzen Angabe Drudes ¹⁾ müssen Fälle vorkommen, in denen die Zellwucherungen, welche die Rumination veranlassen, im inneren Integument stattfinden.

Die junge in dem einblättrigen Fruchtknoten basal inserierte, sitzende, anatrophe Samenknospe (1, 2; XXI) von *Myristica fragrans* zeigt etwa zur Zeit der Blütenöffnung folgenden Bau.

Die Raphe und die beiden Integumente sind im Vergleich zum Nucellus mächtig entwickelt. Das in der Symmetrieebene verlaufende, unverzweigte Raphegefäßbündel endigt frei an der

1) Drude, Die Palmen in »die natürlichen Pflanzenfamilien« P. 21. »Bei vielen Gattungen entwickelt sich aus dem inneren Integument an den Stellen, wo ein Strang verläuft, eine starke, schon vor der Befruchtung den mächtig entwickelten Embryosack einengende Zellwucherung u. s. w.

Chalaza. Die Verwachsung zwischen dem äusseren Integument geht nicht ganz bis an das Exostom hinan, sodass an der Spitze des Ovulums auch an der Hinterseite ¹⁾ ein verhältnismässig nicht unbeträchtliches Stück des äusseren Integuments vollkommen frei ist.

Das äussere Integument läuft am vorderen Rande des verhältnismässig weiten Exostomes dünn aus, während es am hinteren Exostomrande dick angeschwollen und abgerundet ist ²⁾. Das innere Integument, oben cylinderförmig ausgezogen, endigt stumpf, das Exostom ausfüllend, ohne daraus hervorzuragen. Die also vom inneren Integument allein gebildete Mikrospyle ist nach innen zu sehr eng, auswärts trichterförmig erweitert.

Das äussere Integument ist dicht am etwas zugespitzten Chalazaende, das innere dagegen etwa in halber Höhe des Ovulums inseriert. Ein beträchtlicher, ungefähr halbkugeligter Theil des Nucellus, weiterhin Nucell-Untertheil genannt, grenzt daher unmittelbar an das äussere Integument, und nur der verjüngte Nucell-Obertheil, von der Form eines oben abgerundeten Kegels, wird vom inneren Integument umhüllt.

Das äussere Integument liegt dem inneren, bzw. dem Nucell-Untertheil noch locker an. Das innere Integument dagegen ist

1) Siehe Anmerkung 1 auf P. 15 über die Orientierung der Samenknope.

2) Diese Anschwellung hat ihre Ursache in der beginnenden Entwicklung des Arillus. Dessen Anlage tritt schon vor der Blütenöffnung auf als eine oberflächliche Anschwellung zwischen dem Hilum und dem Exostom, weswegen der hintere Exostomrand dick und abgerundet erscheint. Diese Anschwellung erweitert sich dann zunächst um das Hilum herum und hierauf, erst nach der Blütenöffnung, über den ganzen Exostomrand (Vergl. 11 u. 12; XXI). Ist letzteres geschehen, so ist sie an der Hinterseite der Samenknope bereits zu einer nach unten umgebogenen Kappe herangewachsen (3, 12; XXI), welche Ausbildung sie alsbald auch in ihrer ganzen Ausdehnung erlangt. Sie erscheint alsdann auf dem Symmetrieschnitt der Samenknope an der Vorderseite als der nach unten umgebogene Rand des äusseren Integuments (4, XXI). Die so gebildete Kappe wächst dann sehr schnell zu einer tief zerschlitzten, die ganze Samenknope umgebenden Hülle heran (5, XXI).

Die dem Exostom entsprechende anfangs kreisförmige Öffnung des Arillus wird allmählich immer mehr von den Seiten her eingeengt (14a, XXI) und schliesslich völlig geschlossen. Im Reifezustand findet man an ihrer Stelle höchstens noch eine längliche flache Einsenkung.

Näheres über den Arillus findet man in meiner weiter oben erwähnten Dissertation, in der auch die vorhandene Literatur berücksichtigt ist.

mit dem Nucell-Obertheil bis auf dessen abgerundete Spitze fest verwachsen.

Der Embryosack, von der Form einer dickbauchigen Flasche, liegt, noch allseitig von einer nicht unbeträchtlichen Nucellgewebsschicht umgeben, unten etwa in der Höhe der Insertion des inneren Integuments abschliessend, mit dem Halstheil der Mikropyle zugewandt im Nucellobertheil. Er zeigt einen protoplasmatischen Wandbeleg und einen sehr grossen secundären Kern.

Für das Verständnis der weiteren Entwicklung, namentlich in Bezug auf die Rumination, bedarf es der Kenntniss der folgenden Differenzierung des Nucellus und inneren Integuments in Meristem und Dauergewebe, welche bald nach der Blütenöffnung sehr deutlich zu Tage tritt (2, XXI):

Es wird fast das ganze Gewebe des inneren Integuments und des Nucell-Obertheils zu Dauergewebe. Nur an der Basis dieser beiden Theile des Ovulums und zwar im Integument an der Innenseite, im Nucelltheil an der Aussenseite, bleibt eine schwache, nach oben sich schnell auskeilende Zellschicht meristematisch. Im Nucell-Untertheil wird eine äussere, an das äussere Integument grenzende, und eine innere, an den Embryosack stossende Schicht zu Dauergewebe, während die dazwischen liegende Partie, die ganze innere Masse des Nucell-Untertheils, meristematisch bleibt. Dabei bildet die äussere Dauergewebsschicht die Fortsetzung derjenigen im inneren Integument, die innere derjenigen im Nucell-Obertheil. An der Chalaza geht das Meristem allmählich in das Raphegefässbündel über.

Der Embryosack, nach dem eben gesagten ringsum von Dauergewebe umgeben, wächst nun unter allmählicher Aufzehrung der an ihm grenzenden Zellen, welche durch starke Wandverquellung ihre beginnende Zerstörung bekunden. Seine ursprüngliche Form geht dabei allmählich verloren. Nachdem er sich in dieser Weise erweitert, ist an ihm, ebenso wie bei dem Embryosack des Palmenovulums eine eigene Zellulosewand nicht nachzuweisen, doch muss ich auch hier deren Fehlen oder Vorhandensein in Zweifel lassen.

Die weitere Entwicklung des inneren Integuments, des Nucellus und des Embryosackes ist nun folgende:

Das Meristem giebt nach innen und aussen stets neues Dauergewebe ab. Das nach aussen abgegebene bleibt erhalten, um an der Bildung der Testa theil zu nehmen, das nach innen erzeugte dagegen dient zur Ernährung des Embryosackes, nachdem die Zellen, welche bei der Gewebedifferenzierung innerhalb des Meristems schon vorhanden waren, aufgezehrt sind.

Da, wo das ursprüngliche Gewebe nicht durch die Thätigkeit des Meristems durch Aufopferung neu gebildeter Zellen vor den Angriffen des Embryosackes geschützt wird, also in der oberen Partie des Nucell-Obertheils, muss dasselbe nach und nach völlig resorbiert werden. So grenzt denn auch das Endosperm bzw. der Embryo im reifen Samen unmittelbar an das innere Integument.

Infolge der energischen Thätigkeit des Meristems findet im Nucell-Untertheil, sowie in der Basis des Obertheils und inneren Integuments sehr starkes Wachstum statt, an welchem das äussere Dauergewebe durch tangentialen Zellvergrösserung Theil nimmt.

In der Basis des Nucell-Obertheils und inneren Integuments erfolgt dies Wachstum fast nur in der Querrichtung des Ovulums. Dadurch kommt es, dass der Nucell-Obertheil seine Form allmählich sehr ändert, dass nämlich seine Basis ausserordentlich verbreitert wird, während seine Höhe nur wenig zunimmt, wodurch der von ihm gebildete Kegel immer stumpfer wird. Ausserdem erleidet er etwas oberhalb seiner Basis eine Einschnürung, sodass seine Profillinien nach aussen concav ausgeschweift erscheinen (Vergl. 2, 3, 4, 5; XXI).

Der Nucell-Untertheil wächst sowohl in der Längs-, als auch in der Querrichtung des Ovulums beträchtlich, doch überwiegt das Längenwachstum dem Breitenwachstum sehr bedeutend.

Sein grösster Querdurchmesser, anfangs an seiner oberen Grenze gelegen, wird allmählich nach unten verschoben und zwar so, dass sich derselbe immer etwa in halber Höhe des Ovulums befindet.

Der Embryosack erweitert sich nach allen Richtungen ziemlich stark, doch entsprechend dem Wachstum des Nucell-Untertheils in der Längsrichtung des Ovulums stärker als in der Querrichtung. Er tritt, anfangs im Nucell-Obertheil allein gelegen, allmählich in den Untertheil ein. Dabei wird das Meristem, anfangs, wie erwähnt, das ganze Innere des Nucell-Untertheils einnehmend, allmählich auf eine verhältnismässig dünne Lage eingeschränkt, welche mit der Oberfläche des Embryosackes und zunächst auch mit der des Nucellus ungefähr parallel läuft (4, XXI).

Das bei der Gewebsdifferenzierung nach aussen von dem Meristem schon vorhandene Dauergewebe, das weiterhin primäres äusseres Dauergewebe genannt sein mag, zeichnet sich vor dem erst durch das Meristem nach aussen erzeugten, dem secundären äusseren Dauergewebe, nicht nur anfangs, sondern auch noch beim reifen Samen durch grössere Dimensionen seiner Zellen aus. Es besteht aus einem Parenchym, das aussen von einer Lage lückenlos aneinanderschliessender Subepidermalzellen und einer Epidermis bekleidet ist, und das ungefähr mit dem Gewebe des inneren Integuments, soweit dieses nicht zunächst noch meristematisch bleibt, sowohl anfangs, als auch bei der weiteren Entwicklung übereinstimmt.

Das secundäre äussere Dauergewebe sondert sich zunächst in ein reich verzweigtes System von annähernd tangentialen, aber in willigen Linien bald höher bald tiefer verlaufenden hier und da anastomosierenden Gefässbündeln, dessen Hauptstämme an der Chalaza an das Raphegefässbündel anschliessend nahezu in der Richtung der Längsachse der Samenknospe verlaufen, und dessen oberen Endigungen eben in das innere Integument hineinreichen. Mit der weiteren Entwicklung treten dann in ihm, jedoch nur soweit es dem Nucell-Untertheil angehört, also nur unterhalb der Insertion des inneren Integuments, durch local stärkeres Dickenwachstum nach innen gerichtete Vorsprünge auf, denen Einstülpungen der Meristemschicht, des inneren Dauergewebes und der Oberfläche des Embryosackes entsprechen (5, 6; XXI).

Diese Vorsprünge, die Anfänge der Ruminationsfortsätze, stehen zu den Gefässbündeln des Nucellus in derselben Beziehung, wie die Testafortsätze der die zweite Ruminationsart zeigenden Palmen zu den Gefässbündeln des Integuments. Sie entstehen gleichfalls da, wo ein Gefässbündel verläuft, und sie nehmen auch meist die Form von Platten an, deren Insertionslinien mit den betreffenden Gefässbündeln zusammenfallen, und die in derselben Weise, wie diese Gefässbündel anastomosieren. In ihnen treten neben kleinzelligem Parenchym und grösseren rundlichen Zellen, die im Reifezustand im wesentlichen ätherisches Öl enthalten, Gefässbündel auf, welche nahezu radial verlaufen und an die tangentialen ansetzen.

Nach dem Auftreten dieser Vorsprünge erfolgt die Resorption der inneren Dauergewebiszellen durch den Embryosack in der Weise, dass dieser immer überall gleichen Abstand von der ringsum gleich starken Meristemschicht hat, sodass der unregelmässigen inneren Oberfläche des secundären äusseren Dauergewebes Windungen der Meristemschicht, des inneren Dauergewebes und der Embryosackoberfläche ziemlich genau entsprechen (5, 6; XXI).

Hat das Ovulum nahezu seine definitive Grösse erlangt, so erlischt allmählich zunächst die producierende Thätigkeit des Meristems und bald auch die resorbierende des Embryosackes. Am reifen Samen befindet sich zwischen dem Endosperm und der die Vorsprünge zeigenden Schicht der Testa eine dünne Lage von bis zur Unkenntlichkeit deformierten Zellen.

Die Vorsprünge des secundären äusseren Dauergewebes haben sehr unregelmässige Gestalt. Sie sind häufig wellig gewunden und dringen nicht überall gleichmässig weit vor, sondern lösen sich in einzelne, in der Richtung der zugehörigen tangentialen Gefässbündel in Reihen angeordnete, unregelmässig gestaltete Theilfortsätze auf. Ihre Endigungen dringen in der unteren Region des Samens oft bis über die Mitte vor, sodass sie sich, von unten und von den Seiten kommend, zwischen einander schieben.

Zur Feststellung der Endospermentwicklung reichte das vor-

handene Material leider nicht aus. Ich muss mich hierüber auf wenige Angaben beschränken:

Die auf das Ausgangsstadium folgenden Ovula zeigen im Embryosack einen protoplasmatischen Wandbeleg mit zahlreichen Kernen. Weiterhin (6, XXI) treten in diesem Wandbeleg zahlreiche Vacuolen auf, welche so gleichmässig entwickelt und von so dünnen Plasmalamellen getrennt sind, dass das Ganze zelliges Aussehen hat. Die Kerne liegen alsdann in Anschwellungen der Plasmalamellen.

Durch gleichzeitige Vermehrung der Vacuolen und immer stärker erfolgende Einstülpung der Embryosackoberfläche wird der innere Hohlraum mehr und mehr verkleinert. In welcher Weise die Bildung der Endospermzellen geschieht, habe ich leider nicht feststellen können. Wahrscheinlich findet sie aber sehr schnell und überall gleichzeitig statt; denn von zwei an Grösse und in Bezug auf die sonstige Ausbildung nicht sehr verschiedenen Samenknospen liess die eine noch keine Zellwände im Embryosack nachweisen, während dieselben bei der anderen unzweifelhaft zu erkennen waren. Vermuthlich werden die Zellulosewände gleichzeitig innerhalb der die Vacuolen bildenden Plasmalamellen abgeschieden, sodass aus jeder Vacuole eine Zelle hervorgeht, ein Verhalten, das nach Hegelmaier¹⁾ bei einigen Caprifoliaceen statt hat.

Eine genaue Beschreibung des reifen Endosperms liegt zu weit von dem Plane dieser Arbeit ab. Ich beschränke mich darüber auf folgende Angaben (20, XX; 10, XXI):

Auf den Schnitten des Endospermkörpers erkennt man makroskopisch unregelmässige, hier und da in sich selbst zurücklaufende Linien. An dem Alkoholmaterial erscheinen dieselben bei auffallendem Lichte dunkler, bei durchfallendem heller als die Umgebung; an den käuflichen Muskatnüssen sind sie weniger stark gefärbt als das benachbarte Gewebe. Die Zellen, von denen sie gebildet werden, unterscheiden sich von den übrigen Endospermzellen, abgesehen von sonstigen Abweichun-

1) Hegelmaier, Zur Entwicklungsgesch. endospermat. Gewebekörper, Bot. Zeitg. 1886. P. 532 u. f.

gen bezüglich des hier nicht weiter zu behandelnden Inhaltes, dadurch, dass letzterer bei ihnen viel feinkörniger ist.

An der Spitze des Samens gehen sie in weit klaffende Spalten über, in welche die dicken, am Rande aber scharf auslaufenden, zu einem welligen Becher vereinigten Kolyledonen wie Keile eingeschoben erscheinen. Ihre Entwicklung liess sich leider an dem vorhandenen Material nicht feststellen, doch liegt die Annahme nahe, dass sie die Schnitte einer vielfach gewundenen Fläche sind, welche sich da befindet, wo der Verschluss des allmählich auf eine enge unregelmässige Spalte eingengten Hohlraumes im Inneren des Endospermes erfolgte.

Auch von der Rumination abgesehen zeigt die Samentesta einen sehr eigenthümlichen, complicierten Bau, auf welchen jetzt einzugehen ist.

Es sind an der Testa zunächst, schon makroskopisch, drei verschiedene Schichten zu unterscheiden (20, XX; 7, XXI), die als Aussen-, Mittel- und Innenschicht bezeichnet sein mögen. Von diesen soll zunächst die Mittelschicht betrachtet werden, da sich darnach die Abgrenzung der beiden anderen von selbst ergibt.

Die *Mittelschicht* besteht aus drei, an einem kleinen Gebiet in der unteren Region des Samens aus vier, im allgemeinen nur eine Zelle starken Lagen, deren Elemente seitlich lückenlos aneinanderschliessen und eine eigenthümliche, die Stärke der Testa hauptsächlich bedingende Ausbildung erfahren haben.

Sie entwickelt sich nur aus epidermalen und subepidermalen Zellen und zwar aus der ganzen Epidermis, welche die Spalte zwischen dem äusseren Integument einerseits und dem inneren Integument bzw. dem Nucell-Untertheil andererseits auskleidet, und ferner mit Ausschluss einer gewissen Strecke aus den zugehörigen Subepidermalzellen.

Es sind an ihr drei verschiedene Zellformen zu unterscheiden, die als Faserzellen, Haupt-Palissaden und Neben-Palissaden bezeichnet werden können und die je eine, im allgemeinen nur eine Zelle starke Lage bilden: die Faser-, Hauptpalissaden- und Nebenpalissaden-Lage.

Die Faserlage, überall nur eine Zelle stark, besteht aus tangential und gewöhnlich annähernd longitudinal gestreckten, in radialer Richtung etwas abgeplatteten faserförmigen Zellen, deren Wände stark verdickt und seitlich mit zahlreichen aussen erweiterten Tüpfelkanälen durchsetzt sind. Nur hier und da sind die tangentialen Durchmesser ihrer Elemente weniger von einander verschieden, sodass dann an die Stelle der Faserform Plattenform tritt.

Die Hauptpalissadenlage, gleichfalls überall nur eine Zelle stark, besteht aus äusserst langen und dünnen, prismatischen, palissadenartig neben einander stehenden Zellen, welche äusserst starke und sehr eigenthümliche, weiter unten zu beschreibende Wandverdickung erfahren haben.

Die Nebenpalissadenlage ist im allgemeinen gleichfalls nur aus einer Lage langer, palissadenartig neben einander stehender, prismatischer Zellen gebildet. Ihre Elemente sind jedoch bei weitem nicht so lang als die Hauptpalissaden und zeigen nur sehr geringe, gleichmässige Wandverdickung. An einzelnen Stellen überwiegt deren radialer Durchmesser dem tangentialen nur sehr wenig und in einer gewissen Region wird ersterer so gering, dass an Stelle der Palissadenform Plattenform tritt.

Ferner besteht diese Lage hier und da aus zwei oder mehreren übereinander stehenden Zellen, die zusammen etwa so hoch oder niedriger sind, als die benachbarten aus einer einzigen Zelle bestehenden Palissaden, und die zusammen als eine Palissade erscheinen.

Die Vertheilung dieser verschiedenen Zellformen ist nun folgende: (7, XXI).

Den Charakter der Hauptpalissaden und der Faserzellen nehmen die epidermalen Zellen an, und zwar den der Palissaden die Elemente der Epidermis des äusseren Integuments und der des Nucellus in nächster Nähe der Chalaza. Den Charakter der Faserzellen erlangen die Elemente des Nucellus weiter von der Chalaza ab und des inneren Integuments. Es wird demnach die Spalte zwischen dem äusseren Integument und den daran grenzenden Theilen des Samens in der Nähe der Chalaza von

beiden Seiten durch Hauptpalissaden bekleidet, weiter oben aber nur nach aussen von diesen, nach innen dagegen von den Faserzellen.

Den Charakter der Nebenpalissaden erhalten die Elemente der subepidermalen Zellenlage und zwar etwa so weit, als die zugehörige Epidermis die Hauptpalissaden bildet, also nur am äusseren Integument und in der unteren Region des Nucell-Untertheils, nicht weiter oben am letzteren und am inneren Integument, wo sich diese Zellenlage nicht am Aufbau der Mittelschicht betheiligt.

Es besteht also die Mittelschicht in jener unteren Region aus einer inneren und einer äusseren Lage der Nebenpalissaden und aus zwei mittleren Lagen der Hauptpalissaden, weiter nach oben aber aus einer inneren Lage der Faserzellen, einer mittleren der Hauptpalissaden und einer äusseren der Nebenpalissaden.

Der Übergang der Hauptpalissadenlage in die Faserlage findet unter starker Auskeilung der ersteren ziemlich plötzlich statt, sodass die Übergangsregion auf dem Längsschnitt des Samens nur wenige Zellen umfasst.

Die Grenze zwischen der Haupt- und der Nebenpalissadenlage wird nicht von einer gleichmässigen Fläche gebildet, sondern es greifen unregelmässige Erhebungen der einen in entsprechende Vertiefungen der anderen ein. An der Nebenpalissadenlage tritt die wechselnde Stärke um so deutlicher hervor als die kürzeren Zellen einen rothbraunen Inhalt zeigen, während die übrigen farblos sind.

An der Umbiegungsstelle, da, wo die beiden Palissadenlagen vom äusseren Integument auf den Nucellus übergehen, sind die Hauptpalissaden unregelmässig gestaltet, der Biegung entsprechend strahlig angeordnet und mehr oder weniger stark gekrümmt, während hier an die Stelle der prismatischen Nebenpalissaden niedrige, plattenförmige Zellen treten.

Da die Spalte zwischen dem äusseren Integument und dem Nucellus bis nahe an das Chalazaende hinangeht, wird die Mittelschicht hier nur von einer engen Öffnung durchbrochen. Dieselbe, ziemlich kreisrund, wird fast völlig von dem von der

Raphe aus in den Nucellus eintretenden Gefässbündel ausgefüllt.

Die Entwicklung der die Mittelschicht zusammensetzenden Elemente aus den betreffenden epidermalen und subepidermalen Zellen findet in verschiedenen Regionen ungleich schnell statt. Am schnellsten erfolgt sie in der Nachbarschaft der Chalaza, woselbst die Streckung der späteren Palissaden an einem Ovulum von etwa 4 mm. Querdurchmesser schon sehr merklich ist. Von hieraus nimmt die Schnelligkeit der Entwicklung gegen die Spitze des Ovulums hin ab; nur dicht unterhalb der Spitze geschieht die Ausbildung wieder etwas früher als in der mittleren Region zwischen dieser und der Chalaza.

Wie gross der Unterschied in der Schnelligkeit der Entwicklung dieser Zellen ist, geht am besten daraus hervor, dass an einem Ovulum von etwa 18 mm. Querdurchmesser die Hauptpalissaden in der Nähe der Chalaza schon fast ihr definitives Aussehen erlangt haben, während die betreffenden Zellen weiter oben kaum eine Streckung erkennen lassen.

Zwischen den verschieden weit in der Entwicklung vorgeschrittenen Zellen findet ein ganz allmählicher Übergang statt, sodass wir an dem eben genannten Ovulum alle Entwicklungsstadien der drei Zellformen vorfinden.

Über die Entwicklung der Faserzellen ist nichts Näheres zu sagen, da sich dieselbe aus dem fertigen Zustand von selbst ergibt.

Die späteren Hauptpalissaden unterscheiden sich von den späteren Nebenpalissaden anfangs, selbst nach Beginn der Streckung, weder durch beträchtliche Grössenunterschiede, noch durch die Wandbeschaffenheit. Erst dann, wenn die betreffenden Epidermiszellen die subepidermalen bedeutend an Länge übertreffen, zeigen ihre noch sehr dünnen Seitenwände eine feine gleichmässige Wellung. Darauf beginnt die Wandverdickung, die, an den Längswänden lokale Förderung erfahrend, zur Bildung von unregelmässig gestalteten Vorsprüngen führt. Indem sich letztere bei weiterem Wachsthum hier und da begegnen, verschmelzen sie mit einander und bilden einen weithin sich erstreckenden, mit zahlreichen Füßen an der Wand befestigten

centralen Balken. Indem sich dann bei fortschreitender Entwicklung sowohl die Aussenwand, als auch das Balkengerüst mehr und mehr verdickt, wird das Lumen enger und enger, bis es in der fertig ausgebildeten Palissade nur als eine unregelmässig gewundene enge Spalte erhalten bleibt, die sich nur an den Zellenden etwas erweitert.

Auf dem Längsschnitt der Palissaden erscheint diese Spalte als unregelmässige längslaufende Linien, auf dem Querschnitt als eine mehr oder weniger regelmässig gebogene Linie, welche beiderseits frei endigt, oder in sich selbst zurück läuft, je nachdem der Schnitt eine Verbindung zwischen dem centralen Balken und der Aussenwand getroffen hat, oder nicht.

Die Zellen enthalten zahlreiche in den Jugendstadien frei im Lumen liegende verhältnismässig grosse Krystalle von Calciumoxalat. Diese werden bei der Wandverdickung allmählich dermassen eingeklemmt, dass in den ausgebildeten Zellen ihre Form noch zu erkennen, nachdem sie selbst durch Lösung entfernt sind.

Nachdem so die Mittelschicht der Testa beschrieben, ergibt sich vonselbst, woraus die Aussen- und die Innenschicht bestehen.

An der *Innenschicht* ist wieder eine äussere und eine innere Lage zu unterscheiden. Die erstere, frei von Gefässbündeln, entwickelt sich aus dem Gewebe des Nucellus und inneren Integuments soweit es gleich nach der Gewebsdifferenzierung als Dauergewebe ausserhalb des Meristems vorhanden war und weiter oben als primäres äusseres Dauergewebe bezeichnet wurde, mit Ausschluss der Zellen, welche sich am Aufbau der Mittelschicht betheiligen. Ihre Zellen sind im Reifezustand meist stark verdrückt, theils farblos, theils gebräunt.

Die innere Lage, die Gefässbündel enthaltend und die Vorsprünge in den Endospermkörper entsendend, besteht aus dem übrigen noch erhaltenen Gewebe des Nucellus und inneren Integuments. Sie gehört im wesentlichen, soweit sie die Vorsprünge trägt, dem Nucelluntertheil an und nur in einer schmalen ringförmigen Zone etwas unterhalb der Spitze des Samens dem inneren Integument und dem Nucellobertheil.

An der Spitze des Samens selbst, wo das Endosperm bezw. der Embryo direkt an das innere Integument stösst und die Mittelschicht der Testa nur von letzterem gebildet wird, sind natürlich zwei so scharf gesonderte Lagen nicht zu unterscheiden.

Die *Aussenschicht* der Testa, hervorgegangen aus der Raphe und dem äusseren Integument mit Ausnahme der sich an der Mittelschicht beteiligenden Zellen, besteht zu äusserst aus einer einfachen Lage kurz prismatischer oder dick plattenförmiger Zellen, der äusseren Epidermis, nach innen schliesst sie sich an die Nebenpalissadenlage der Mittelschicht an mit einer einfachen Lage von radial gestellten, seitlich lückenlos verbundenen prismatischen Zellen, die den Nebenpalissaden ähnlich sehen, aber bedeutend kürzer sind. Das dazwischen liegende lockere Parenchym zeigt Zellen, die in radialer Richtung etwas abgeplattet, theils farblos, theils mit rothbraunem Inhalt versehen, sind. Diese letzteren, gebräunten Zellen sind meist zu tangential gestellten plattenförmigen Gruppen angeordnet.

Dieses Parenchym wird durchzogen von einem Gefässbündelsystem, bestehend aus einem sehr starken, gerade abwärts verlaufenden Strange, dem der Raphe, und aus zahlreichen an diesen in verschiedener Höhe ansetzenden, reich verästelten Zweigen, welche das an der Samenoberfläche sichtbare Adernetz bilden.

Diese Gefässbündel, mit Ausnahme desjenigen der Raphe, das, wie erwähnt, schon in unserem Ausgangsstadium vorhanden, entwickeln sich etwa gleichzeitig mit denen im Nucellus ¹⁾.

Trocknet der so kompliziert gebaute reife Same aus, so sondert er sich durch Zerreißen des äusseren Gewebes der Innen-

1) Der Bau der Testa ist, soweit er sich aus dem Querschnitt des Samens ergibt, in Berg's anatomischem Atlas zur pharmaceutischen Waarenkunde (1865. Seite 95. Taf. XXXXVIII) ziemlich genau beschrieben. Was ich hier als Aussenschicht bezeichne, ist dort die äussere Schicht, die Nebenpalissadenlage die mittlere, die Hauptpalissadenlage die innere Schicht der Testa, während das von mir als Innenschicht bezeichnete Gewebe innere Samenhaut benannt wird. Die Faserlage ist zwar in den Abbildungen eingezeichnet, wird jedoch im Text nicht erwähnt.

schicht in einen Kern und eine Hülle. Durchsägt man einen solchen ausgetrockneten Samen vorsichtig, so erkennt man, dass der Kern noch an der Basis und an der Spitze mit der Hülle in Verbindung steht, dort durch das die Aussenschicht mit der Innenschicht verbindende Gefässbündel, hier durch die cylinderförmig ausgezogene Spitze des inneren Integuments, welche eng von dem aus Hauptpalissaden gebildeten Exostomrande umschlossen und damit fest verwachsen ist.

Die von der Hülle befreiten Kerne liefern, wie bekannt, die als Gewürz in den Handel kommenden Muskatnüsse (8, 9, 10; XXI). Diese zeigen bis auf ein geringes an ihrer Spitze befindliches Gebiet zahlreiche vorherrschend längslaufende Furchen, dadurch entstanden, dass infolge der Austrocknung die Oberfläche an den Insertionslinien der Ruminationsvorsprünge eingesunken ist. Diese Furchen zeigen somit den Verlauf der Insertionslinien jener Vorsprünge sowohl, als auch den der Gefässbündel an, während das von Furchen freie Feld angiebt, wie weit die Innenschicht der Testa von Vorsprüngen und Gefässbündeln frei ist und wie weit also etwa das innere Integument sich erstreckt. Dabei kann der Umstand, dass die Gefässbündel in das Integument eintreten, also noch etwas weiter nach oben reichen als das die Vorsprünge zeigende Gebiet, vollständig vernachlässigt werden, da das die Gefässbündel enthaltende untere Gebiet des Integuments im Vergleich zu dessen ganzer Ausdehnung so unbedeutend ist, dass man für diese makroskopische Betrachtung annehmen kann, die Gefässbündel endigen etwa in der Höhe der Insertion des inneren Integuments.

In der Mitte des von Furchen freien Feldes, da wo das Zerreißen des oberen Theiles des inneren Integuments beim Sondern des Kerns von der Hülle erfolgte, zeigt ein dunkler, sich von der hellen Umgebung scharf absetzender Fleck die Lage der Mikropyle an.

An der Basis der Muskatnuss befindet sich eine rundliche grubenförmige Einsenkung, dadurch entstanden, dass das Zerreißen der Innenschicht der Testa dicht unterhalb der durch die hier doppelt vorhandene Haupt-Palissaden-Lage verstärkten

Mittelschicht erfolgt, sodass sie gleichsam den Abdruck dieser Verstärkung bildet. In ihrer Mitte zeigt sich die Abrissstelle des an der Chalaza in den Nucellus eintretenden Gefässbündels.

Das zur Untersuchung benutzte Material aus der Familie der *Anonaceen* ¹⁾ bestand aus mehreren Entwicklungsstadien der Frucht von *Uvaria Lowii*, einem jüngeren Fruchtstadium und reifen Früchten von *Melodorum latifolium*, reifen Früchten von *Melodorum Bankanum*, zwei Fruchtstadien von *Alphonsea cerasensis*, fast reifen Früchten von *Anona reticulata* und *quamosa*, reifen Samen von *Anona squamosa* und endlich reifen und fast reifen Früchten von *Artabotrys Blumii*. Die reifen Samen von *Anona squamosa* waren trocken aufbewahrt, alles Übrige in starkem Alkohol.

Das Material von *Uvaria Lowii* liefert schon allein fast vollkommen genügenden Aufschluss über die Entwicklung der Rumination. Wir wollen daher die Entwicklung an dieser Form verfolgen, um die anderen nur hier und da zur Ausfüllung von Lücken und am Schluss zum Vergleich herbeizuziehen.

Das Gynäceum von *Uvaria Lowii* besteht aus zahlreichen isolierten, schliesslich gestielten Carpellen, welche je eine Reihe an der Nathseite inserierter Ovula tragen. Diese letzteren stehen anfangs ungetrennt dicht übereinander. Später jedoch werden sie durch zwischen ihnen erfolgende Verengungen des Pericarps von einander getrennt, und es nehmen die Carpelle alsdann Perlschurform an. Dabei erhalten die Samenknospen länglich runde Gestalt, liegen der Länge nach im Pericarp und sind unten inseriert.

Die Samenknospe ist anatrop und besitzt zwei Integumente. Das innere ragt mit seinem verdickten Rande weit aus dem

1) Literatur: Michel-Félix Dunal, *Monographie des Anonacées*. 1817. Baillon, *Mémoire sur la fam. des Anonacées*, *Adansonia VIII* und *Hist. pl. I. Pag. 193 fl.*, Eichler, *Blüthendiagramme*, 1878, II. Pag. 146 u. 147.

Exostom hervor und besteht, soweit es vom äusseren umschlossen, sowohl anfangs, als auch später, nur aus zwei Zellenlagen.

Die jüngsten Samenknospen, noch geschlossenen Blüthen entnommen, sind noch vollkommen meristematisch, lassen noch nichts von den Anfängen der Rumination erkennen und können für unsere Betrachtungen völlig unberücksichtigt bleiben.

Das Ovulum entwickelt ein einziges Gefässbündel, welches in der Raphe abwärts ¹⁾ und an der anderen Seite im äusseren Integument wieder aufwärts verläuft (7, 9; XXII). Die aufsteigende Strecke liegt dabei der absteigenden nicht genau diametral gegenüber, sondern ist etwas seitlich verschoben, sodass der durch beide Strecken gehende Längsschnitt das Ovulum nicht genau symmetrisch halbiert.

Zunächst ist die aufsteigende Strecke natürlich bedeutend schwächer, als die absteigende, später jedoch ist sie von ihr nicht zu unterscheiden, wozu noch kommt, dass das Gewebe in der Nachbarschaft des Gefässbündels an beiden Seiten in gleicher Weise entwickelt wird.

Deshalb ist schliesslich sehr schwer, nur an der Insertion, festzustellen, an welcher Seite sich die Raphe befindet, und es ergibt sich, wenn man die Insertion unberücksichtigt lässt, schliesslich eine wirkliche Symmetrieebene, welche die längs durch das Gefässbündel gehende Ebene rechtwinklich schneidet.

Eine sehr merkwürdige, für das Verständnis der weiteren Entwicklung wichtige Thatsache ist, dass in der längs durch das Gefässbündel gehenden Zone mit Ausschluss der äussersten Spitze des Ovulums zwischen dem äusseren und inneren Integument sowohl, als auch zwischen dem letzteren und dem Nucellus eine so innige Verschmelzung eintritt, dass nicht mit Sicherheit entschieden werden kann, welche Zellenlagen hier den einzelnen dieser drei Theile des Ovulums angehören.

An dem durch diese Verwachsungszone, wie wir sie weiterhin der Kürze wegen nennen wollen, geführten Längsschnitt sind

1) Siehe über die Orientierung der Samenknospe. Anm. auf Seite 15.

die Integumente und der Nucellus nur an der äussersten Spitze zu unterscheiden, und ein solcher Schnitt (7, 9; XXII) für sich allein betrachtet gewährt den Eindruck, als ob die grösste Masse der Samenknospe nur aus dem Nucellus bestände, an dessen äusserster Spitze zwei sehr kurze Integumente inseriert sind. Längsschnitte jedoch, welche diese Zone kreuzen (11, 12; XXII) oder dazu parallel gehen, sowie Querschnitte (4, XXII) zeigen, dass die Spalte, sowohl zwischen den beiden Integumenten, als auch zwischen dem inneren Integument und dem Nucellus bis nahe an die untere Spitze der Samenknospe hinangeht, und nur in jener Zone Verwachsung eingetreten ist.

Die Erkennung dieser Verwachsung ist wichtig zum Verständniss der eigenthümlichen Anordnung der Testafortsätze.

Die Anfänge derselben sind an der zweitältesten Samenknospe, einer solchen von noch nicht 1 mm. Querdurchmesser zu erkennen. Das äussere Integument zeigt nämlich zu dieser Zeit durch localisierte Wucherung des Grundgewebes entstandene nach innen vorspringende Höcker, denen Einstülpungen des dünnen inneren Integuments und der äusseren Zellenlagen des Nucellus entsprechen (4, 11, 12, 2; XXII).

Für die Anordnung dieser Höcker ergibt sich folgendes Schema, bei welchem die geringe seitliche Verschiebung der aufsteigenden Gefässbündelstrecke der einfacheren Darstellung wegen unberücksichtigt bleiben und die Samenknospe so aufgefasst werden soll, als besässe sie wirklich zwei Symmetrieebenen.

Die Vorsprünge stehen in vier nach den Quadranten eines Kreises angeordneten Vertikalreihen übereinander. Einer der diese Quadranten abtheilenden Kreisdurchmesser liegt in der längs durch das Gefässbündel gehenden Ebene. Innerhalb der Reihen folgen die Höcker in nahezu gleichen Abständen aufeinander, und je vier von ihnen, je einer der vier Reihen angehörig, liegen annähernd in gleicher Höhe. Seitlich treten sie einerseits bis an die Verwachsungszone hinan und gehen andererseits, sich plötzlich verflachend, je zwei verschiedenen Reihen angehörig, in einander über.

Diese Anordnung ist zwar anfangs nur schwer zu erkennen,

wird jedoch bei fortschreitender Entwicklung immer deutlicher und fällt schliesslich sehr in die Augen.

Diese Vorsprünge entwickeln sich allmählich zu nahezu ebenen, hier und da gabelig getheilten Platten, welche nahezu rechtwinklig zur Oberfläche der Samenknospe stehen und deren Insertionslinien annähernd horizontal verlaufen. Demgemäss stehen sie in einer ziemlich beträchtlichen mittleren Region, in der die Krümmung der Samenoberfläche nur sehr gering ist, zu einander nahezu parallel und horizontal, weichen dagegen an der Basis und an der Spitze des Samens, mehr oder weniger von der horizontalen Richtung ab (14, 3, 1; XXII).

Was den Umriss anbetrifft, so ist eine solche Platte nach dem Inneren der Samenknospe zu anfangs von einem flachen Bogen umgrenzt, nimmt jedoch später allmählich die Form eines am Centriwinkel abgerundeten Kreisquadranten an, sodass dann der von vier in gleicher Höhe liegenden Vorsprüngen im Innern des Ovulums frei gelassene Raum die Gestalt eines Kreuzes zeigt (5, XXI).

Die Platten sind im Vergleich zu ihrer Flächenausdehnung sehr dünn, meist nur drei Zellen stark. Ihre Elemente erfahren dieselbe Ausbildung, wie die entsprechenden der peripheren Partie des äusseren Integuments. Zwar sind die ältesten vorhandenen Samenknospen von *Uvaria Lowii* noch nicht soweit entwickelt, um letzteres daran feststellen zu können, indem hier die Zellen der Vorsprünge noch zartwandig sind, während die der peripheren Partie des äusseren Integuments schon fast ihre entgültige Entwicklung erlangt haben, doch ist ein Übergang von jenen zu diesen bemerklich, und in den untersuchten reifen Samen anderer Anonaceen findet die Übereinstimmung thatsächlich statt.

Bei allen untersuchten Formen nehmen die Grundgewebszellen des äusseren Integuments, auch die der Vorsprünge, die Form von Sklerenchymfasern an. Dieselben können in der peripheren Partie an stärkeren Stellen der Testa mit ihrer Längsachse radiale oder beliebige andere Richtung einnehmen, sonst aber sind sie tangential gelagert, oft schichtweise in ihrer

Richtung wechselnd. In den Ruminationsplatten sind sie natürlich deren Fläche nach gestreckt.

Wie aus der beschriebenen Anordnung der Ruminationsplatten hervorgeht, unterbleibt deren Bildung in der Verwachsungszone, doch findet auch hier eine Gewebswucherung im äusseren Integument statt, nämlich eine solche, dass dadurch ein kielartig nach innen vorspringender, die Samenknospe der Länge nach umziehender Ring entsteht (5, XXII) welcher zu vergleichen ist mit den weiter oben beschriebenen leistenförmigen Ruminationsvorsprüngen gewisser Palmenformen.

Das durch die Vorsprünge des äusseren Integumentes eingefaltete innere Integument bleibt, wie schon erwähnt, bis auf seine verdickte, aus dem Exostom hervorragende Spitze stets nur zwei Zellenlagen stark. Soweit es zwischen dem äusseren Integument und dem Nucellus eingeklemmt ist, erleiden seine Zellen zwar ziemlich beträchtliche Tangentialstreckung, doch sonst kein erhebliches Wachstum und ferner auch keine bemerkbare Wandverdickung.

Seine Zellgrenzen sind hier mit fortschreitender Entwicklung immer undeutlicher zu erkennen, es erscheint hier bei schwacher Vergrösserung immer mehr nur als ein schmaler, heller, das äussere Integument vom Nucellus trennender Streifen (15, 8, 10; XXII), und es ist sehr wahrscheinlich, dass es hier vor der Samenreife völlig verdrückt und zerstört wird. An dem ältesten untersuchten Ovulum von *Uvaria Lowii* ist es zwar in seiner ganzen Ausdehnung noch erkennbar, doch konnte ich es an den reifen Samen anderer Anonaceenformen, die, was das innere Integument anbetrifft, im Wesentlichen mit *Uvaria Lowii* übereinstimmen, nirgends mehr zwischen dem äusseren Integument und dem Nucellus mit Sicherheit nachweisen.

Das Nucellgewebe erleidet eine sehr eigenthümliche Entwicklung. Es besteht zur Zeit, wo die Integumentvorsprünge nur erst als schwache Buckel zu erkennen sind (2, XXI), zu äusserst aus zwei Lagen meristematischer Zellen. Dieselben unterscheiden sich von dem inneren, stärkereichen Gewebe sehr scharf

durch die geringe Grösse, die regelmässige Gestalt, die zarteren Wände und den Plasmareichthum ihrer Elemente, stehen mit demselben jedoch zum Unterschied von später noch durch gemeinsame Wände in innigem Zusammenhange.

In dem von dem inneren Nucellgewebe umhüllten Embryosack ist schon die Bildung von Endospermzellen erfolgt und zwar merkwürdigerweise nicht durch s. g. freie Zellbildung, sondern durch gewöhnliche Zelltheilung.

Das junge Endosperm besteht zu dieser Zeit aus einem äusserst dünnen, fast den ganzen Nucellus der Länge nach durchsetzenden Cylinder, welcher durch mehrere Querwände in übereinander stehende Zellen zerlegt ist.

Die Weiterentwicklung dieses Endosperms geschieht zunächst äusserst langsam, und wir können dasselbe vorerst unberücksichtigt lassen, um erst die eigenthümliche Ausbildung des Nucellgewebes zu verfolgen.

Die äusseren beiden, in unserem zweiten Stadium noch meristematischen Lagen des Nucellus, die wir weiterhin secundäres Nucellgewebe nennen wollen, entwickeln sich auf Kosten des als primäres Nucellgewebe zu bezeichnenden inneren Gewebes.

Die Elemente der äusseren Lage des secundären Nucellgewebes entwickeln sich allmählich zu tangential gestreckten Zellen, deren Wände nur sehr geringe Verdickung erfahren, schliesslich cutisirt werden und beim reifen Samen alle erhalten bleiben. Die Zellen der inneren Lage aber erfahren allmählich allseitige starke Vergrösserung, bleiben meist äusserst dünnwandig und werden dann vor der Samenreife resorbiert und nur zum geringeren Theil erfahren sie, sich in Secretzellen verwandelnd stärkere, gleichmässige Verdickung und Catisierung ihrer Wände, indem sie sich zugleich durch regelmässigeren etwa kugelförmigen Gestalt auszeichnen (15, XXII).

Dass die Entwicklung dieses secundären Nucellgewebes auf Kosten des primären erfolgt, geht daraus hervor, dass der Zusammenhang zwischen beiden bald aufhört und die Oberfläche des letzteren bald von undeutlichen Membranresten zerstörter

Zellen gebildet wird, von denen sich die innere Lage des secundären Gewebes sehr scharf absetzt (15, XXII).

Indem die Integumentvorsprünge unter immer stärkerer Ausprägung der Plattenform weiter vordringen, wird das zwischen je zwei übereinanderstehenden gelegene primäre Nucellgewebe allmählich vollkommen resorbiert, sodass dann die Zellen der inneren Lage des secundären Nucellgewebes in der Mitte zwischen je zwei Vorsprüngen zusammenstossen (14, 15, XXII).

Zwar folgt bei *Uvaria Lowii* auf das Stadium, in welchem die Vorsprünge noch niedrige Buckel bilden und in dem die Resorption der primären Nucelluszellen noch nicht begonnen hat, gleich ein solches, in welchem die Vorsprünge schon die definitive Plattenform zeigen und die Resorption des zwischen ihnen befindlichen primären Nucellgewebes schon vollendet ist. Doch lässt sich hier ein Stadium von *Melodorum latifolium* einschieben, dessen Ovulum bis auf unwesentliche, später zu besprechende Punkte mit dem von *Uvaria Lowii* übereinstimmt.

In diesem Stadium ist hier und da das secundäre Nucellgewebe noch zwischen den Vorsprüngen vorhanden, hier und da nur noch in Form undeutlicher Reste in Resorption begriffener Zellen, an anderen Stellen aber schliessen die Elemente der inneren Lage des secundären Nucellgewebes schon eng zusammen.

Die Zellen der äusseren Lage des secundären Nucellgewebes sind hier zwar schon etwas grösser, als die der inneren Lage, doch ist von ihrer definitiven Ausbildung, vor allem von ihrer verschiedenartigen Entwicklung noch nichts zu erkennen.

An dem folgenden Stadium von *Uvaria Lowii* dagegen sind die Zellen der inneren Lage schon sehr beträchtlich grösser, als die der äusseren, und man kann auch schon die späteren Secretzellen von den ihnen ursprünglich gleichwerthigen Elementen unterscheiden. Dass aber auch hier das Zusammenschliessen der Zellen der inneren Lage des secundären Nucellgewebes schon vor ihrer starken Vergrösserung erfolgt, ist wohl nach dem, was wir bei *Melodorum latifolium* gesehen, anzunehmen.

Zu dieser starken Vergrösserung ist ein beträchtliches Auseinanderrücken der Integumentplatten durch entsprechendes

Wachsthum des Ovulums nöthig. So sehen wir denn auch, dass, während das älteste Ovulum, an dem die Resorption des primären Nucellgewebes noch nicht begonnen, einen Querdurchmesser von höchstens 1 mm., das demnächst folgende schon einen solchen von etwa 3 mm. hat.

In diesem letzteren Stadium (14, 15; XXI) hat das Endosperm noch die Form eines langen, dünnen Cylinders, der sich höchstens im gleichen Verhältnis, wie das Ovulum erweitert hat, und an dem sich neben den jetzt zahlreicheren Querwänden in den einzelnen Stockwerken auch Längswände zeigen. Eine Beschleunigung seiner Entwicklung findet erst statt, nachdem das Ovulum beinahe bis zur Samengrösse herangewachsen ist. So besteht es in dem nächst älteren Ovulum, einem solchen von etwa 5 mm. Querdurchmesser, von dem ältesten vorhandenen an Grösse kaum zu unterscheiden (3, 8; XXI), aus einem noch dünnen lang gestreckten zarten Gewebskörper von unregelmässiger Oberfläche, auf dessen Längsschnitten sich an stärkeren, ohne bedeutende Knickung durchgehenden Querlinien einzelne Stockwerke unterscheiden lassen, wahrscheinlich hervorgegangen aus je einer der vor dem Auftreten von Längswänden vorhandenen Zellen.

An dem ältesten vorhandenen Ovulum (1, 5, 10; XXII), von höchstens 6 mm. Querdurchmesser, nach der vorgeschrittenen Ausbildung der peripheren Partie der Testa zu schliessen, ungefähr von der Grösse des reifen Samens, bildet das Endosperm einen zarten Gewebskörper, welcher nicht nur den früheren Raum des jetzt verschwundenen primären Nucellgewebes einnimmt, sondern sich auch mit lappenförmigen Ausläufern zwischen den Integumentplatten befindet, indem auch ein beträchtlicher Theil der dünnwandigen Zellen der inneren Lage des secundären Nucellgewebes zerstört ist.

Von der Zerstörung sind ausgenommen die übrigen Zellen dieses Gewebes, also die ganze äussere Lage und die zu Secretzellen entwickelten Elemente der inneren Lage, denen das Endosperm sich an den am weitesten nach innen gelegenen Stellen schon eng anschmiegt, ohne dass ein Anzeichen beginnender

Resorption an ihnen zu erkennen. Es ist somit auch ohne Herbeiziehung anderen Materials anzunehmen, dass vor der Samenreife die dünnwandigen, grosslumigen Zellen alle resorbiert werden, während die übrigen Zellen des secundären Nucellgewebes erhalten bleiben. Dieses wird aber, wie wir nachher sehen werden unzweifelhaft, wenn wir das Material der anderen Anonaceenformen mit in Betracht ziehen.

Von der Resorption verschont bleibt auch der vom äusseren Integument in der Verwachsungszone gebildete ringförmige Vorsprung, sowie ein in dieser Zone befindlicher mehrere Zellen starker Gewebstreifen, welcher etwa die Fortsetzung des inneren Integuments und der äusseren Zellenlagen des Nucellus bildet und der durch jenen Vorsprung allmählich nach innen verschoben wird, so dass er schliesslich wie eine Decke auf der Kuppe desselben liegt. Dieser Streifen zeichnet sich dadurch vor dem benachbarten Gewebe aus, dass seine Elemente sehr früh grosse Massen von Gerbstoff aufspeichern, weshalb er sich bald durch die braune Farbe von dem übrigen Gewebe sehr scharf absetzt.

Da das Endosperm noch in dem vorletzten Stadium, also zur Zeit, wo es schon begonnen hat anzuschwellen, mit dem umgebenden primären Nucellgewebe durch gemeinsame Zellwände in innigem Zusammenhang steht, also nicht etwa angefangen hat, dasselbe zu resorbieren, so ist anzunehmen, dass erst das ganze primäre Nucellgewebe vom secundären aufgezehrt wird und dann erst das Endosperm aggressiv wird, um einem Theil des secundären Nucellgewebes das gleiche Schicksal zu bereiten, wie es vorher von diesem Gewebe dem primären zutheil geworden.

Aus der Betrachtung des Materials der anderen Anonaceenformen geht hervor, dass deren Ovula bis auf unwesentliche, weiter unten zu erwähnende Punkte mit *Uvaria Lowii* vollkommen übereinstimmen.

Das eine Ovulum von *Alphonsea ceramensis* zeigt etwa das gleiche Entwicklungsstadium, wie das vorletzte, das andere etwa das, wie das älteste von *Uvaria Lowii*.

Hervorzuheben ist jedoch, dass hier in der inneren Lage des secundären Nucellgewebes nicht die Entwicklung von Secretzellen erfolgt, sodass sie völlig resorbiert wird, ein Verhalten, das auch *Artabotrys Blumii* zeigt, wie reife und unreife Samen erkennen lassen.

Bei den übrigen untersuchten Formen werden auch die Secretzellen entwickelt.

Die unreifen Samen von *Anona reticulata* und *Anona squamosa* zeigen ein etwas älteres Entwicklungsstadium, als die ältesten Ovula von *Uvaria Lowii*. Es ist an ihnen die Endospermibildung zwar beträchtlich weiter vorgeschritten als hier, doch sind die dünnwandigen Zellen der inneren Lage des secundären Nucellgewebes noch nicht vollständig resorbiert.

An den reifen Samen von *Anona squamosa*, von *Melodorum latifolium* und von *Melodorum Bankanum* (16, XXII) sind die Secretzellen an ihrer Lage und an ihrer Form und Grösse sofort wieder zu erkennen. Das Endosperm liegt hier dem aus ihnen und der äusseren Lage bestehenden Rest des Nucellgewebes fest an, sodass ohne weitere Behandlung der Schnitte eine Trennung beider nicht gelingt, während eine solche zwischen dem äusseren Integument — das innere konnte ich, wie schon weiter oben gesagt, bei keinem der reifen Samen mehr nachweisen — und dem Nucellrest auf den Schnitten meist von selbst erfolgt.

Bei ungenauer Untersuchung könnte man die Nucelluszellen wohl als besonders ausgebildete Endospermzellen ansehen, indem sie dann mit diesen gemeinsame Wände zu besitzen scheinen; doch erkennt man bei genauerer Untersuchung, namentlich nach Behandlung der Schnitte mit geeigneten Reagentien leicht die den einzelnen Zellen angehörigen Antheile der vorher einheitlich erscheinenden Trennungswände.

Die Wände der Endospermzellen werden nämlich durch Chlorzinkjod stark gebläut, durch Jod geröthet, während diejenigen der Nucelluszellen durch diese Mittel nicht gefärbt werden. Ferner sind die, sämtlich Catisierung der Wände erfahrenden Nucelluszellen von dem Endosperm durch Zerstö-

rung desselben mittelst concentrirter Schwefelsäure zu befreien, und nach kurzer Behandlung der Schnitte mit macerierenden Mitteln findet zwischen beiden leicht Trennung statt, ohne dass sie selbst zerfallen.

Eine Abweichung der untersuchten übrigen Anonaceenformen von *Uvaria Lowii* findet einmal in der äusseren Form des Ovulums und Samens statt. Diese hängt jedoch ab von der bei verschiedenen Arten, selbst innerhalb derselben Gruppe sehr ungleichen Anordnung der Ovula im Fruchtknoten, auf die näher einzugehen, mich zu weit führen würde¹⁾, und ist daher unwesentlich.

Bei den meisten Anonaceen, wie bei sämtlichen hier betrachteten Arten mit Ausnahme von *Uvaria Lowii*, liegen die Ovula, nur durch äusserst dünne Lamellen des Perikarpgewebes getrennt, dicht nebeneinander oder übereinander, sodass sie durch gegenseitigen Druck abgeplattet sind, entweder nur einseitig oder von zwei Seiten, je nachdem sie nur einen oder zwei Nachbarn besitzen, und zwar sind sie meist so abgeplattet, dass ihr grösster Querdurchmesser in der durch das Gefässbündel gehenden Ebene liegt.

Bezüglich der plattenförmigen Gestalt und der regelmässigen Vertheilung der Testafortsätze auf vier nach den Quadranten des Samenquerschnittes angeordnete Verticalreihen stimmen *Alphonsea ceramensis* und *Artabotrys Blumii* mit *Uvaria Lowii* vollkommen überein; bei *Artabotrys Blumii* sind die Platten nur viel dicker und häufiger gegabelt (13, XXII).

Unregelmässiger ist die Form und Anordnung der Testafortsätze bei *Melodorum Bankanum* und *Anona squamosa*, besonders aber bei *Melodorum latifolium* und *Anona reticulata*. Es ist bei diesen weder die Plattenform der Vorsprünge ausgeprägt, noch sind diese auf dem Querschnitt des Samens nach den vier Quadranten angeordnet.

Alle untersuchten Anonaceenformen aber stimmen darin überein, dass die Ruminationsfortsätze von einer der beiden durch

1) Siehe hierüber: Baillon, *Hist. des plantes* 1. IV.

das Gefässbündel abgetheilten Hälften nicht auf die andere übergehen, indem ihre Entwicklung in der Verwachsungszone bei allen unterbleibt.

Was dann aber die weitere Ausbildung dieser Zone anbelangt, so ist dieselbe bei den verschiedenen Formen sehr ungleich, indem der beschriebene ringförmige Vorsprung sowohl ganz fehlen, als auch noch bedeutend stärker als bei *Uvaria Lowii* entwickelt sein kann. Derselbe fehlt z. B. bei *Anona squamosa* und *reticulata*, sowie bei *Melodorum Bankanum* und *latifolium*, während er bei *Alphonsea ceramensis* (6, XXII) ganz bedeutend stark entwickelt ist, wo auch von dem Hauptgefässbündel zahlreiche radiale Zweige paarweise in ihn eintreten. Ueberall aber bleibt wie bei *Uvaria Lowii* in der Verwachsungszone ein nicht zum äusseren Integument gehöriger Gewebstreifen erhalten, welcher schon bevor die übrige Testa gefärbt ist, durch Aufspeicherung von Gerbstoffmassen gebräunt erscheint.

Eine unwesentliche Abweichung der übrigen untersuchten Anonaceenformen von *Uvaria Lowii* besteht, soweit sich dieses feststellen liess, noch darin, dass bei ihnen das innere Integument nur wenig oder garnicht aus dem Exostom hervorragt. Bei allen aber füllt, soweit dies feststellbar, die verdickte Spitze des im übrigen nur zwei Zellenlagen starken inneren Integumentes das Exostom vollkommen aus, sodass die Mikropyle von ihr allein gebildet wird.

In allen wesentlichen Punkten, wo nicht eine Abweichung der übrigen Anonaceen von *Uvaria Lowii* ausdrücklich angegeben ist, findet soweit es sich feststellen liess, Übereinstimmung mit dieser Form statt.

Zum Schluss mag noch die von Hegelmaier ¹⁾ beschriebene Entwicklung der Rumination von *Hedera Helyx* in aller Kürze

1) Hegelmaier, l. s. c. p. 591 u. f.

zum Vergleich betrachtet werden. Dieselbe ist nach diesem Autor folgende:

Es bildet das verhältnismässig früh entwickelte Endosperm, indem es sich auf Kosten des sehr dicken Integuments allmählich erweitert, durch eigenes, eigenthümliches Wachsthum leichte Vorsprünge, während die äussere Oberfläche des Integuments anfangs noch gleichmässige Rundung zeigt. Später aber folgt dann das Integument, dessen Elemente von innen her immer mehr aufgezehrt werden, der Gestaltsveränderung des Endosperms durch Bildung von Vorwölbungen und Einbuchtungen, doch so, dass die jeweilige Faltung der Oberfläche etwas schwächer als die Lappung des Endosperms ist.

Das Integument verhält sich dabei anfangs wesentlich passiv, indem seine Gestaltsveränderung nur durch den von dem Endosperm, mit dem es fest verwachsen, ausgeübten Zug veranlasst wird. Dieses wird dadurch bewiesen, dass zur Zeit, wo die Lappung der Oberfläche noch gering ist, durch seichte Einschnitte in Präparate von frischen lebenden Samen an den betreffenden Stellen die gleichmässige Rundung der Samenoberfläche wieder hergestellt wird.

Indem dann das Endosperm immer tiefer gelappte Umriss bekommt und sich die Vertiefungen zwischen den Lappen zu engen gewundenen Einschnitten gestalten, folgt das Integument unter Fortschreiten der Resorption seiner inneren Zellenlagen diesen Veränderungen und senkt sich in die Vertiefungen ein.

Es bleibt von ihm schliesslich nur die äusserste Zellenlage (Epidermis), die nächst folgenden zu einer structurlosen Lamelle verdrückten Lagen und ein Strang von verschrumpften Zellen in der Umgebung der Raphe erhalten.

Die Oberfläche des Samens lässt sich alsdann mit der eines Grosshirnes vergleichen, indem die Testa die Pia mater darstellt.

Schliesslich erfährt die Testa, welche durch starke Tangentialstreckung ihrer Zellen stark an Umfang zunimmt, einen Überschuss von Erweiterung, sodass sich an den vorspringendsten Kanten der Endospermwindungen Falten bilden, welche von keinen entsprechenden Erhabenheiten des Endospermkör-

pers ausgefüllt werden. Dieselben treten öfters namentlich stark an der Chalaza auf, indem sie hier knäuelartige Anhängsel von im Vergleich zum übrigen Samen nicht unbeträchtlicher Grösse bilden.

Diese Faltenknäuel werden indessen nicht immer entwickelt, sondern können selbst in derselben Beere an einigen Samen fehlen, an anderen vorhanden sein je nach der mehr oder weniger starken Entwicklung des Endosperms, das in manchen Fällen in der Chalazagegend massig auftritt und geringe Buchten zeigt, in anderen dagegen weniger massig und stark gebuchtet ist.

Als Ursache der Zusammenfaltungen der Testaerweiterungen kommt der Druck des wachsenden Fruchtfleisches in Betracht.

Der grosse Unterschied zwischen dieser Ruminationsart und den vorhin betrachteten liegt auf der Hand. Dort erlangt das Endosperm, verhältnismässig früh entwickelt, durch eigenes Wachsthum seine zerklüftete Gestalt, der sich dann die Testa, wesentlich passiv sich verhaltend, anbequemt. Hier dagegen wird die Endospermentwicklung verzögert, bis die Elemente, welche die Testa bilden, nahezu ihre endgültige Gestaltung angenommen haben, und das Endosperm begnügt sich dann mit dem freigelassenen Raume. Dort ist beim Zustandekommen der Ruminationsart das Endosperm activ, die Testa passiv; Hier findet das umgekehrte Verhältniss statt.

FIGURENERKLÄRUNG.

Für alle drei Tafeln gültige Bezeichnungen:

I Integument, *i I* inneres, *a I* äusseres; *N* Nucellus;
S Embryosack; *Esp* Endosperm; *Eo* Embryo; *Gfb* Gefässbündel;
Fr Fruchtwand; *Rum* Ruminationsfortsatz der Testa.

Tafel XX.

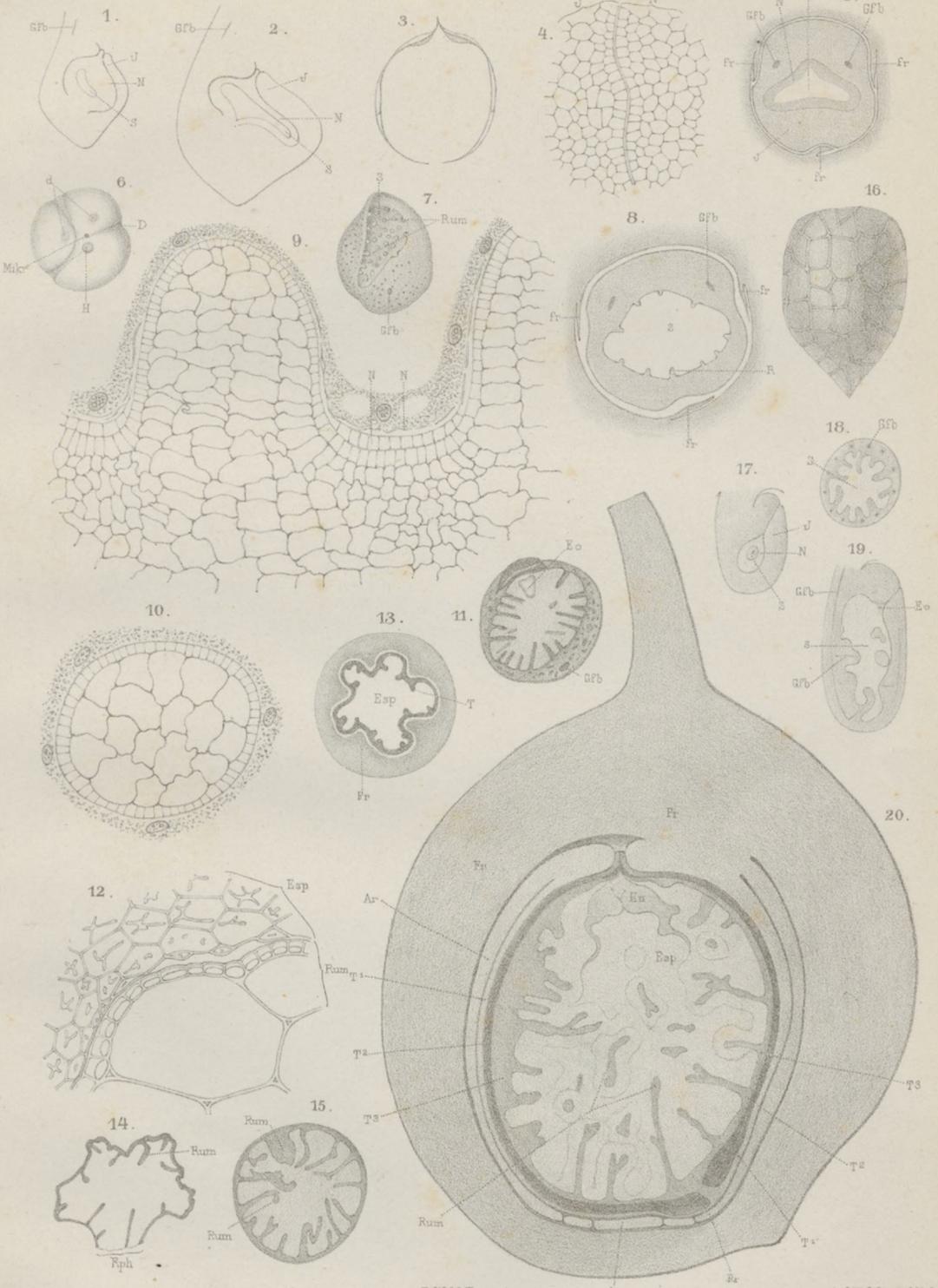
Mit Ausnahme von Fig. 20 nur die Palmen betreffend.

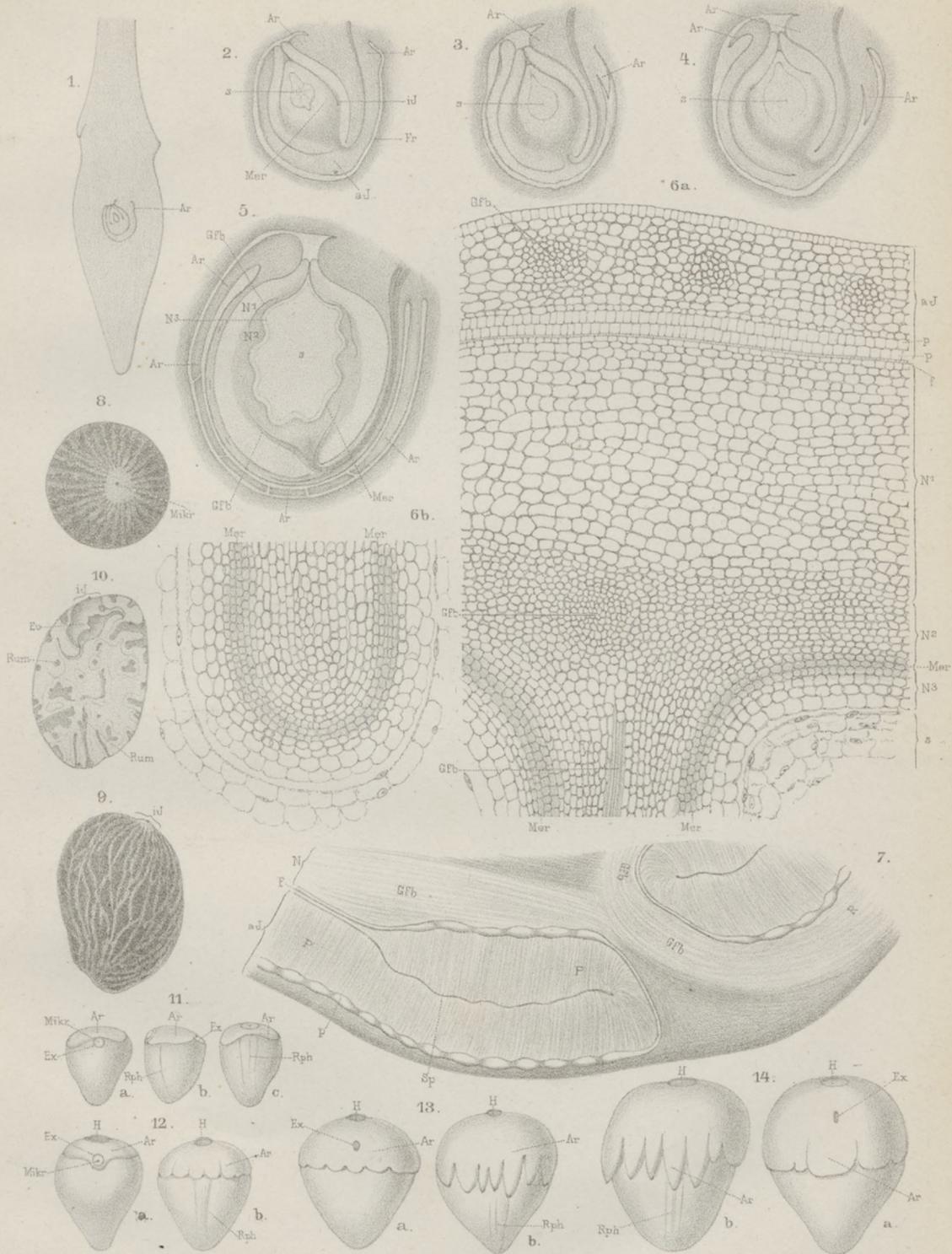
Fig. 1—11 eine unbestimmte javanische Calameenspecies.

- » 1. Samenknospe (Stadium *a*) im Symmetrieschnitt. Vergr. 15.
- » 2. desgleichen (Stadium *b*). Vergr. 10.
- 3. schematisch, Verlauf der Gefässbündel in der Samenknospe, die Gefässbündel in eine Ebene ausgebreitet gedacht, die inneren liegen in Wirklichkeit nach der Vorderseite der Samenknospe zu.
- » 4. Stück aus Fig. 2. Die Anlage eines Ruminationsfortsatzes als eine schwache Vorwölbung der inneren Epidermis des Integuments. Vergr. 200.
- » 5. Querschnitt durch den Fruchtknoten vom Stadium *b*. *fr* die drei zur Seite gebogenen Scheidewände des Fruchtknotens, welche je eine Einfurchung auf der Samenknospe veranlassen. Vergr. 6.
- » 6. Samenknospe vom Stadium *c* von oben gesehen. *D* die drei durch die Scheidewände veranlassenen Einfurchungen, *d* die beiden durch die unterdrückten Samenknospen hervorgerufenen Eindrücke. Vergr. 4.

Fig. 7. Die gleiche Samenknospe in der Nähe der Symmetrieebene parallel zu dieser durchschnitten. Die zapfenförmigen Vorsprünge des Integuments sind ohne Entfernung des Embryosackinhaltes zu erkennen. Vergr. 2.

- » 8. Querschnitt durch den Fruchtknoten in diesem Stadium. Vergr. 4.
- » 9. Stück aus dem Längsschnitt der Samenknospe dieses Stadiums. Zwei benachbarte Ruminationszapfen der Länge nach durchschnitten. Rest des Nucellgewebes. Embryosackinhalt. Vergr. 150.
- » 10. Querschnitt durch einen solchen Zapfen umgeben vom Embryosackwandbeleg. Vergr. 150.
- » 11. Annähernd medianer Längsschnitt durch den reifen Samen. Unten ein Gefässbündel quer durchschnitten. Vergr. 1½.
- » 12. Schnitt aus dem reifen Samen. Grenze zwischen dem Endosperm und einem quer durchschnittenen Ruminationszapfen. Stark vergrössert.
- » 13. Querschnitt durch die Frucht von *Actinophlœus ambiguus*. Vergr. 2.
- » 14. Querschnitt durch den von der Fruchtschale, losgerissenen Samen von *Ptychosperma elegans*. Vergr. 2.
- » 15. Querschnitt durch den reifen Sa-

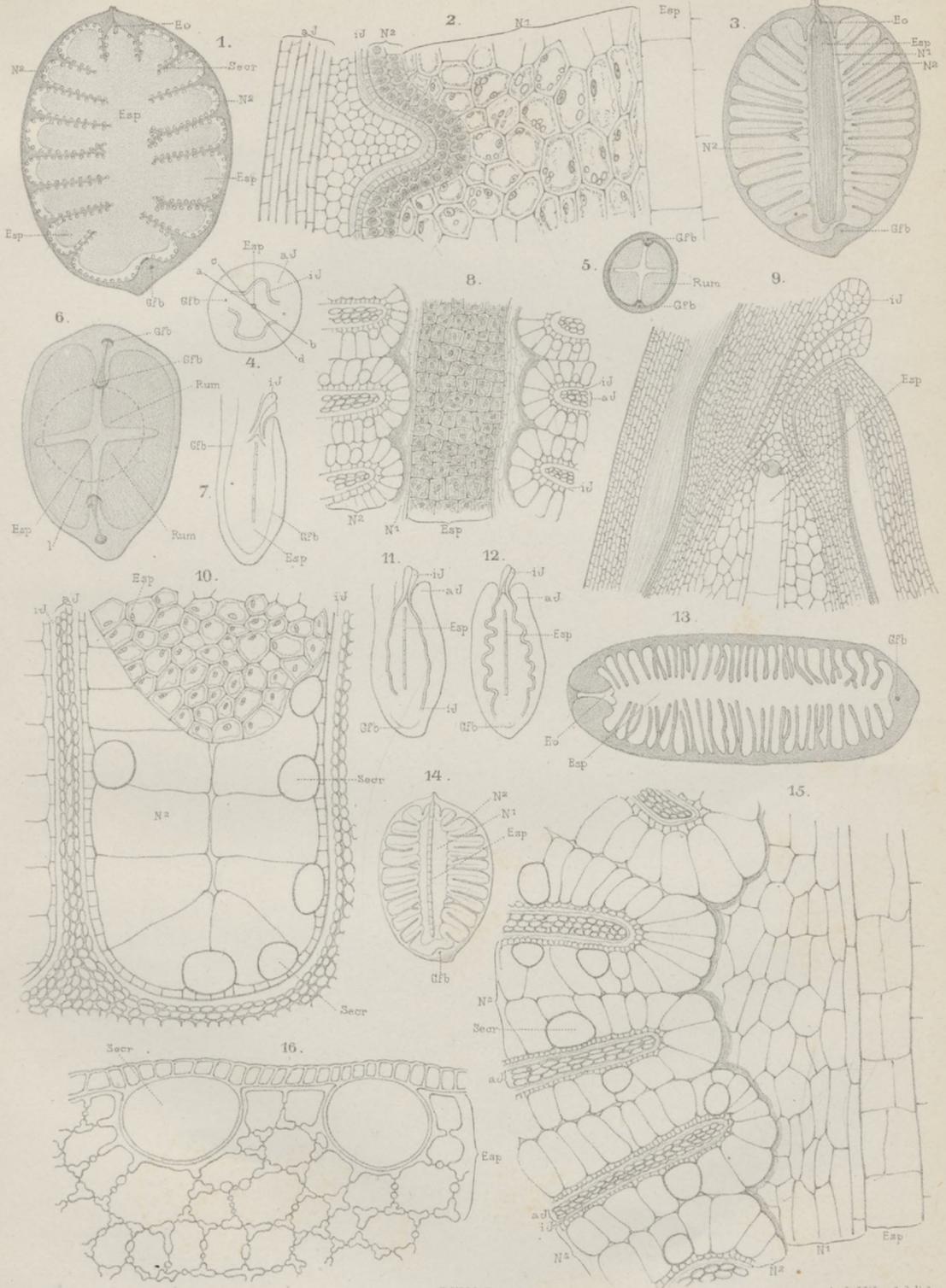




Abl Voigt del.

P.W.M. Trap impr.

A.J.J. Wendel lith.



Alb. Voigt del.

P. W. M. Trap impr.

A. J. J. Wendel lith.

men von Nenga Wendlandiana. Die Ruminationsplatten z. Th. etwas der Fläche nach getroffen. Vergr. 2.

Fig. 16. Derselbe Samen von aussen betrachtet, nachdem das damit fest verwachsene Endokarp entfernt.

Das Adernetz zeigt den Verlauf der Gefässbündel und die Insertion der Ruminationsplatten an. Vergr. 2.

- » 17. Symmetrieschnitt durch die Samenknope von *Pinanga Kuhlii* Vergr. 9.
- » 18. Ein Querschnitt durch eine ältere Samenknope derselben Art. Vergr. 9.
- » 19. Symmetrieschnitt durch eine solche. Vergr. 9.
- » 20. Symmetrieschnitt durch die reife Frucht von *Myristica fragrans*. T¹, T², T³ die 3 Schichten der Testa, von der mittleren nur die Hauptpalisadenlage gezeichnet. Ar Arillus. Vergr. 2.

Tafel XXI.

Nur *Myristica fragrans* betreffend.

Ar Arillus oder dessen Anlage.

Mer Meristem.

N¹ primäres äusseres Dauergewebe = Nucellgewebe zur Zeit der Gewebsdifferenzierung ausserhalb des Meristems vorhanden.

N² sekundäres äusseres Dauergewebe = durch das Meristem nach aussen erzeugtes Gewebe.

N³ inneres Dauergewebe = vom Meristem nach innen gelegenes Gewebe zur Ernährung des Embryosackes dienend.

- » 1. Symmetrieschnitt durch den Fruchtknoten und das Ovulum zur Zeit der Blütenöffnung. Vergr. 6.
- » 2 bis 5. Symmetrieschnitte verschiedener Stadien der Samenknope. Vergr. Fig. 2: 20, 3 u. 4: 15, 5: 12.
- » 6. Stück aus dem Querschnitt einer älteren Samenknope. *b* bildet die Fortsetzung von *a*. Dazwischen ist ein beträchtliches Stück ausgelassen. Embryosackinhalt. Vergr. 200.
- » 7. Stück aus dem Symmetrieschnitt des reifen Samens, die Umgebung der Chalaza. *P* Haupt —, *p* Nebenpalis-

sadenlage, *f* Faserlage, *Sp* Spalte zwischen äusserem Integument und dem Nucellus R. Raphe Vergr. 15.

Fig. 8—10. Muskatnuss in natürl. Grösse.

- » 8. von oben gesehen.
- » 9. im Profil.

Der durch Einlegen in Kalkmilch entstandene Kalküberzug durch leichtes Abwischen an den vorragenden Stellen entfernt, an den tieferen nicht, weshalb letztere durch die weisse Farbe scharf hervortreten.

- » 10. Eine Muskatnuss im Symmetrieschnitt.
- » 11 bis 14. Freipräparierte Samenknochen von verschiedenen Stadien bei ungefähr gleicher, schwacher Vergrößerung von verschiedenen Seiten gesehen. Ex Exostom, Mikr Mikropyle, H Hilum, R Raphe. Entwicklung des Arillus.

Tafel XXII.

Bezieht sich nur auf die Anonaceen.

N¹ das innere Nucellgewebe.

N² die beiden äusseren Zellenlagen des Nucellus.

Secr Secretzellen, hervorgegangen aus einem Theile der Zellen der inneren Lage von N².

Vwz Verwachsungszone (Verwachsung zwischen den Integumenten und dem Nucellus).

- » 4. Querschnitt durch eine Samenknope von nicht ganz 1 mm. Querdurchmesser. Etwas schematisiert; die seitliche Verschiebung der aufsteigenden Gefässbündelstrecke vernachlässigt. Vergr. 18.
- » 7. Längsschnitt durch eine solche Samenknope in der Richtung des Gefässbündels geführt. Vergr. 18. Schematisiert wie Fig. 4.
- » 9. Der obere Theil von Fig. 7 stärker vergrössert. Vergr. 100.
- » 11. Längsschnitt durch eine solche Samenknope etwa in der Richtung der Linie *ab* in Fig. 4. Vergr. 18.
- » 12. Desgleichen etwa in der Richtung *cd*.

- Fig. 2. Ein Stück von Fig. 12. Vergr. 260.
- » 14. Längsschnitt durch des nächst ältere Stadium dieser Samenknope. N² zwischen den Ruminationsplatten verschwunden. Vergr. 8.
 - » 15. Stück aus diesem Schnitt. Vergr. 100.
 - » 3. Nächstfolgendes Stadium, Längsschnitt.
 - » 8. Stück aus diesem Schnitt. Vergr. 84.
 - » 5. Querschnitt durch die älteste Samenknope von *Uvaria Lowii*. Schematisiert, so gezeichnet, als ob 4 etwa in gleicher Höhe stehende Ruminationsplatten der Fläche nach getroffen wären, was in Wirklichkeit unmöglich, da sie nie vollkommen in einer Ebene liegen. Vergr. 2.
 - » 1. Längsschnitt durch eine solche

Samenknope. Vergr. 8. N² völlig und grösstentheils auch die dünnwandigen Zellen der inneren Lage von N² resorbiert.

Fig. 10. Stück von Fig. 1. Vergr. 124.

- » 16. *Melodorum Bankanum*. Stück aus einem Schnitt durch den Samen rechtwinklig zu einer Ruminationsplatte. Verg. 250.
- » 6. Querschnitt durch die älteste Samenknope von *Alphonsea ceramensis*, wie Fig. 5 schematisiert. Die punktierte Linie *l* zeigt an wie weit das Endosperm schon zwischen die Ruminationsplatten eingedrungen ist. Vergr. 2.
- » 14. Längsschnitt durch den reifen Samen von *Artabotrys Blumii*. Vergr. 1 $\frac{1}{2}$.

NOUVELLES RECHERCHES SUR LE MYRMECODIA DE JAVA

(MYRMECODIA TUBEROSA Beccari [non Jack])

PAR

M. TREUB.

§ 1.

Dans mon premier travail sur l'espèce de *Myrmecodia* assez fréquente dans l'ouest de Java, j'ai rapporté la plante au *Myrmecodia echinata* Gaudich ¹⁾.

Je n'ai fait que suivre la-dedans l'exemple de Miquel ²⁾.

A la page 134 de mon premier travail „Jack” est imprimé comme nom d'auteur après *Myrmecodia echinata*. Cela a fait dire à M. Beccari: „Non saprei se l'errore di nomenclatura, secondo l'intenzione dell' Autore debba corregersi in *M. tuberosa* Jack od in *M. echinata* Gaud.” ³⁾. Il n'était pas question cependant, d'erreur de nomenclature de ma part, mais seulement d'un simple lapsus, que je suis le premier à regretter d'ailleurs. Cela est évident parceque mon article en question porte en tête, en caractères bien visibles, l'indication: „*Sur le Myrmecodia echinata Gaudich*”. Depuis que j'ai publié mes premières recherches sur le

1) Annales du Jardin Bot. de Buitenzorg, Vol. III.

2) Miquel, Flora van Nederl. Indië II, p. 310 et Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. IV, p. 257.

3) Beccari, Malesia, Vol. II, p. 90.

Myrmecodia de Java, M. Beccari a été à même d'examiner les exemplaires authentiques de Gaudichand qui se trouvent dans l'herbier de Delessert à Genève ¹⁾. Il est résulté de cet examen que la plante de Gaudichand a un ovaire à 8 loges ²⁾.

Notre plante de Java a généralement 4 loges dans l'ovaire, assez souvent 5, très rarement 6, mais *jamais* de ces loges. Cette raison seule me suffit à partager entièrement l'opinion de M. Beccari, d'après laquelle la plante de Java n'est *pas* le *M. echinata* Gaudich. Maintenant, a-t-on le droit de considérer l'espèce de Java comme étant le *M. tuberosa* de Jack, ainsi que le pense M. Beccari? Voilà ce que je ne saurais admettre.

Le fait que Jack assigne aux fruits une couleur blanche et non jaune ne m'autoriserait pas à émettre une opinion différente de celle de quelqu'un ayant la haute compétence de M. Beccari. En effet les fruits de la plante de Java restent blancs jusqu'à un stade très avancé de leur développement et ce n'est qu'au dernier moment qu'ils deviennent jaunes.

Mais pour moi il est inadmissible qu'un auteur de la valeur de Jack, décrivant la même espèce qui croit à Java, n'aurait absolument rien dit des épines qui hérissent le tubercule. Il n'y a pas non plus lieu de penser à une omission involontaire de Jack, parcequ'il renvoie à une figure de Rumphius ³⁾ en disant qu'elle représente son *M. tuberosa*. Cette figure de Rumphius représente une plante à tubercule entièrement glabre, et Rumphius lui-même, observateur des plus scrupuleux, ne dit rien non plus d'épines dans sa description ⁴⁾.

Quoi qu'en dise le savant auteur de la *Malesia*, ces raisons m'empêchent de donner à la plante de Java un autre nom que celui de: *Myrmecodia tuberosa* Becc. (non Jack).

§ 2.

Deux points ont été principalement traités dans mon travail précédent sur le *Myrmecodia tuberosa*.

1) Loc. cit. p. 83.

2) Loc. cit. p. 114.

3) *Rumphius*, Herb. Amb. T. VI, Tab. LV, fig. 2.

4) Loc. cit. p. 119.

En premier lieu j'ai décrit les résultats d'études anatomiques et histologiques faites sur des plantules en différents stades de développement. J'ai cru pouvoir conclure de ces études que *ni* la formation de la première galerie dans le jeune tubercule, *ni* l'ouverture de cette galerie vers le dehors, ne se font par l'intervention des fourmis.

En second lieu j'ai démontré, d'après des observations faites au jardin de Buitenzorg, que des plantes adultes tout-à-fait abandonnées par leurs fourmis, continuent néanmoins à croître et à épaissir vigoureusement leurs tubercules.

M. Beccari, qui est d'un avis contraire au mien sur la relation entre le *Myrmecodia* et les fourmis, m'oppose deux objections.

D'abord qu'on aurait pu admettre aussi a priori que la plante adulte puisse rester en vie pendant un certain temps, sans les fourmis, „se si considera che il tubero non è che una riserva di liquido.” D'ailleurs il y aurait des cas où l'on pourrait considérer le tubercule comme „l'effetto della riproduzione ereditaria di un fato teratologico.” Puis l'auteur ajoute: „A me ripugna invero ad ammettere che il tubero si sia formato, completamente, senza alcun concorso di formiche. In ogni caso per le piante adulte, ammetterei la presenza delle formiche utile, ma non crederei assolutamente necessaria una azione continuata per parte di queste; una tale azione però la riterrei necessaria, onde mantenere nelle piante lo stimolo alla produzione del tubero; in modo che se costantemente le formiche non frequentassero più le Rubiacee formicarie, i tuberi a poco a poco diventerebbero insignificanti, e forse non sarebbe più possibile l'esistenza loro, nella stazione adattata”¹⁾.

Je reviendrai dans le quatrième paragraphe à la question de l'hérédité qui joue le rôle prépondérant dans ce raisonnement. Je me permettrai de faire observer ici n'avoir pas seulement constaté que des *Myrmecodia* adultes peuvent continuer à *vivre* longtemps en l'absence de fourmis, mais que dans ces conditions là elles peuvent continuer à *croître* et à *épaissir* leurs tubercules; ce qui ne revient pas à la même chose.

1) Malesia II, p. 205.

Lorsque des *Myrmecodia* abandonnés par leurs fourmis, croissent et s'épaississent pendant plusieurs mois, on ne conçoit pas pourquoi il faudrait admettre qu'une action de fourmis deviendrait de nouveau nécessaire plus tard.

L'intervention des fourmis n'étant pas nécessaire pour l'accroissement et l'épaississement de la plante adulte, cela ne prouve pas qu'elle n'ait pas été nécessaire à la plante dans les premières phases de sa vie; j'en conviens.

Aussi le second argument principal soulevé par Mr. Beccari contre mes vues, me paraît avoir beaucoup plus de valeur.

Les plantules sur lesquelles j'ai fait auparavant mes recherches anatomiques et histologiques provenant du jardin et non de cultures de laboratoire effectuées dans des conditions spéciales, M. Beccari objecte qu'une action stimulante exercée par des fourmis sur les jeunes tubercules a très bien pu avoir lieu. Il est admissible en effet, qu'une pareille action puisse ne pas toujours se révéler par l'étude anatomique.

Aussi M. Beccari est loin d'abandonner sa manière de voir d'autrefois; ses considérations le mènent, au contraire, à une conclusion formulée dans les termes suivants:

„Da queste considerazioni, in mancanza di osservazioni più essate e di fatti meglio stabiliti, quel tanto che io conosco, come pure il ragionamento, mi portano a ritenere che lo sviluppo dei tuberi delle *Myrmecodia* (almeno di quello della *M. tuberosa*) accada precisamente come io l'avevo osservato. Il fusticino (asse ipocotileo) nel germogliamento si allunga fino a 3—6 millimetri, s'ingrossa alla base acquistando la forma di un corpo \pm bulbiforme, coronato alla sommità dai due cotiledoni. Esso rimane in questo stato, aumentando solo alquanto di volume (mentre forse nell'interno si disorganizza e si vuota), fino a che una specie particolare di Formica (*Iridomyrmex cordata* var *Myrmecodiae* ?), promuove la formazione della prima galleria, perforando l'epidermide e penetrando nell' accenno di cavità centrale dell' ipocotile, che in causa dell' irritazione si trasforma in tubero. Se ciò non ha luogo il fusticino non prende ulteriore sviluppo e la pianta finisce per estinguersi.”

„Le pianticine nelle quali è cominciata ad apparire una cavità laterale, o per meglio dire, quelle nelle quali la cavità centrale ha ricevuto un accesso dall' esterno, sono (almeno io suppongo) di già invase dalle formiche. Queste vi si annidano, a mio credere, sin dal momento che le pianticine sono solo provviste di foglie cotiledonali; per cui prima che si sviluppino altre foglie, il rigonfiamento ha di già preso l'aspetto di un tubero. In seguito il fusto comincia ad accrescersi ed a produrre altre foglie" 1).

Ainsi pour pouvoir convaincre mon savant opposant, il me fallait tâcher de cultiver de jeunes plantules dans le laboratoire, de manière à ce que toute intervention de fourmis fut impossible, et constater dans ces conditions là la naissance d'orifices aux tubercules et de feuilles au dessus des cotylédons. Dans ce but j'ai fait deux séries d'expériences.

1^{ière} série.

J'ai rempli de petits vases en porcelaine (comme celui de la Planche XXIII) de fragments de tourbe stérilisés dans l'eau bouillante. Les vases sont placés dans des assiettes profondes remplies d'eau. J'ai déposé sur la tourbe de très jeunes plantules de *Myrmecodia*, provenant du jardin; ces plantules n'avaient encore que de tout petits cotylédons et pas la moindre trace d'orifices aux renflements de leurs axes hypocotylés. Les petites plantules déposées sur la tourbe, j'ai recouvert le vase d'une cloche en verre descendant dans l'eau de l'assiette. Ayant soin d'ajouter de temps en temps un peu d'eau dans l'assiette il était absolument impossible, de cette façon, que des fourmis pussent arriver aux plantules.

De cette manière j'ai cultivé, dans le laboratoire de Buitenzorg, une vingtaine de plantules pendant plus de trois mois. L'expérience a commencé le 5 Février 1886; j'ai récolté et examiné les plantules entre le 11 Mai et le 3 Juin 1886. Voici le résultat de cet examen.

1) Loc. cit. p. 192 et 193.

A part deux ou trois retardataires *toutes ces plantules montraient des orifices aux tubercules*; elles avaient développé une ou deux paires de feuilles.

Généralement les tubercules n'avaient qu'un seul orifice. Quelquefois un tubercule avait deux orifices. Ceci était, par exemple, le cas pour la plantule représentée en esquisse (grandeur naturelle) dans la figure 1*a* de la Planche XXIV. La fig. 1*b* montre le tubercule de cette plantule vu d'en bas. On voit que l'orifice à droite est entièrement libre tandis que l'orifice à gauche est encore oblitéré en majeure partie par la pellicule. Cette pellicule en train de se déchirer est représentée dans la figure 1*c*.

Dans la figure 3*a* j'ai représenté en grandeur naturelle une autre plantule des mêmes cultures. La cavité centrale du tubercule de cette plantule, n'a pas encore d'embouchure; la pellicule qui la recouvre est encore entière (fig. 3*b*) bien que très mince. Dans la figure 3*c* de la même planche j'ai représenté une partie d'une section transversale de ce tubercule, menée à travers la pellicule.

Sur des coupes transversales des tubercules on distinguait le plus souvent deux et quelquefois trois galeries.

L'étude du développement des premières galeries et du mode de naissance des orifices, faite cette fois sur des plantules cultivées, confirme entièrement ce que j'ai dit dans mon premier travail, en ces termes: „Le cambium subéreux interne, circulaire sur des sections transversales, cylindrique en réalité, s'étend en deux directions opposées. Vers le haut, il arrête son allongement, et se termine en voute, près de l'insertion de la tige proprement dite. Vers le bas, il s'avance jusqu'à ce qu'il pousse contre le phellogène périphérique. Au fur et à mesure que le cylindre de phellogène s'allonge, les tissus qu'il entoure dans ses parties les plus âgées, se dessèchent entièrement et la cavité s'étend. Finalement il s'est formé une galerie, sensiblement axile tapissée de cellules subérifiées, et renfermant les restes du tissu desséché, sous forme d'un amas floconneux. La galerie n'est plus fermée que par un mince disque de liège périphérique.

Peu après, cette pellicule se déchire et l'entrée est libre" 1).

M: Beccari a dit: „è precisamente la distruzione di questo sottile disco periferico, che io attrisbuisco, direttamente o indirettamente, alle formiche" 2).

Il résulte de cette 1^{ère} série d'expériences que ces pellicules des jeunes tubercules se déchirent (par la mort et le dessèchement des cellules qui les composent) et qu'ainsi les orifices prennent naissance sans intervention aucune de fourmis.

Ayant récolté dehors les toutes jeunes plantules qui m'ont servi pour commencer les expériences, on pourrait vouloir infirmer encore les résultats obtenus en admettant que des fourmis avaient auparavant exercé une action quelconque — bien énigmatique toutefois — sur les plantules immédiatement après la germination des graines. Cette objection est rendue impossible par les résultats de ma seconde série d'expériences.

2^{ème} série.

Tout était installé comme dans la première série, seulement au lieu de déposer sur la tourbe de jeunes plantules, j'y ai semé des *graines* 3).

Evidemment il n'y avait pas lieu d'espérer que j'obtiendrais ainsi d'assez grandes plantes de mes graines, dans des conditions aussi peu semblables à celles dans lesquelles vivent les *Myrmecodia*. Mais j'espérais bien conduire assez loin l'expérience pour voir se former les orifices dans les tubercules et les feuilles prendre naissance. Le résultat a dépassé mes espérances; j'ai obtenu des plantules plus fortes et plus vigoureuses que celle de la première série.

Les semis ont été faits le 12 Février 1886. La planche XXIII représente, en deux poses différentes, une de mes cultures. Les figures, exactement de grandeur naturelle, sont des reproductions

1) Annales, Vol. III, p. 140.

2) Malesia, II, p. 191. Je ne conçois pas trop comment une fourmi par et détruire „indirectement" une membrane.

3) En réalité ce sont des pyrènes.

de photographies prises le 29 Mai 1886. On voit que les plantules sont fortes, les feuilles de la première paire grandes et les tubercules bien développés. La figure 1a représente une graine en grandeur naturelle.

Déjà quelques semaines avant le 29 Mai on pouvait distinguer vers la base de plusieurs tubercules les bords d'orifices. Lorsque la photographie a été prise j'ai détaché une des plantules. C'est celle qui est représentée dans la figure 2a de la Planche XXIV. Le tubercule avait en bas un grand orifice bien distinct. (Voy. aussi la fig. 2b). Sur une coupe transversale du tubercule on distinguait trois galeries (fig. 2c). Pendant que le photographe était occupé je n'ai pas quitté un instant la culture pour vaquer à ce qu'aucune fourmi ne grimpat sur le vase, car je tenais à continuer l'expérience.

Les expériences de cette série ont été continuées jusqu'au 6 Décembre 1886. J'ai alors récolté et examiné toutes les plantules. Je n'entrerai pas en détails sur cet examen car je n'aurais qu'à répéter ce qui a été dit à propos des plantules de la première série, ainsi que dans mon travail antérieur.

J'ai mesuré le 6 Décembre les tubercules de trois plantules choisies au hasard; en voici les dimensions:

	<i>Largeur</i> en mm.	<i>Longueur</i> en mm.
Plantule <i>a</i>	11	17
„ <i>b</i>	15	15
„ <i>c</i>	14	14

Dans les galeries des tubercules j'ai pu constater la présence de lenticelles égales en tout point à celles des tubercules adultes. Dans la plupart de mes tubercules il n'y avait plus la moindre trace de l'amas floconneux en dedans des galeries. Dans quelques unes j'ai pu voir que des filaments de champignon aident à faire disparaître les restes du tissu desséché qui occupe au début la cavité des galeries nouvellement formées.

Les résultats des expériences des deux séries et notamment de la dernière, amènent à la conclusion suivante.

Pas plus que pour la croissance de Myrmecodias plus âgés, la présence de fourmis n'est nécessaire au développement des plantules.

Leurs tubercules croissent, les orifices prennent naissance et les feuilles se montrent hors de toute action possible de fourmis.

§ 3.

Jusqu'ici je me suis occupé presque uniquement du degré de „symbiose” entre la plante et les fourmis. Mes recherches m'ont conduit aux deux conclusions suivantes. D'abord que rien ne révèle une action stimulante et utile exercée par les fourmis sur le développement de la plante. Ensuite, qu'il n'y a pas lieu de considérer les particularités de la plante comme adaptations aux fourmis.

Comment faut-il donc expliquer la remarquable structure que présentent les *Myrmecodia*, notamment dans leurs tubercules, mais aussi dans leurs autres organes?

Je suis heureux de pouvoir dire que, dans la réponse à donner à cette question, je partage, en majeure partie, une opinion émise par M. Beccari¹⁾ ainsi que l'avis que mon savant ami M. Goebel a exprimé ici même²⁾.

Les particularités qu'offrent les *Myrmecodia* doivent être considérées comme adaptations protectrices contre le dessèchement; elles tendent à éviter à la plante toute perte d'eau et à réduire au minimum la transpiration. Elles s'expliquent par ce que la plante vit en épiphyte, dans un pays tropical, sur les branches d'arbres généralement peu feuillés (p. ex. le *durio zebethinus*).

Un aperçu succinct de mes recherches faites sur les différents organes du *Myrmecodia tuberosa* servira à appuyer cette manière de voir.

Feuilles.

Limbe. Dans une très jeune feuille l'épiderme de la face supérieure se compose de cellules allongées et grandes (fig. 1.

1) Loc. cit. p. 200, 201.

2) Annales VII p.

Pl. XXV). Bientôt ces cellules vont se diviser (fig. 2) tandis que l'épiderme de la face supérieure reste encore simple; celui-ci ne se dédouble que sur le tard. Le limbe adulte présente une structure reproduite dans la figure 3 de la même planche. L'épiderme de la face supérieure se compose de quatre assises; la plupart des éléments de l'assise interne ont épaissi leurs parois. L'épiderme de la face inférieure n'est que dédoublé. Dans aucune cellule de ces deux épidermes il n'y a de la chlorophylle.

D'après les investigations de M. M. Pfitzer, Vesque, Hegelmaier e. a. l'épiderme privé de chlorophylle, et notamment celui à plusieurs assises, joue toujours le rôle de réservoir d'eau¹⁾. Il n'est pas douteux qu'il en soit de même pour les feuilles de *Myrmecodia*. Sous d'autres rapports encore elles ressemblent à ce que M. Krüger a décrit pour les feuilles de *Pleurothallis*²⁾.

Il n'y a des stomates que sur la face inférieure de la feuille, chez le *Myrmecodia Petiole*. Le pétiole est toujours dépourvu de stomates et de lenticelles. La périphérie est occupée par une épaisse couche incolore, se composant de 17 à 22 assises de cellules, enveloppant le tissu à chlorophylle. La couche incolore tire son origine des assises externes de l'écorce du jeune pétiole et non de l'épiderme (les cellules épidermiques ne se divisent qu'une seule fois). Ses éléments ont un aspect collenchymateux (fig. 5a, 5b) à part quelques cellules plus épaisses. La majeure partie de la membrane de celles-ci se teint en rouge par la coralline et en brun par le chloroiodure de zinc; toutes les autres cellules de la couche se bleuissent par le dernier réactif.

Dans la partie périphérique de la couche incolore les éléments sont serrés les uns contre les autres, sans méats intercellulaires. Dans sa région interne et surtout dans le tissu à chlorophylle il y a de grands méats intercellulaires, qui res-

1) Je ne crois pas que l'objection soulevée contre cette manière de voir, par M. Tschirch (Linnaea 43, p. 148) soit fondée.

2) P. Krüger. Die oberirdischen Vegetationsorgane der Orchideen, Flora 1883 p. 507, 508.

semblent à ceux de plantes aquatiques et qui jouent certainement le même rôle. Nullepart en effet il n'y a de communication directe entre l'air ambiant et le tissu à chlorophylle du pétiole.

L'épaisse couche incolore du pétiole doit être considérée sans doute comme réservoir d'eau; ses éléments résistent à un dessèchement considérable sans mourir.

Je citerai trois des expériences que j'ai faites à ce sujet.

Une feuille adulte détachée vers l'insertion du pétiole est restée sur ma table dans le laboratoire de Buitenzorg pendant deux jours. Après ce temps le limbe avait conservé son aspect normal et ne s'était pas du tout flétri; par contre la couche blanche du pétiole était sillonnée de profondes rides. Alors, après avoir retranché le bout du pétiole (à 2 mm. de l'extrémité), j'ai placé la feuille dans l'eau. Immédiatement le bas du pétiole commençait à se gonfler et à reprendre la forme et les dimensions normales. ¹⁾ Dix minutes après avoir placé la feuille dans l'eau, j'ai enlevé un petit disque du bas du pétiole et je l'ai mis dans une solution assez concentrée de sel. Presque toutes les cellules de la couche incolore se plasmolisèrent et notamment les plus périphériques, qui avaient dû le plus souffrir du dessèchement.

Dans une autre de mes expériences j'ai laissé un fragment de pétiole, long de 4 à 5 centimètres, pendant trois jours sur ma table. Ensuite j'ai mis ce fragment, qui s'était profondément sillonné par le dessèchement, pendant une nuit dans l'eau. Le lendemain matin j'ai mis un disque, pris du milieu du fragment, dans une solution de sucre. Une plasmolyse très distincte dénotait partout la vie des cellules, dans les assises périphériques de la couche incolore pas moins bien qu'ailleurs.

Une autre fois encore j'ai laissé un pétiole pendant quatre ou cinq jours sur ma table.

Des tranches du pétiole desséchés placés dans l'eau gonflèrent

1) Tout le pétiole, de l'extrémité jusqu'au limbe, était redevenu normal 24 heures après.

tout de suite et reprirent leur forme normale. Seulement, il n'y avait plus moyen d'amener la plasmolyse des cellules; elles étaient mortes même celles de la couche incolore. Ceci prouve que l'imbibition des parois des cellules de la couche périphérique privée de chlorophylle, a une part considérable dans le rôle que joue cette couche ¹⁾.

Les figures 4a et 4b de la planche XXV représentent la même section d'un pétiole desséché (4a) et gonflé de nouveau après un séjour de 10 minutes dans l'eau (4b). Les figures 5a et 5b représentent des parties de la couche incolore d'un pétiole, après un dessèchement de deux jours.

Partie non renflée de la tige.

La tigelle encore verte est dépourvue de stomates. La tige de plantes plus âgées est recouverte d'une couche de liège, qui n'est pas percée par des lenticelles. L'écorce succulente se compose de parenchyme peu épais avec de petits méats intercellulaires, entremêlés de cellules parenchymateuses plus épaisses parfois assez nombreuses. Sur le passage de la tige au pétiole la différenciation de la couche protectrice périphérique du pétiole se fait subitement. Bien que la différenciation d'une pareille couche fasse défaut à la tige, celle-ci souffre beaucoup moins qu'on ne le croirait d'un dessèchement temporaire; l'expérience suivante le démontre. L'écorce d'un long fragment de tige, restée quatre jours sur ma table s'était distinctement ridée par suite du dessèchement. Une tranche assez épaisse de cette tige avait un diamètre de 12 mm. Après un séjour de 20 heures dans l'eau, cette tranche n'avait plus de rides du tout et son diamètre était devenu de 16 mm. Toutes ses cellules, aussi celles des assises externes de l'écorce, étaient facilement plasmolysables. Il me paraît probable qu'il faut assigner aux éléments épaissis, distribués dans le parenchyme de tous les organes de la plante, surtout une fonction mécanique. Sans doute elles aident à ré-

1) M. Giltay considérant, à juste titre, le collenchyme, en premier lieu comme tissu à »fonction mécanique», a néanmoins indiqué que dans quelques cas les parois collenchymateuses ont une grande affinité pour l'eau; voy. *Giltay, Het collenchym, Leiden, 1882, p. 167.*

partir plus également la pression exercée sur les tissus lors d'un dessèchement partiel. Elles jouent un rôle quelque peu comparable aux remarquables éléments sclérenchymateux décrits par M. Volkens pour les *Arthrocnemum* ¹⁾.

Bien que la tige ne se ramifie presque jamais, il y a des bourgeons latents aux aisselles des feuilles. Ces bourgeons sont tellement enfoncés et cachés (fig. 6, Pl. XXV) qu'il est assez difficile de les reconnaître ²⁾.

Il y a deux productions de la tige dont on ne conçoit pas trop bien l'utilité pour la plante. Ce sont d'abord les écussons qui portent les feuilles, décrits par M. Carnel, M. Beccari et par moi-même et figurés sur plusieurs des splendides planches de M. Beccari. Il est vrai qu'ils surplombent plus ou moins les alvéoles dans lesquels les fleurs sont enchassées. Seulement les fleurs sont tellement enfoncées et si bien protégées d'autres manières, qu'on ne voit pas à quoi leur servirait encore ce surcroît de protection. Peut-être les écussons contribuent-ils à bien cacher les alvéoles pendant les premiers stades de leur développement.

En second lieu il n'est pas clair quelle est la fonction qu'il faut assigner aux épines qui hérissent la tige et le tubercule. Contre quelles attaques ces épines doivent-elles prémunir la plante? On ne le sait pas.

Il est d'autant plus singulier qu'on ne puisse pas comprendre facilement le rôle de ces épines parcequ'elles proviennent d'une transformation bien rare. Elles ne sont autres que des racines transformées, comme M. Carnel l'a indiqué le premier. Fait sur lequel je suis revenu plus tard en détail. Bien que j'aie pu démontrer que les épines de *Myrmecodia* ont un cylindre central de racine et que à l'état jeune on reconnaît même facilement la coiffe ³⁾, je n'ai pas réussi à convaincre entièrement M. Bec-

1) Volkens, Z. Kenntn. d. Bezieh. zw. Standort und anat. Bau. Jahrb. bot. Gartens. Berlin, Bd. III, 1884, p. 37.

2) Parmi le très grand nombre de pieds que j'ai examinés, j'en ai vu quelques uns avec un ou deux rameaux. Lorsqu'on place dans l'eau une tige coupée, les bourgeons latents se gonflent et prennent un commencement de développement.

3) Annales, Vol. III, p. 156, Pl. XXIV, fig. 6, 7.

cari que les organes en question ont la valeur morphologique de racines.

„Sans vouloir m'opposer absolument contre cette manière de voir, dit M. Beccari, a me sembra che tali organi, anche quando hanno tutta l'apparenza di radici, debbano considerarsi come vegetazioni derivanti da deviamenti di fasci fibro-vascolari, ed organi che trovandosi in condizioni analoghe a quelle nelle quali funzionano le radici aeree, ne acquistino in parte la natura" ¹⁾).

Dans un très grand exemplaire de *Myrmecodia* rapporté de Tjipetir par mon ami le Dr. Burck, une grosse racine portait des racines latérales transformées en épines aussi.

Alvéoles.

Précédemment j'ai donné un schéma de la distribution des alvéoles sur la tige ²⁾. Bien que ce schéma représente la réalité, il ne donne pas une bonne idée de la disposition primaire des inflorescences. M. Beccari a parfaitement raison la-dedans. Aussi je renvoie pour ce point à ce que M. Beccari en a dit et au schéma publié par lui ³⁾.

Les fleurs naissent au fond des alvéoles, au milieu d'un amas dense d'écaillés et de longs poils. De la sorte les fleurs sont protégées pendant qu'elles se développent, contre le dessèchement. Les longs poils sont remplis de *tannin*. Ce fait mérite d'être signalé parceque, dans un assez grand nombre de cas déjà, on a constaté qu'une forte teneur de tannin constitue un des moyens par lesquels les tissus végétaux se protègent contre le dessèchement ⁴⁾.

Tubercules.

Structure.

Après tout ce qui a été dit des tubercules dans mon premier travail, je ne crois pas qu'il soit nécessaire d'entrer de nouveau

1) Loc. cit. p. 187.

2) Annales. Vol. III, Pl. XXIV, fig. 11.

3) Loc. cit. p. 180, 181.

4) Le fait signalé pour la première fois par M. *Warming* a été confirmé e. a. par M. *Goebeler* (Flora 1886, p. 489) et M. *Volkens* Sitzber. der Königl. Preuss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, 1886 VI, p. 14, 15. Comp. aussi *Warburg*, Ueb. die Bedeut. der org. Säuren, Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen, II, 1886, p. 76.

dans des détails sur ces organes. Il suffira de faire quelques courtes observations.

L'épiderme encore vert des plus jeunes tubercules est dépourvu de stomates. Sur le dehors de tubercules plus âgés je n'ai pas vu de lenticelles.

Dans quelques cas, j'ai pu constater que les jeunes galeries ne sont pas toujours, dès le début, en communication avec les autres galeries. Il n'est pas douteux cependant que cette communication s'établit plus tard.

Lorsqu'on examine des sections d'un grand nombre de tubercules qui se trouvent en croissance vigoureuse, on s'étonne de ne pas rencontrer plus souvent des galeries nouvellement formées. Celles-ci se reconnaissent tout de suite à l'amas floconneux de cellules mortes qu'elles renferment. Ce fait s'explique de la manière suivante. Après qu'un tubercule s'est accru énergiquement pendant un certain temps, il paraît qu'à un moment donné la plante a besoin d'un plus grand nombre de galeries. Alors plusieurs galeries se forment à la fois (fig. 4, Pl. XXIV; voy. l'explication des planches).

Dans mon premier travail j'ai indiqué le remarquable mode d'épaississement des tubercules. Je me permettrai de répéter que ce mode est le plus exceptionnel de tous ceux qu'on connaisse chez les dicotylédones. *Le tubercule s'épaissit considérablement sans cambium ordinaire.* L'épaississement du tubercule est le résultat de l'action combinée des nombreux phellogènes et de la croissance ultérieure dans le parenchyme d'origine phellodermique.

Les faisceaux fibro-vasculaires qui parcourent les lames entre les galeries, s'épaississent comme les autres faisceaux de dicotylédones (fig. 6 Pl. XXIV). Seulement, la direction dans laquelle se fait cet épaississement est pour chaque faisceau indépendante de celle des autres faisceaux (fig. 5). Cela est rendu possible par des divisions survenant sans ordre régulier aucun dans le parenchyme qui entoure les faisceaux (fig. 6)¹⁾.

1) La seule ressemblance qu'il y ait entre l'épaississement du tubercule et celui de la tige normale et de la racine, c'est que celles-ci n'ont pas de cambium inter-fasciculaire proprement dit.

Rôle du tubercule.

Le tubercule est en premier lieu un réservoir d'eau.¹⁾ La nature de son tissu parenchymateux et des expériences comme celles faites avec les pétioles et les tiges le démontrent. On peut laisser pendant longtemps une plante entière sur une table sans que la tige proprement dite et les feuilles se dessèchent; ce n'est que le tubercule qui se rétrécit et se ride alors. De jeunes tubercules fortement ridés par un dessèchement énergique se remettent entièrement lorsqu'on leur donne de l'eau.

D'autre part le rôle du tubercule est déterminé par celui des galeries.

Rôle des galeries.

J'ai décrit ici-même²⁾ comment dans la plupart des galeries il y a de nombreuses lenticelles. Dans la partie centrale de ces lenticelles on ne réussit pas, ou du moins très difficilement, à voir des méats intercellulaires. Par contre toute la partie de la lenticelle située autour de la colonne centrale ne renferme que de l'air. De cette façon les lenticelles établissent une communication directe entre le tissu de la plante et l'air qui se trouve dans les galeries. Si l'on tient compte du fait qu'à l'exception du dessous des feuilles, nullepart la superficie de la plante n'est munie d'organes permettant une communication directe avec l'air ambiant, il n'est pas difficile, maintenant, de concevoir quelle est la fonction des galeries munies de lenticelles.

C'est grâce aux galeries et à leurs lenticelles que la partie caulinaires de la plante est en communication directe avec l'air, sans que cette communication amène une perte quelque peu considérable de vapeur d'eau.

En effet l'atmosphère dans les galeries sera presque toujours à peu près saturée de vapeur d'eau. Les orifices des tubercules sont placés de manière à ce que le vent ne puisse pas y pénétrer.

Aussi M. Beccari a droit de penser des galeries „che in ori-

1) Beccari, loc. cit. p. 190.

2) Annales Vol. III, p. 144—147, Pl. XXIII, fig. 7—10.

gine non erano che una cosa accessoria (se non forse dannosa") 1). Au contraire, parmi toutes les adaptations à une station exposée aux effets nuisibles de la sécheresse, présentées par le *Myrmecodia tuberosa*, les galeries avec leurs lenticelles internes sont les plus remarquables.

Des adaptations du même genre, mais à un degré beaucoup moindre, sont présentées par les espèces de *Banksia*, le *Dryandra floribunda*, le *Nerium Oléander*, le *Calophorus elongatus*, le *Restio faviculata* 2) par le *Retama dasycarpa* et par d'autres plantes 3).

Dans toutes ces plantes la transpiration est amoindrie par la position des stomates dans des espèces d'alveoles, comme celles du *Nerium*, ou dans des fentes plus ou moins profondes, en forme de gouttières.

§ 4.

Les fourmis ne sont autre chose que simples commensaux dans les tubercules de *Myrmecodia*. Ces commensaux ne sont pour rien dans la construction de la demeure qu'ils habitent.

Tout naturaliste connaissant les tropiques conviendra qu'il n'y a rien de remarquable dans le fait, que des fourmis vont s'installer dans des tubercules construits comme ceux des *Myrmecodia* et des *Hydnophytum* 4). Les fourmis ne s'y installant pas, voilà ce qui serait difficile à expliquer.

Bien que simples commensaux, les fourmis sont peut-être de quelque utilité pour la plante: Les résultats de mes expériences d'il y a quelques années, faites au jardin de Buitenzorg; la culture

1) Loc. cit. p. 201.

2) *Tschirch*, Bezieh. d. anat. Baues d. Assim. Organe zu Klima und Standort. *Linnaea* 43, Berlin 1880/82, p. 240, 241.

3) *Volkens*, Jahrb. Bot. Garten Berlin III, 1884, p. 26 et: Zur Flora der aegyptisch-arabischen Wüste (Sitzber. Berlin, 1886, VI) p. 16, 17.

4) A dessein je n'ai pas nommé les *Hydnophytum* dans ce travail, pour ne donner lieu à aucun malentendu. Il est clair que les tubercules des *Hydnophytum* ont le même rôle que ceux des *Myrmecodia*. L'adaptation de toute la plante à sa station est beaucoup moins complète chez les *Hydnophytum* que chez les *Myrmecodia*.

du *Myrmecodia Beccarii* qui réussit très bien de graines dans les serres de Kew ¹⁾; le fait que, dès qu'on transporte des *Myrmecodia* de la forêt dans le jardin de Buitenzorg, les fourmis qui les habitent sont chassées et remplacées par d'autres fourmis, ayant sans doute d'autres habitudes et d'autres instincts, tout cela fait croire que les services que les commensaux rendent à leurs hôtes ne sont pas bien grands.

J'ai constaté qu'en effet ²⁾ les fourmis éloignent quelquefois de l'intérieur des tubercules les amas de cellules desséchées qui se trouvent dans les galeries nouvellement formées. On a vu plus haut que ces amas disparaissent d'eux-mêmes avec l'aide de mycéliums. Ainsi, si à leur place les fourmis obstruent partiellement quelques galeries avec leurs oeufs, le remède est pire que le mal.

J'ai aussi pu constater que les fourmis peuvent transporter parfois les graines de la plante ³⁾. Voici à quelle occasion j'ai pu m'assurer de ce fait. J'ai trouvé au beau milieu d'une galerie à l'intérieur d'un grand tubercule une graine qui, évidemment, n'avait pu y être amenée que par les fourmis. Si celles-ci transportent souvent les graines dans de pareils endroits, c'est un service bien négatif qu'elles rendent à la plante. D'ailleurs, d'autres agents pour transporter les graines ne manquent pas.

Les fourmis défendent la plante contre des agresseurs. C'est la manière de voir qu'on serait le plus enclin à accepter, surtout après avoir pris connaissance des belles recherches que M. Schimper vient de publier ³⁾. Seulement, pour cela il faudrait entr'autre des agresseurs spécialement nuisibles à la plante. J'ai longuement décrit ici-même ⁴⁾ comment j'ai pu observer à Buitenzorg, pendant plusieurs mois, des pieds de *Myrmecodia* quittés par leurs fourmis.

1) Voy. *Curtis's Botan. Magazine* N^o. 199. 1886.

2) Comp. ces *Annales* Vol. III, p. 154.

3) A. F. W. Schimper, *Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika*, Jena, Fischer 1888.

4) *Loc. cit.* p. 150—153.

Il ne m'a *pas* été donné de constater qu'en l'absence de fourmis d'autres insectes viennent causer des dommages aux feuilles ou aux autres organes de la plante. Néanmoins il est possible que d'en d'autres conditions, les ennemis ne manqueraient pas pour venir attaquer la plante en l'absence de fourmis.

Mais, même si l'on réussit à constater que, dans quelques cas, les tubercules des *Myrmecodia* fonctionnent comme corps de garde pour une armée de défenseurs, cette fonction est tout-à-fait *secondaire*. Elle n'a déterminé en rien l'acquisition des nombreuses propriétés remarquable que présente la plante.

Qu'on n'aille pas croire que je nie la réalité et l'importance de la Myrmecophilie parceque je ne l'admets pas pour les *Myrmecodia*, les *Hydnophytum* et les *Dischidia*. Il n'en est rien. Au contraire, je pense que dans plusieurs cas il y a une adaptation réciproque entre des plantes et des fourmis. La chose vient d'être prouvée pour les *Cecropia* et presque au même titre — pour l'*Acacia sphaerocephala* par M. Schimper¹⁾. Elle est très probable pour le *Clerodendron fistulosum* et pour d'autres plantes décrites par M. Beccari dans sa célèbre „Malesia”.

De même je suis porté à croire que, pour plusieurs plantes tropicales, les nectaires extra floraux sont des indices de relations mutuelles entre les plantes et les fourmis²⁾.

Seulement, il faut qu'on distingue bien, lorsqu'il s'agit de „symbiose” de fourmis et de plantes, entre le „commensalisme” et le „mutualisme”.

On est trop enclin à mon avis, à *admettre* toutes sortes d'adaptations des plantes aux fourmis, sans fournir des preuves suffisantes du bien fondé de cette manière de voir. M. Schimper aussi vient d'insister là-dessus en d'excellentes paroles³⁾.

1) Loc. cit.

2) Voy. Schimper, loc. cit. et Delpino *Funzione mirmecofila vel regno vegetale*. Bologna 1886.

3) Loc. cit. p. 23 et 24.

Plus qu'ailleurs, le botaniste qui veut s'occuper d'études dites „biologiques” dans un pays tropical, doit se munir de prudence et de méthode dans ses recherches. Mieux vaut, dans ce cas, être trop sceptique que de ne l'être pas assez.

Voorschoten, 8 Mars 1888.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Planche XXIII.

Fig. 1 et 2. Culture de jeunes *Myrmecodia*, faite dans le laboratoire, à l'abri de fourmis. Les figures sont des reproductions de photographies, prises de la même culture en deux positions différentes.

Semis du 12 Février 1886; photographies du 11 Mai 1886. *Grandeur naturelle.*

- » 1a. Graine (pyrène) mûre. *Grandeur naturelle.*

Planche XXIV.

- » 1a. Plantule prise très jeune au jardin, sans orifice au tubercule, le 5 Février 1866, cultivée ensuite dans le laboratoire, à l'abri de fourmis, et dessinée le 22 Mai 1886. *Grandeur naturelle.* *Cot.* insertion de cotylédon; *f*¹, feuille de la première paire; *f*² feuille de la seconde paire.
- » 1b. Tubercule de la même plantule vu d'en bas; montrant un orifice tout-à-fait ouvert et un second en train de s'ouvrir.
- » 1c. Pellicule du second orifice en train de se déchirer. Faible grossissement.
- » 2a. Plantule provenant d'une graine semée dans le laboratoire à l'abri de fourmis. Semis du 11 Février 1886; dessinée le 29 Mai 1886. *cot.* paire de cotylédons; *f*¹ première paire de feuilles. *Grandeur naturelle.*
- » 2b. Tubercule de la plantule fig. 2a, vu d'en bas, montrant l'orifice. *Grandeur naturelle.*

Fig. 2c. Section menée vers le milieu du tubercule de la plantule fig. 2a; on distingue trois galeries. *Grandeur naturelle.*

- » 3a. Plantule prise très jeune au jardin le 5 Février et cultivée au laboratoire jusqu'au 3 Juin 1886. *Grandeur naturelle.*
- » 3b. Tubercule de la plantule fig. 3a vu d'en bas. L'ouverture de la galerie est encore recouverte d'une pellicule encore entièrement intacte mais très mince. *Grandeur naturelle.*
- » 3c. Partie d'une section longitudinale du tubercule de la fig. 3a, montrant la pellicule qui recouvre la galerie. *ph. i.* phellogène interne; *ph. e.*, phellogène externe. Object B, ocul. 2 de Zeiss.
- » 4. Section transversale d'un tubercule âgé. Les parties marquées de x contenaient un amas floconneux, reste du tissu desséché. *Grandeur naturelle.* Cette figure est obtenue par un procédé en quelque sorte autotypique; j'ai induit la surface fraîchement coupée du tubercule d'une fine poudre de crayon, après quoi j'ai fait une empreinte sur de papier.
- » 5. Section transversale d'une lame d'un tubercule; montrant la position irrégulière des faisceaux fibro-vasculaires. *Gross. 2½.*
- » 6. Section transversale d'un faisceau fibro-vasculaire d'une des lames d'un tubercule. Object. B, ocul. 2 de Zeiss.

Planche XXV.

Fig. 1. Section transversale du limbe d'une très jeune feuille. *ep.*, épiderme de la face supérieure. Object. D, ocul. 2 de Zeiss.

- » 2. Partie d'une section transversale du limbe d'une feuille un peu plus âgée que celle de la figure précédente. *ep.* épiderme de la face supérieure. Object. D, ocul. 2 de Zeiss.
- » 3. Partie d'une section transversale du limbe d'une feuille adulte. *ep.* épidermes, celui de la face supérieure est en haut. Object. D., ocul. 1 de Zeiss.
- » 4a. Section transversale d'un pétiole

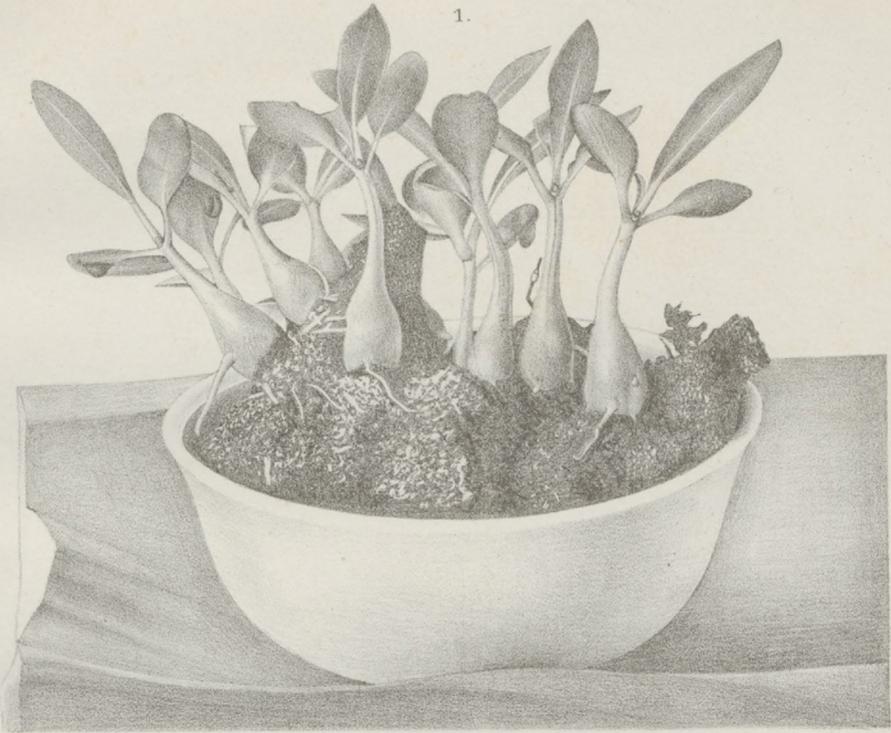
de feuille détachée après un dessèchement de *deux jours*.

Fig. 4b. La même section de la figure 4a après une immersion dans l'eau de 10 minutes. Les deux figures 4a et 4b ont été dessinées au même grossissement à la chambre claire.

- » 5a et 5b. Parties d'une coupe transversale d'un pétiole de feuille détachée, après un dessèchement de *trois jours*. Après une immersion dans l'eau de 10 minutes toutes les cellules reprirent leurs formes primitives, seulement le corps protoplasmique des cellules était mort.
- » 6. Section menée par un bourgeon axillaire. Gross. \pm 25 diam.

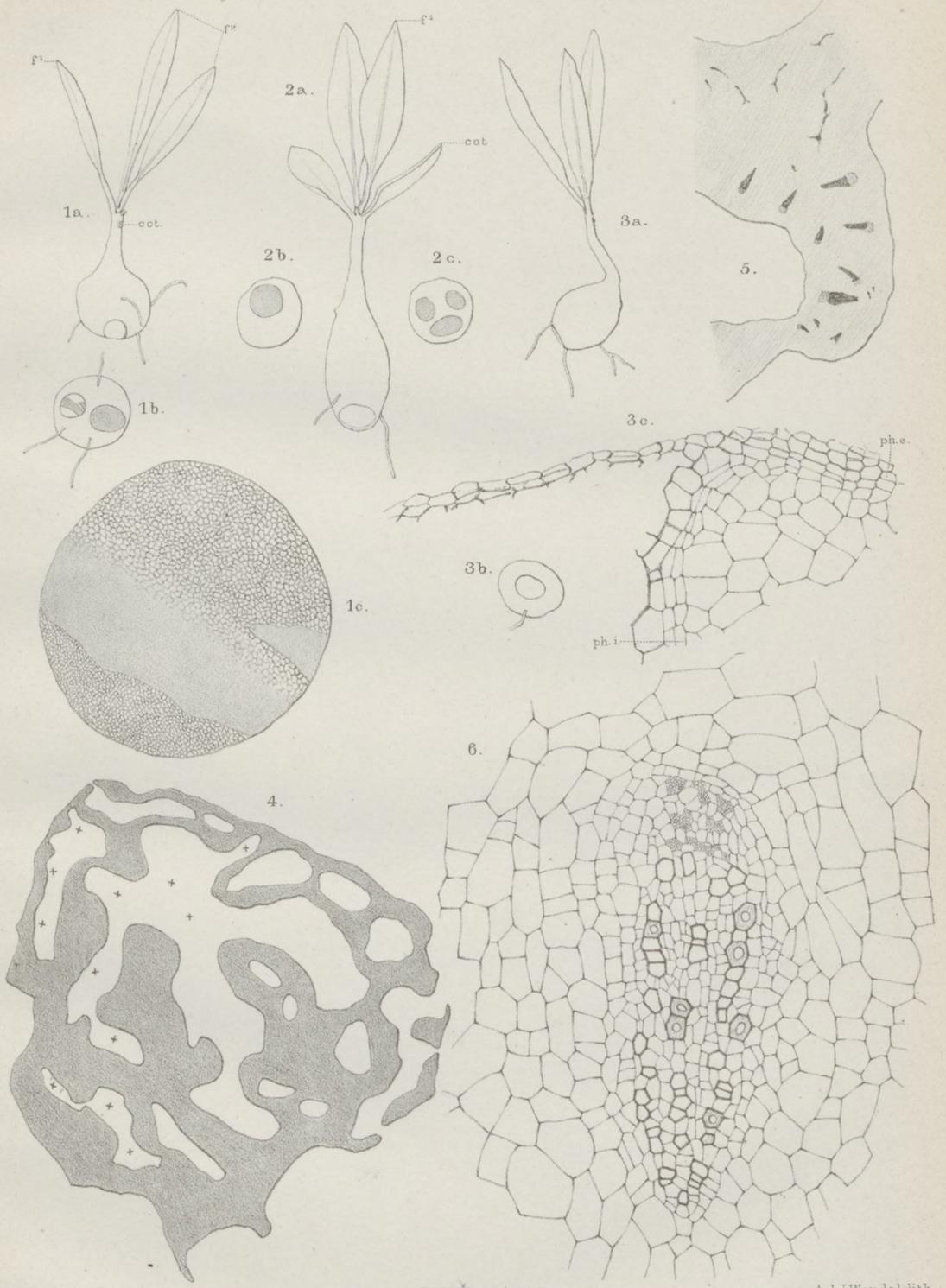
1.

1a.



2.



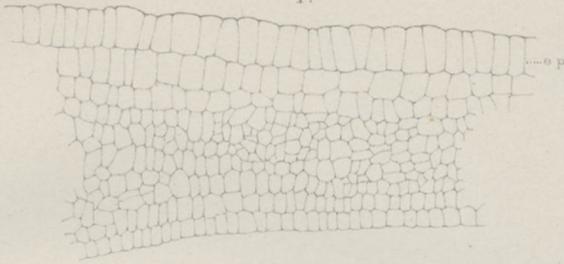


M. Treub del.

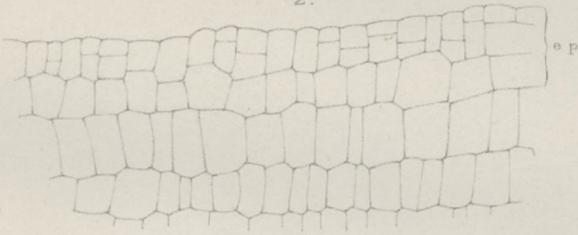
P.W.M. Trap impr.

A.J.J. Wendel lith.

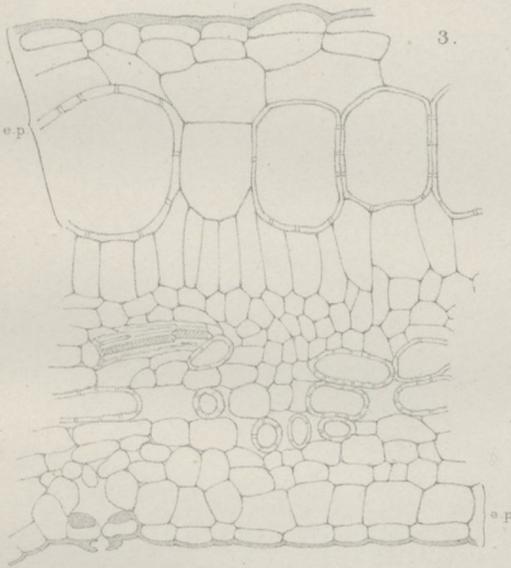
1.



2.



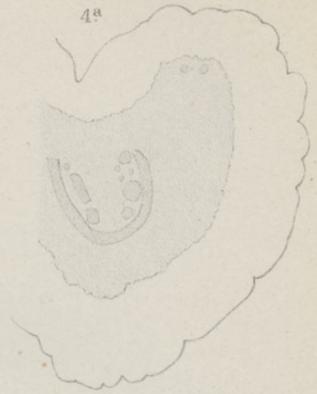
3.



6.



4^a



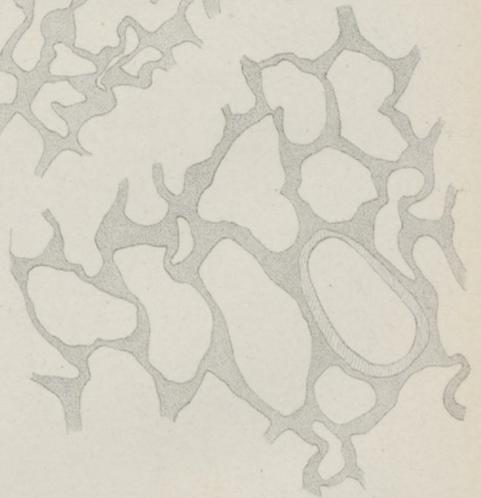
4^b



5^b



5^a



NOTICE¹⁾ SUR LA NOUVELLE FLORE DE KRAKATAU

PAR

M. T R E U B.

Peu porté aux communications préliminaires j'ai cru pouvoir faire exception cette fois; et cela pour deux raisons. D'abord, parceque on ne sait absolument rien sur la manière dont une île volcanique se recouvre d'une végétation entièrement nouvelle. Ensuite, parceque les données que je puis fournir sur la nouvelle flore de Krakatau sont dûment acquises dès aujourd'hui; il n'y a pas lieu de craindre qu'elles seront infirmées par des recherches ultérieures.

C'est grâce à l'obligeance de l'ingénieur en chef des mines M. R. D. M. Verbeek, savant géologue et historiographe connu de l'éruption de Krakatau, que j'ai pu visiter l'île, presque trois ans après qu'elle avait été le théâtre de l'épouvantable sinistre.

Les informations sur Krakatau prises, vers cette époque, auprès des marins, laissèrent subsister des doutes sur la question essentiellement intéressante aux botanistes, savoir si l'île montrait de nouveau un commencement de végétation. D'aucuns prétendirent que l'épaisse couche de pierre ponce qui la recouvre

1) Cette notice contient un aperçu d'une communication faite par l'auteur à l'académie des sciences d'Amsterdam, dans la séance du 28 Janvier 1888. »J'ai l'intention de visiter de nouveau Krakatau en compagnie de mon ami le Dr. W. Burck. J'espère que nous pourrons publier dans la suite un travail détaillé sur la nouvelle flore de l'île.»

était toujours nue et partout stérile. D'autres affirmèrent, au contraire, avoir distinctement reconnu par ci par là, à l'aide de longues-vues, des plantes d'une certaine hauteur.

Lorsque nous approchions de Krakatau dans la matinée du 19 Juin 1886, nous ne tardions pas à distinguer d'assez nombreuses plantes; et cela non seulement près du niveau de la mer, mais tout aussi bien sur les hauteurs et même vers le sommet de l'île.

Il importe de dire tout de suite que l'île actuelle — c'est-à-dire la partie qui a subsisté après l'éruption ¹⁾ — a la forme d'une montagne isolée dans la mer, s'élevant d'un côté presque à pic jusqu'à une altitude d'environ 2500 pieds. Les versants du côté opposé sont beaucoup plus inclinés, mais toutefois assez rapides. La plage est très étroite; au pied de l'énorme paroi sensiblement verticale, il n'y en a pas du tout.

On peut se faire une idée de la forme de Krakatau à l'aide de la petite carte ci-jointe (Pl.) sur laquelle j'ai fait indiquer encore les distances qui séparent l'île qui nous occupe de la côte de Sumatra et de Sibesie d'une part et de la côte de Java d'autre part.

Avant de faire l'énumération des plantes que j'ai trouvées à Krakatau, et avant d'entrer dans quelques considérations au sujet de cette nouvelle florale, il s'agit de s'occuper brièvement de deux points.

En premier lieu il est indispensable de prouver que la flore actuelle doit être considérée comme nouvelle et qu'elle n'est pas issue des restes de la végétation luxuriante qui occupait l'île avant l'éruption. Rien n'est plus facile d'ailleurs, que de fournir cette preuve. Lors de l'éruption les arbres terrassés ou brisés par de violentes rafales ont dû être à moitié carbonisés, vu la température extrêmement élevée qui a certainement régné sur toute l'île. Ensuite Krakatau a été couvert, depuis le sommet jusque bien au delà du niveau de la mer, d'une couche de cendres et de pierre ponce brulantes. Cette couche a une épaisseur variant

1) La grande éruption de Krakatau a eu lieu du 26 ou 28 Août 1883.

entre *un* mètre et *soixante* mètres. Dans ces conditions là il est clair qu'aucun vestige de la flore n'a pu subsister après le cataclysme. La graine la plus persistante et le rhizome le mieux protégé ont du perdre à jamais toute vitalité.

Point n'est besoin de discuter la possibilité que les plantes nouvellement installées à Krakatau, y soient amenées par l'intermédiaire de l'homme. L'île est inhabitée, inhabitable et difficile à visiter.

Enfin, la composition elle-même de la flore actuelle de Krakatau, démontre une fois de plus qu'elle n'a pu tirer son origine ni de la flore antérieure ni par l'intervention de l'homme.

Il me semble nécessaire de dire, en second lieu, quelques mots des vues généralement adoptées sur l'origine des flores des îles. Cette question considérée à juste titre comme une des plus importantes de la géographie botanique, a été traitée dans nombre de livres et de mémoires de grande valeur. Il n'entre pas dans la nature de cette courte notice de faire de nombreuses citations. Cependant, je ne puis me défendre de signaler les excellents mémoires sur les flores insulaires et leurs origines, publiés il y a deux ans par M. W. Botten Hemsley de Kew. Dans ces mémoires, qui forment ensemble le premier volume de la partie „Botany” des célèbres „Challenger Reports”, M. Hemsley a réuni et discuté toutes les données ayant trait au sujet.

Tout ce qui se trouve dans la littérature sur l'origine de flores insulaires se rapporte aux îles de corail. Ce sont les seules pour lesquelles des observations directes ont été possibles jusqu'ici.

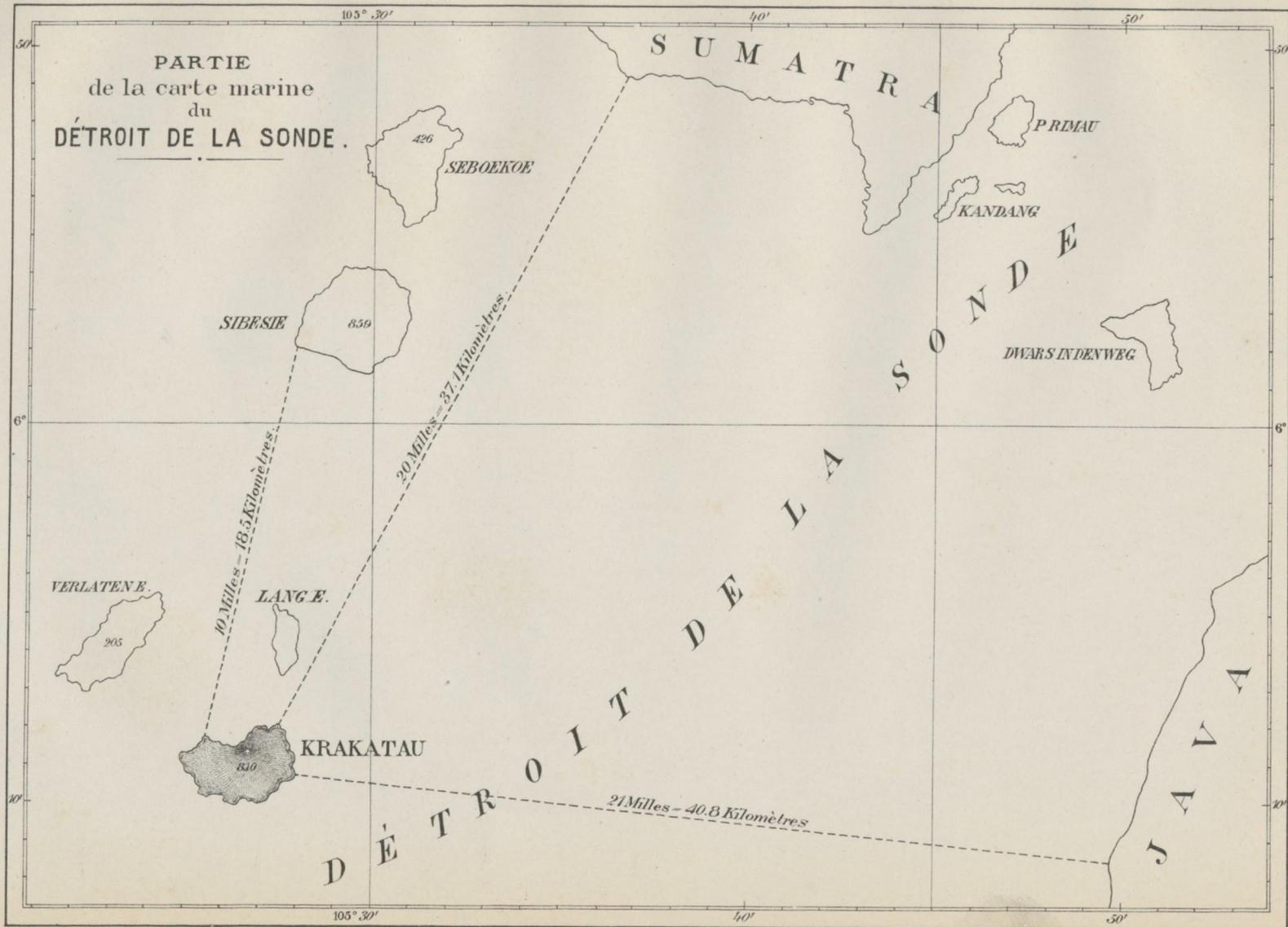
Lorsque une de ces îles a commencé à s'élever au-dessus du niveau de la mer, quelques graines amenées de lointains rivages par des courants océaniques viennent donner contre l'ilôt naissant. Arrêtées pour tout de bon dans leur course passive, ces graines vont germer et donner naissance aux premiers végétaux de l'île. Pour que des graines, et des fruits, puissent jouer ce rôle de premier agent colonisateur il faut qu'elles puissent flotter longtemps dans la mer et ne pas perdre leur faculté germinative. Ces deux qualités étant rarement réunies, le nombre des végétaux qui surgissent dans une de ces récentes îles de corail

est très restreint. Ce sont toujours les mêmes plantes, généralement des arbres, auxquelles revient le rôle de premier agent colonisateur; il y a tout au plus une trentaine d'espèces qui entrent en ligne de compte.

Une fois l'îlot garni de quelques arbres, un second agent colonisateur survient. Ce sont des oiseaux et parmi eux surtout des pigeons océaniques (souvent le *Carpophaga oceanica*) qui vont jouer ce rôle, en venant se reposer sur les arbres après leur vol de longue durée. Frugivores ils déposent sur l'île avec leurs excréments des graines de plusieurs plantes, qui ne tarderont pas à constituer un élément nouveau et important de cette flore in statu nascendi. Courants océaniques et oiseaux voilà ainsi les deux agents auxquels sont redevables de leurs flores les îles de corail récemment émergées. Le vent ou des causes fortuites peuvent amener plus tard des spores ou des graines d'autres plantes, mais celles-ci trouveront alors le terrain préparé par leurs devancières apportées par la mer ou par les oiseaux.

Maintenant, comment une haute île volcanique, montagne sortie subitement de la mer lors d'une éruption, se couvre-t-elle de plantes? Ou, ce qui revient à la même chose pour le botaniste, un volcan formant une île, ayant perdu toute sa végétation par une éruption, comment reprend-il une nouvelle flore? Ces questions n'ont j'amaï été posées de manière catégorique, autant que je sache. Il n'y a pas de quoi s'en étonner parcequ'on n'aurait pu donner que des réponses tout-à-fait hypothétiques. Personne n'a été à même jusqu'ici d'assister à la venue d'une nouvelle flore sur une île volcanique.

D'après les connaissances acquises sur l'origine des flores d'îles de corail, je ne crois pas trop m'éloigner de la vérité en admettant qu'on devait se représenter l'avènement d'une flore sur une de ces îles volcaniques, de la manière suivante. Le littoral de l'île se couvre de plantes à l'aide des graines amenées par les courants océaniques et par les oiseaux tout comme chez les îles de corail. Les éléments qui composent la flore de cette bande littorale remonteront petit-à-petit les versants de l'île; cela est



possible parce que la plupart de ces plantes, bien que préférant une station saline, croissent vigoureusement encore éloignées de la plage et à une assez grande altitude. Cependant, plus la bande végétale originaire de la plage remonte et plus sa marche se ralentira. Finalement ce sera presque uniquement par l'entremise des oiseaux que les parties les plus élevées de l'île se peupleront de plantes. Une fois toute l'île couverte d'un tapis végétal peu dense encore, le terrain sera peu-à-peu préparé à recevoir d'autres plantes dont les spores ou les graines sont amenées par le vent ou par d'autres causes.

Revenons maintenant à Krakatau pour voir ce que nous apprend la réalité.

Il est clair, après tout ce qui a été dit, qu'il faut bien distinguer la flore de la plage de celle de la montagne proprement dite, puisque nous savons déjà qu'il y a des plantes sur Krakatau jusqu'à une altitude de plus de 2000 pieds.

J'ai visité Krakatau à deux reprises entre le 19 et le 24 Juin 1886. J'ai récolté sur la plage des graines ou des fruits des plantes suivantes :

Heritiera littoralis Dryand (1).

Terminalia Catappa L. (2).

Cocos suceifera L. (1).

Pandanus spec. (1).

Barringtonia speciosa L. (5).

Calophyllum Inophyllum L. (3).

Pandanus spec. (1).

Les chiffres après les noms des plantes indiquent le nombre des fruits et des graines récoltées. Ensuite j'ai trouvé sur la plage quelques jeunes pieds des espèces suivantes :

Erythrina spec. (Sades) Schadewron

Calophyllum Inophyllum L. Goum

Cerbera Odallam Gaertn.

Hernandia sonora L.

Deux *Cyperacées*.

Ipomoea pes-caprae Sw. Wunde

Gymnothrix elegans Buse.

Scaevola Koenigii Vahl.

D'accord avec les prévisions, toutes les plantes et les graines rencontrées sur le littoral de Krakatau, à l'exception du *Gymnothrix elegans*, graminée fréquente à Java, appartiennent à la liste des espèces qui peuplent les îles de corail récemment émergées.

Dans l'intérieur de l'île, sur la montagne proprement dite, j'ai trouvé les espèces suivantes :

Phanérogames.

Wollastonia spec.

Deux espèces de *Conyza*.

Senecio spec.

Scaevola Koenigii Vahl.

Gymnothrix elegans Büse.

Phragmites Roxburghii N. ab E.

Tournefortia argentea L.

Fougères.

Gymnogramme calomelanos Kaulf.

Acrostichum scandens J. Sm.

Blechnum orientale L.

Acrostichum aureum Cav.

Pteris longifolia L.

Nephrolepis exaltata Schott.

Nephrodium calcaratum Hook.

Nephrodium flaccidum Hook.

Pteris aquilina L. var.

Pteris marginata Bory.

Onychium auratum Kaulf.

La détermination des Fougères est due à l'obligeance de M. le Dr. W. Burck.

La liste donne lieu aux observations suivantes.

D'abord on voit que la nouvelle flore de l'intérieur de Kra-

katau¹⁾ est entièrement différente de celle du littoral, puisqu'il n'y a que deux espèces rencontrées tant sur la plage que sur la montagne. Ensuite la présence de quatre composées mérite d'être signalée. Il n'est pas douteux que leurs graines aient été amenées à Krakatau par le vent, contrairement à l'opinion généralement partagée en géographie botanique, d'après laquelle des graines de composées ne sauraient presque jamais être transportées par le vent à travers un bras de mer même très étroit²⁾.

Enfin le grand nombre d'espèces de Fougères constitue le résultat le plus intéressant du relevé. Parmi ces onze espèces de Fougères il n'y en a que deux, l'*Acrostichum aureum* et le *Nyphrolepis exaltata* qui sont très répandues dans les îles des régions chaudes. Pour ces deux espèces préférant probablement un sol plus ou moins imprégné de matières salines, Krakatau a pu présenter quelques avantages sous ce rapport; pour les neuf autres espèces cela n'est pas le cas.

Mais il y a plus. Pour juger de l'importance relative de végétaux appartenant à des groupes différents, dans le repeuplement d'une contrée, il ne s'agit pas en premier lieu du nombre d'espèces mais du nombre d'individus. Me plaçant à ce point de vue, je puis formuler ainsi le résultat du relevé fait à Krakatau :

Trois ans après l'éruption la nouvelle flore de Krakatau se composait presque uniquement de Fougères. Les Phanérogames ne se trouvaient qu'isolément, par ci par là sur la plage ou sur la montagne même.

C'est ainsi aux Fougères que revient le rôle de préparer le terrain pour la végétation phanérogamique, qui couvrira de nou-

1) J'ai encore trouvé deux Mousses sur Krakatau. Les ayant envoyé à M. v. d. Sande Lacoste à Amsterdam avec prière d'en faire la détermination, j'espérais en apprendre les noms en revenant en Europe. De retour en Hollande j'ai appris la triste nouvelle de la mort du Dr. v. d. Sande Lacoste, survenue pendant mon voyage vers l'Europe. Il suffira de dire ici que les deux Mousses en question ne jouent pas de rôle important dans le repeuplement de Krakatau.

2) Les distances de Krakatau à Sibésie, Sumatra et Java, sont de 10, 20 et 21 milles (voy. la carte ci-jointe). Les deux petites îles »Lang eiland" et »Verlaten eiland" entièrement ravagées lors de l'éruption, étaient toujours absolument désertes à l'époque de ma visite à Krakatau.

veau l'île dans la suite, comme elle l'a couverte avant l'éruption.

Que de nombreuses spores de Fougères viennent tomber sur Krakatau, voilà ce qui n'est pas étonnant du tout, puisque le vent amène même des graines de Phanérogames sur l'île. Mais ce qui est presque incompréhensible quand on se trouve sur place, c'est comment les Fougères et leurs prothalles réussissent à vivre dans des conditions aussi désavantageuses. Chimiquement et physiquement les matières volcaniques qui recouvrent Krakatau constituent un sol des plus arides. Pour donner une idée de la composition chimique de ce substratum offert aux plantes, je reproduis, d'après M. Verbeek ¹⁾, le résultat de deux analyses :

	N ^o . 7a.	N ^o . 9a.
Si O ₂	61,36	68,99
Ti O ₂	1,12	0,82
Al ₂ O ₃	17,77	16,07
Fe ₂ O ₃	4,39	2,63
Fe O	1,71	1,10
Mn O	0,41	0,28
Ca O	3,43	3,16
Mg O	2,32	1,08
K ₂ O	2,51	1,83
Na ₂ O	4,98	4,04

M. Verbeek ajoute: „la cendre foncée N^o. 7a est probablement le produit le plus basique, la ponce N^o. 9a le produit le plus acide que le Krakatau ait rejetés en 1883.” Il a été dit de l'île d'Ascension que son sol ressemble à du verre pulvérisé. Il est évident qu'on pourrait dire la même chose de Krakatau.

Quant aux conditions physiques, la pierre ponce et les cendres de couleur grisâtre qui recouvrent Krakatau, sont continuellement chauffées par un soleil brûlant, sans qu'il y ait trace d'ombre.

Avec l'aide de mon ami le Dr. Burck j'ai effectué, dans le laboratoire du jardin de Buitenzorg, des semis de spores des Fougères rapportées de Krakatau, sur toutes sortes de substratum. Il s'agissait de voir si les prothalles et les jeunes plantu-

1) R. D. M. Verbeek, Krakatau, Batavia, imprimerie de l'état 1885/86, p. 309.

les de ces Fougères présentent des adaptations particulières, les mettant en état de résister à des conditions aussi peu favorables que celles présentées par le sol de Krakatau. Dans un examen, qui n'a pu être que sommaire ¹⁾, rien n'a révélé la présence d'adaptations particulières, ni chez les prothalles ni chez les plantules.

Constatant sur place la prédominance des Fougères à Krakatau, les questions suivantes se présentèrent d'abord à l'esprit. Comment les spores des Fougères peuvent elles germer dans de pareilles conditions; n'y a-t-il pas de végétaux d'ordre inférieur qui recouvrent la pierre ponce et les cendres d'une mince couche offrant aux spores la possibilité de germer? En premier lieu j'ai pensé à de petits lichens. Seulement je n'ai pas réussi à trouver un seul lichen dans toute l'île. Mais par ci par là on distinguait à la surface des cendres et de la pierre ponce une couche glauque ou verdâtre, provenant évidemment d'Algues. Un examen minutieux à la loupe faisait découvrir presque partout la même chose, bien qu'à un degré moins prononcé. J'ai récolté alors dans de nombreux endroits des échantillons de la couche superficielle du sol de Krakatau, pour en faire l'étude à Buitenzorg.

Il s'est trouvé que les cendres et la pierre ponce composant le sol de Krakatau, sont presque partout couvertes d'une mince couche de Cyanophycées.

J'ai constaté la présence à Krakatau de six espèces de ces algues, savoir: un *Tolypothrix*, un *Anaboena*, un *Symploea* et trois espèces de *Lyngbya*. Je distinguerai provisoirement ces trois espèces par les noms suivants:

Lyngbya Verbeekiana, épaisseur sans gaines de 1,9 à 3,4 μ , avec les gaines de 5 à 6,8 μ .

Lyngbya minutissima, épaisseur maximum, sans gaines 1,03 μ , avec gaines 1,38 μ .

Lyngbya intermedia, épaisseur sans gaines de 1,73 à 3,45 μ , avec les gaines de 1,73 à 3,45 μ .

De beaucoup la plus fréquente de ces espèces, est le *Lyngbya*

1) Par cause de l'indisposition qui m'a obligé à retourner pour quelque temps en Europe.

Verbeekiana; ensuite vient le *Lyngbya minutissima*. Ces deux algues sortent très souvent de leurs gaines.

Grâce à ces six espèces d'algues et à leurs gaines vides, et notamment des deux *Lyngbya* que je viens de nommer, le sol aride de Krakatau est recouvert d'une mince couche gélatineuse et hygroscopique. Pour moi, il n'y a pas de doute que seule la présence de cette couche met les spores de Fougères et de mousses, en état de germer. Sur un des échantillons du sol de Krakatau, j'ai trouvé une spore de *Pteris longifolia* avec un filament germinatif de trois cellules, emprisonnée dans un réseau de gaines du *Lyngbya Verbeekiana*.

Les algues préparent le terrain aux Fougères, en quelque sorte comme celles-ci le feront à leur tour aux Phanérogames.

Admettons maintenant un instant que Krakatau au lieu de n'être éloigné que d'une vingtaine de milles de Java et de Sumatra, se trouvât isolée dans la mer à une très grande distance de toute terre couverte de plantes. Qu'arriverait-il? La bande de Phanérogames, installés sur le littoral de l'île, remonterait la montagne jusqu'à une certaine hauteur, refoulant les Fougères. Seulement cette marche s'arrêterait à une altitude ne convenant plus aux éléments de la flore littorale. Vu l'isolement de l'île, des graines d'autres Phanérogames aptes à vivre à de plus grandes altitudes, n'arriveraient jamais ou presque jamais dans cette station perdue dans l'océan. Par conséquent les Fougères conserveraient à tout jamais la prédominance dans les régions supérieures de l'île, peut-être en compagnie de quelques Lycopodes, et les Phanérogames resteraient restreintes aux régions inférieures et à la plage.

Ce que nous venons de supposer pour Krakatau se trouve réalisé pour Juan Fernandez et pour Ascension.

Juan Fernandez, petite île volcanique, est située à 400 milles de la côte du Chili. M. Moseley a dit de sa flore: „There are upwards of 24 species of Ferns growing in this small island and in any general view the Ferns form a large proportion of the main mass of vegetation”.

Ascension, île entièrement volcanique, à peu près de la même hauteur que Krakatau, a un sol qui a été décrit ainsi: „St. Helena has been called a barren rock, but it is a paradise as compared with Ascension, which consists of a scorched mass of volcanic matter in part resembling bottle-glass, and in part coke and cinders”. Dans sa „Lecture on insular floras” Sir Joseph Hooker s'est exprimé de la manière suivante sur l'île et la végétation qui la recouvre: „A small green peak, 2800 feet above the sea, monopolises nearly all the vegetation which consists of Purslane, a grass and a Euphorbia in the lower parts of the island, whilst the green peak *is clothed with a carpet of ferns*, and here and there a shrub”.

J'ai tenu à ajouter ces données sur Juan Fernandez et sur Ascension pour faire ressortir que les faits constatés pour Krakatau ne constituent pas une exception, d'ailleurs peu probable.

Aussi je crois, finalement, pouvoir m'énoncer ainsi:

Lors de l'avènement d'une nouvelle flore dans une île volcanique se trouvant dans les conditions de Krakatau, les Phanérogames seront toujours devancés par les Fougères, et cela sans doute grâce à la moindre différenciation physiologique de celles-ci.

Après qu'une île — ou une partie d'un continent — a été ravagée par une éruption et recouverte de matières volcaniques, les Cryptogames vasculaires — et notamment les Fougères — jouent encore actuellement par exception un rôle qui leur revenait très souvent dans les périodes lointaines où ils avaient la prédominance sur la surface terrestre.

Voorschoten, le 3 Mars 1888.

NOTES PHYTOCHIMIQUES

PAR

J. F. EYKMAN.

Parmi les jardins botaniques des tropiques, le jardin de *Buitenzorg* est devenu de la plus grande importance pour le naturaliste depuis l'installation du laboratoire d'anatomie et de physiologie. Celui-ci, fondé en 1884, a aplani toutes sortes de difficultés qu'on éprouve faute d'instruments et d'appareils indispensables à toute expérience même la plus simple. Il permet aux botanistes, tant anatomistes que physiologues et même aux phytochimistes, pharmacologues e. a. de résoudre sur place des questions importantes pour lesquelles les plantes desséchées des herbiers sont absolument insuffisantes.

Désireux de faire la connaissance de la flore des tropiques et visitant dans ce but le jardin de Buitenzorg, les nouvelles acquisitions et surtout la bienveillance et l'hospitalité de M. le Directeur Dr. M. Treub me décidèrent à prolonger mon séjour de quelques mois (Nov. 1885—Fevr. 1886), afin d'entreprendre des analyses provisoires de différentes plantes que je croyais intéressantes au point de vue phytochimique ou toxicologique.

Avec une partie des utensiles chimiques du laboratoire, mise gracieusement à ma disposition, je pus installer un petit labo-

ratoire spécial, propre à y faire des analyses chimiques pas trop compliquées.

Bien que toutes mes observations et par conséquent mes résultats portent un caractère provisoire et inachevé, je satisfais volontiers à la demande du Directeur d'en donner un aperçu sommaire dans ses Annales; peut-être d'autres naturalistes y trouveront occasion de visiter le jardin de Buitenzorg dans le même but et contribueront aux progrès de nos connaissances phytochimiques de la flore tropicale.

Vu le grand nombre (plus de 9000) des différentes espèces se trouvant dans le jardin, j'ai dû me borner à des méthodes très simples pour obtenir des indices sur la présence des principes principaux, tels que glucosides, alcaloïdes etc.

Quoique je me sois procuré des indications plus ou moins détaillées sur plus de mille espèces, il n'y en a que deux cents environ que j'ai pu examiner dans le laboratoire sur la présence d'alcaloïdes etc. J'en communiquerai quelques faits principaux.

En premier lieu je croyais utile d'évaluer l'alcaloïde dans les différentes espèces d'Erythroxyton, cultivées dans le jardin. Le cocaïne, ayant reçu très récemment sa grande importance dans la médecine et valant à cette époque encore 4 à 5 mille francs le k°, se trouverait peut-être dans ces Erythroxytonées, parmi lesquelles l'E. montanum et E. retusum sont de grands arbres, indigènes des Indes.

C'est pourquoi j'analysai les feuilles fraîches cueillies d'E. coca, E. laurifolium, E. montanum, E. retusum, Sethia acuminata et les écorces d'E. retusum et montanum. Les feuilles furent séchées avec soin, réduites en poudre et extraites avec l'alcool par percolation, jusqu'à ce que la liqueur décollait presque incolore.

Après la distillation, le résidu aqueux additionné d'un peu d'acide sulfurique fut filtré après le refroidissement, tandis que la partie restée insoluble fut extraite plusieurs fois au moyen de nouvelles quantités d'eau acidulée. Les liquides combinés, dont la quantité était à peu près égale à celle de la poudre de feuille

employée, furent filtrés, alcalifiés et secoués à quatre reprises avec du chloroforme. Les résidus chloroformiques, séchés dans un courant d'air au bain-marie, furent pesés.

A cause de la grande teneur en matières tanniques etc. les écorces furent analysées en traitant la poudre avec de l'alcool et de la chaux. Les alcoolatures, presque incolores, furent mélangées avec une solution d'acide oxalique et soumises à la distillation; les résidus aqueux furent filtrés, alcalifiés par le natron caustique, secoués avec le chloroforme etc.

J'obtins les résultats suivants:

Ecorce d' <i>Erythroxylon montanum</i>	0.0315	gr. par 100 gr. poudre			
" " " <i>retusum</i>	0.0410	" " " " "			
Feuilles de <i>Sethia acuminata</i>	0.1250	" " " " "			
" d' <i>Erythroxylon montanum</i>	0.1281	" " " " "			
" " " <i>laurifolium</i>	0.1605	" " " " "			
" " " <i>retusum</i>	0.1675	" " " " "			
" " " <i>coca</i>	1.3196	" " " " "			

Les chiffres cités montrent que la valeur des feuilles de l'*E. coca* surpasse de beaucoup celle des autres matières analysées et que la formation de l'alcaloïde dans l'*E. coca* cultivée à Buitenzorg est assez considérable.

Le chiffre de 1.3196 % est cependant celui de l'alcaloïde total et non du cocaïne seul. Afin d'évaluer ce dernier, l'alcaloïde brut fut dissous dans une petite quantité d'eau acidulée; la solution filtrée fut rendue alcaline et secouée à différentes reprises avec de l'éther. Les liquides éthéreux laissèrent après l'évaporation une quantité d'alcaloïde, qui montait à 0,976 %, calculée sur la matière parfaitement sèche et moyenne de trois analyses bien coïncidentes, ce qui fait 0.32 pourc. pour les feuilles fraîches, celles-ci contenant, après une seule estimation, 67,4 % d'eau. L'alcaloïde était amorphe; sa solution concentrée dans l'acide chlorhydrique se convertit dans l'exsiccateur en une croûte cristalline.

Afin de contrôler le degré de pureté du cocaïne obtenu par l'éther, j'ai essayé de le titrer avec la liqueur jodomercurique en parallèle avec l'hydrochlorate de cocaïne pur de *Merck*, dont

Mrs. *Boogaard et Gerding*, Pharmaciens à Buitenzorg et Batavia pouvaient me procurer de petits échantillons.

Chlorhydrate de Cocaïne de <i>Merck</i> .	Dissous dans		Liquueur ¹⁾ jodomercurique.
	Eau +	acide chlorhydrique	
0.0998 gr.	10 Cm ³	0 gouttes.	5.9 Cm ³
0.1912 "	10 "	2 "	10.3 "
0.1912 "	20 "	2 "	11.0 "
0.2028 "	20 "	2 "	11.7 "
0.0998 "	10 "	4 "	5.9 "
0.1014 "	20 "	2 "	6.2 "
0.0998 "	20 "	4 "	6.35 "

d'où l'on déduit que, pour des solutions de différentes concentrations et acidité, 1 Cm³ de la liqueur jodomercurique équivaut à différentes quantités de chlorhydrate de cocaïne sav :

Concentration.	Acidité.	Hydrochlorate de Cocaïne.
ca 1 0/0.	$\frac{1}{\infty}$ normale.	1 cm ³ de la liq. merc. = 0.01751 gr.
" 2 0/0.	ca $\frac{1}{10}$ "	" " " " = 0.0186 "
" 1 0/0.	" $\frac{1}{20}$ "	" " " " = 0.01738 "
" 1 0/0.	" $\frac{1}{20}$ "	" " " " = 0.01733 "
" 1 0/0.	" $\frac{1}{5}$ "	" " " " = 0.01690 "
" $\frac{1}{2}$ 0/0.	" $\frac{1}{20}$ "	" " " " = 0.01630 "
" $\frac{1}{2}$ 0/0.	" $\frac{1}{10}$ "	" " " " = 0.00156 "

Quoique l'acidité, ainsi que la concentration, aient une influence notable sur le résultat ²⁾, il résulte des données ci-dessus que

1) La solution jodomercurique que j'emploie est composée: 13.6 gr. de sublimé corrosif et 35—36 gr. de jodure de potasse par Litre, correspondant presque exactement à la formule $Hg J_2 2 K J + 2 K Cl$. Elle diffère de celle ordinairement employée en ce que celle-ci contient du jodure de potasse en grand excès, sav. 50 gr. La solution mercurique fut ajoutée à la solution de l'alcaloïde jusqu'à ce qu'une goutte de la liqueur filtrée et mélangée sur une plaque de verre noire avec une goutte de la solution mercurique dix fois diluée restait parfaitement limpide, même après quelques instants. Je préfère cette manière d'opérer à celle ordinairement usitée pour des raisons bien compréhensibles.

2) L'influence de l'acidité cependant n'est pas aussi grande qu'avec d'autres alcaloïdes p. e. ceux de cinchona, comme prouvèrent les expériences suivantes

Une solution de 0.15 gr. de chlorhydrate de chinine dans	correspondant avec une solution de 1.225 0/0 de chinine dans l'acide chlorhydrique	demandait de la liqueur mercurique (fin de la réaction avec la liq. merc. 20 fois diluée)
(1) 10 Cm ³ eau	de ca $\frac{1}{6}$ 0/0 ou ca $\frac{1}{20}$ norm.	6.6 Cm ³ (préc. blanc, floconneux)
(2) 10 Cm ³ ac. chlorhydr. ca $\frac{1}{20}$ norm.	" $\frac{1}{2}$ " " " $\frac{1}{10}$ "	10 " } (jaune, cristallisant de
(3) " " " " $\frac{1}{5}$ "	" 1 " " " $\frac{3}{10}$ "	11 " } sa solution alcoolique
(4) " " " " $\frac{2}{5}$ "	" 2.5 " " " $\frac{7}{10}$ "	12 " } en grands cristaux).

l'exactitude du dosage de cocaïne par titration ne laisse rien à désirer et qu'en prenant des solutions d'une concentration de c^a 1 % et d'une acidité $\frac{1}{20} - \frac{1}{5}$ normale, le titre de la liqueur mercurique correspond avec la moitié du poids moléculaire de l'hydrochlorate $\frac{C_{17}H_{23}NO_4, HCl = 341.4}{2} = 170.7$.

Par conséquent la formule du jodomercurate est probablement $C_{17}H_{23}NO_4, HJ, H_x J_2$ ce qui fut confirmé par les détermina-

D'une solution acide de sulphate de chinine

(5) 10 Cm ³	11.9 Cm ³ .
(6) " " + 10 Cm ³ eau	12.8 "
(7) " " + " " d'acide sulphurique dilué (à $\frac{1}{5}$ pourc.)	13.2 "
(8) " " + " " " " " (" 3 ")	14 "

D'une solution de 0.75 gr. de sulphate de cinchonine (calc. 0.617 gr. de cinchonine) dans 50 Cm³ d'acide sulphurique c^a $\frac{1}{20}$ normale

(9) 10 Cm ³ demandèrent	11.4 Cm ³ ,
(10) " " + 10 Cm ³ eau	12.4 "

Cette grande influence de l'acidité, qui se montre surtout en comparant les expériences (1) et (2), pourrait s'expliquer par la faculté des bases de cinchona, comme diamines, de livrer 2 différentes séries de sels en fixant 1 ou 2 équivalents d'acide (à basse température même 3), tandis que le cocaïne comme monamine ne formera dans les conditions ordinaires qu'un seul jodomercurate défini. Quant aux jodomercurates des différents bases de cinchona on peut encore déduire des analyses que dans les mêmes conditions (acidité et concentration) ils possèdent une composition analogue, la même quantité de chinine et de cinchonine ((2) et (9)) exigeant de la liqueur mercurique des volumes inversement proportionnels aux poids moléculaires. Les alcaloïdes ou plutôt le nitrogène d'un mélange de bases de cinchona peut donc être dosé par la solution mercurique à condition que l'acidité et la concentration soient connues, ce qui est facile à réaliser.

10 gr. d'une poudre de quinquina, chauffés à l'ébullition pendant $1\frac{1}{2}$ heures avec 15 gr. de chaux hydratée et 200 Cm³ d'alcool, puis filtrés et 150 Cm³ évaporés en ajoutant 10 Cm³ d'eau et 1 Cm³ d'acide chlorhydrique de 10 %, le liquide neutralisé alors par la soude caustique, jusqu'à formation d'une turbidité permanente, puis ajoutés 2 Cm³ d'acide chlorhydrique de 10% et dilués à un volume de 25 Cm³ (ce qui correspond à une acidité $\frac{1}{5}$ normale), 10 Cm³ furent titrés avec la solution mercurique (résultat 17.2 Cm³), tandis que dix autres, rendus fortement alcalins et épuisés par le chloroforme, donnèrent 0.203 gr. d'alcaloïde = 6.77 %. Ceux-ci redissous dans de l'acide chlorhydrique à $\frac{1}{5}$ % demandèrent 17.05 Cm³ de la liqueur mercurique. Pour une acidité c^a $\frac{1}{5}$ normale il résulte de l'analyse (3) que

1 Cm³ de la liq. merc. = 0.1113 gr. de chinine

pour une concentration de 1.225 %. Cette valeur sera un peu plus grande pour une concentration d'environ 2 % (correspondant à 17.2 Cm³ de la liq. merc), admettons 0.115 (ce qui est d'accord avec les analyses 5, 6 et 9,10).

Par conséquent la quantité de nitrogène des alcaloïdes correspond à celle de $\frac{17.2 \times 0.115}{3} = 6.6$ % de chinine, ce qui égalise assez bien la teneur de 6.67 % d'alcaloïde trouvée par pesée.

tions suivantes. 0.11154 gr. de chlorhydrate de cocaïne dissous dans 10 Cm³ d'eau acidifiée donnèrent 0.2911 gr. de jodomercurate (calc. 0.2901 gr.), 0.2032 gr. donnèrent 0.524 gr. de jodomercurate (calc. 0.528 gr.).

Ceci posé, l'alcaloïde, extrait des feuilles de coca, fut titré de la même façon. Quant à l'acidité et la concentration les mêmes écarts se montrèrent qu'avec le cocaïne pur, mais l'alcaloïde demanda une quantité inférieure de la liqueur mercurique, environ $\frac{3}{4}$ de celle du cocaïne pur. Aussi le poids du précipité jodomercurique ne valait que ca^a 75 % de la quantité calculée, de sorte que l'alcaloïde retiré des feuilles par l'éther, *généralement considéré comme cocaïne pur*, n'en consiste tout au plus que pour environ 75 pour.

Quant aux autres principes des feuilles de coca, il fut assez facile d'en séparer une quantité assez considérable de *quercitrine* parfaitement pur en épuisant l'extrait alcoolique des feuilles par l'eau bouillante. Après 24 heures de repos les liquides montrent un magma de cristaux, qui après une seule recristallisation de l'alcool dilué forment des aiguilles à peine colorées en jaune et montrant les réactions caractéristiques de quercitrine.

Aussi dans la *Solandra grandiflora*, magnifique Solanée volatile à branches pendantes et de ca^a 5 M. de hauteur, j'ai dosé l'alcaloïde en épuisant les extraits alcooliques des différentes parties de la plante avec de l'eau acidulée et titrant avec la liqueur jodomercurique. — J'ai trouvé :

		matière sèche	sur 100 gr. de matière sèche
Tige verte	écorce (29 0/0)	16.2 0/0	41.2 Cm ³ de la liq. merc.
	bois (51.5 »)	48.2 »	—
	ratissure (cambium etc.) (6.5 »)	17.3 »	84.4 » » » »
	moëlle (13 »)	9.7 »	60.3 » » » »
	<u>100 »</u>		
Racine	écorce (43 »)	18.8 »	93 » » » »
	bois (57 »)	39.6 »	18.6 » » » »
	<u>100</u>		

Ce tableau indique clairement que les alcaloïdes (tropéïnes, choline etc.) sont principalement distribués dans le parenchyme surtout de l'écorce de la racine, le bois n'en contenant que des traces. Dans 30 Cm³ d'un liquide aqueux effluant des sections

transversales d'une pièce de racine de ca 4 pieds de longueur et de 4 ctm. d'épaisseur je ne pus constater ni trace d'alcaloïde ni trace de substance fluorescente (scopoletine).

Pour doser les alcaloïdes proprement dits (tropéïnes) dans l'écorce de la racine, celle-ci fut épuisée par l'alcool, l'alcoolature évaporée et le résidu extrait par l'eau acidulée. Après filtration le liquide fut secoué à différentes reprises par le chloroforme après avoir été alcalifié par le carbonate de potasse. Les solutions chloroformiques laissèrent comme résidu d'évaporation une quantité d'alcaloïde, qui purifié par de l'éther, pesait 0.46 % du poids de l'écorce sèche. L'alcaloïde montrait les réactions d'atropine (avec H_2SO_4 et $K_2Cr_2O_7$) et ne consiste très probablement qu'en un mélange de différentes tropeïnes. En admettant que le grand réseau de racines ait une longueur de ca 30 M. avec 2 k° d'écorce sèche, chaque plante pourrait fournir à peu près 10 gr. de tropéïnes.

Dans les autres Solanées examinées sav.: *Solandra verbascifolium*, *Solanum cuneifolium*, *S. indicum*, *S. corniculatum*, *S. petaloïdes*, *Datura metel*, *D. alba*, *D. fatsuosa*, *Nicotiana tabacum*, *Cestrum foetidissimum*, *Physalis species* (Mal. Leuntja) la quantité d'alcaloïde parut moins considérable que dans la *Solandra grandiflora*. Dans toutes ces Solanées je pus constater la présence de matière fluorescente (*Scopoletin*, *Scopolin*¹⁾) surtout dans les deux espèces de *Solandra*.

Quant aux autres plantes dans lesquelles j'ai trouvé des alcaloïdes, je mentionnerai encore les suivantes, pour la plupart de grands arbres.

Sophora species (Trinidad), *Pithécolobium* (*hymaenifolium*?) — *Papilionacées*²⁾ - *Blaberopus sericeus*, *Alstonia Stoedtii*, *Tabernamontana*

1) Voir mes *Notices phytochimiques*, Tokio Daigaku. — Abhandlungen 10.

2) Probablement des alcaloïdes se trouvent dans beaucoup d'autres Papilionacées p. e. *Acrocarpus spec.*, *Dendrolobium umbellatum*, *Pongamia grandiflorum* etc. Pour de plus amples recherches sur les principes du *Sophora* j'eus l'occasion de pouvoir extraire une grande quantité de l'écorce de racine pesant à l'état sec, dépourvue du liège, ca 100 Kil. et provenant d'un grand nombre d'arbres, qui furent déracinés pour gagner du terrain de culture. Je pus extraire cette quantité avec l'alcool, grâce à la bienveillance du chef du *Magasin de médicaments de l'Etat* à Batavia. Me fondant sur des expériences préliminaires je traitai l'alcoolature à la chaux

sphaerocarpum, *Ochrosia Ackeringii*, *Cyrtosiphonia spectabilis et madurensis*, *Lactaria acuminata*, *Orchippeda foetida*, *Ophioxylon* species (le *poelé pandak* de la médecine indienne) (*Apocynées*), *Haasia squarrosa* (*Lauracées*), *Ancistrocladus VahlII* (*Dipterocarpacees*), *Popowia pisocarpa* (*Anonacées*) *Michelia parviflora* et *Manglietia glauca* (*Magnoliacées*).

La présence d'alcaloïdes dans les *Haasia squarrosa*, *Ancistrocladus VahlII*, *Popowia pisocarpa*, *Michelia parviflora* et *Manglietia glauca* est assez intéressante en ce que jusqu'ici on n'en a pas trouvé dans les familles des *Lauracées*, *Dipterocarpacees* ¹⁾, *Anonacées* et *Magnoliacées* à l'exception du *Nectandrine* etc. (*Lauracées*).

L'alcaloïde de l'*Ancistrocladus VahlII* se caractérise par la précipitation presque complète de ses sels par les acides dilués (analogue à plusieurs bases des *Papaveracées*, *Rubiacees*, *Berberidées*). Sa solution jaune intense dans l'acide sulphurique se colore par la chaleur en vert et bleu pourpre. En doses de c^a 2 mgr. l'alcaloïde est léthale pour des grenouilles après injection subcutanée. Quant à l'*Ophioxylon* (*Poelé pandak*) j'en pus séparer outre l'alcaloïde une substance bien cristallisée en cristaux durs, qui ne contiennent pas d'azote et sont peu solubles dans l'eau froide, très solubles dans l'alcool, l'éther et le chloroforme. Sa couleur jaune n'est pas altérée par les alcalis. Parmi les autres substances, exemptes de nitrogène, que j'ai isolées en état plus ou moins pur je citerai les suivantes. Dans l'écorce de *Melia candollei*, grande Méliacée, employée dans les

caustique, qui causa un précipité abondant. Celui-ci fut séparé et décomposé par une quantité calculée d'acide sulphurique, tandis que le filtré alcoolique, après avoir été privé de l'alcool par distillation fut épuisé par le chloroforme. Les résidus d'évaporation des extraits chloroformiques pesèrent plusieurs kilos.

Du *Pithécobium* j'obtins un alcaloïde en forme d'une masse amorphe à peine colorée, qui après quelques jours montrait des cristallisations. Sa solution dans l'eau acidulée donnait des précipités considérables avec les réactifs généraux pour les alcaloïdes. L'acide sulphurique ainsi que l'acide nitrique le dissolurent sans coloration distincte.

Pour quelques autres détails concernant ces alcaloïdes etc. voir: *Een bezoek aan 's lands plantentuin te Buitenzorg*, Nieuw tijdschr. voor de Pharm. in Nederland. Avril—Mai 1887.

1) Se basant sur des propriétés anatomiques du genre *Ancistrocladus*, M. van Tieghem a enlevé ce genre à la famille des *Dipterocarpacees* pour le ranger avec réserve dans celle des *Pittosporées*. La présence exceptionnelle d'alcaloïde dans le genre *Ancistrocladus* vient à l'appui de cette opinion. Le *Popowia pisocarpa* présente un cas pareil.

plantages comme arbre ombrageant, je pus constater la présence d'une quantité considérable d'une matière non-nitrogénée qui probablement est répandue plus généralement dans la famille des Meliacées et qui sans doute mérite d'être soumise à un examen plus approfondi. L'alcoolature de l'écorce donne par l'évaporation un extrait peu coloré, qui formé avec l'eau bouillante une solution très amère, cédant au chloroforme une quantité considérable d'une substance blanche, solide, peu soluble dans l'eau froide, très soluble dans l'alcool et le chloroforme et d'une saveur extrêmement amère. Des substances analogues se trouvent dans l'écorce de *Samadera indica* et les semences de *Brucea sumatrana* (graines de Makassar) employées toutes les deux dans la médecine indienne. En épuisant les extraits aqueux avec de l'alcool-éther, celui-ci laisse après la distillation des résidus extrêmement amers, à peine colorés et montrant des cristallisations. Traités avec de l'eau tiède ils y dissolvent partiellement, tandis que la partie non dissoute nage sur la surface en forme de gouttes huileuses. Les cristaux de *Samadera indica* se colorent en violet magnifique par l'acide sulphurique concentré.

Dans l'*Orophea chrysocarpa* et *Cyathocalyx sumatrana*, deux grands arbres de la famille des Anonacées, j'ai trouvé une matière colorante jaune, insoluble dans l'eau, très soluble dans l'alcool, l'éther et le chloroforme, qui par des traces d'acide sulphurique ou chlorhydrique devient d'un rouge magnifique, étant soluble avec cette couleur dans le chloroforme.

Du *Diospyros sapota* et *Cargilia maritima* (Ebenacées) j'ai pu séparer 1° une matière colorante jaune, soluble dans l'eau, l'alcool, l'éther, le chloroforme, le Benzol et le benzine de pétrole et qui est colorée en rouge violet magnifique par l'ammoniaque pour redevenir jaune par les acides 2° une substance incolore cristallisée, non soluble dans le benzol et le benzine de pétrole, qui en solution aqueux-alcoolique, surtout en y ajoutant un peu d'ammoniaque présente une belle et très-forte fluorescence bleue, 3° une substance, quoique en très-petite quantité, qui se comporte par rapport aux alcalis et aux acides tout comme le tournesol.

Le *Chavica* (Piper) *belle* Miq., Piperacée, dont les feuilles fraîches (Sirih) sont mastiquées par les indigènes avec un peu de catechu et de chaux, a une saveur âpre, irritante causée par une essence particulière, facile à démontrer. En distillant les feuilles avec de l'eau on n'obtient que de petites quantités de l'essence (c^a 2 Cm³ par 1000 feuilles), qui se séparent surtout dans les premières parties du distillat; celui-ci conserve jusqu'à la fin de la distillation sa saveur pénétrante, sans qu'il se sépare de l'essence, et il fut donc vraisemblable que les feuilles contiennent un principe volatil assez soluble dans l'eau. L'eau distillée montrait une réaction acide sans neutraliser cependant les carbonates alcalins; elle se colore en rouge par l'eau de chaux, en brun verdâtre par le chlorure ferrique et réduit une solution aurochlorique et de nitrate d'argent ammoniacale. Je me suis procuré alors une grande quantité de feuilles et les ai soumises à la distillation avec cohobation. Le pourcentage du produit fut alors un peu plus avantageux.

L'essence a une odeur toute particulière, qui n'a rien de commun avec la térébenthine, mais rappelle celle de créosote etc. Poids spec. 0.959 à 27°. Traitée avec une solution de potasse caustique une partie assez grande rentre en solution et se sépare de nouveau par les acides. Soumise à la distillation fractionnée, cette partie, *Chavicol*, montre un point d'ébullition presque constant de 235°—240° avec un poids spécifique de 1.036 à 27°. Frotté entre les mains ce *phénol* (probablement un allylphénol) répand l'odeur de créosote et ressemble par conséquent (exc. le poids spec. qui est un peu plus haut) au *carvacrol*. Avec l'acide sulfurique il se colore en rouge amaranthe. Les éthers méthyliques et aethyliques montrent l'odeur d'anis.

Outre le phénol l'essence contient des parties (terpenes, sexquiterpenes etc.), bouillant à c^a 175° et 260°. L'essence, dissoute dans l'acide acétique, donne par l'addition de brome une coloration intense d'un bleu-indigo, laquelle est due aux parties, bouillant à 260°.

La présence du phénol explique les propriétés antiseptiques attribuées aux feuilles du sirih.

Des essences analogues semblent être répandues dans la fa-

mille des Piperacées, une espèce de *Piperomia* montrant parfaitement la même odeur que le sirih. Concernant les essences j'ai fait encore quelques observations sur la présence des corps congénères, le safrol, l'eugénol et l'aldéhyde cinnamique, dans les familles des Lauracées, Myrtacées et Magnoliacées. Outre les plantes officinales peu d'espèces cependant se distinguèrent par une odeur d'eugénol ou d'aldéhyde cinnamique; pour le safrol il me semble qu'il se trouve dans l'écorce de *Cinnamomum culilawani*, *C. sintok* (Lauraceae), *Illicium parviflorum* e. a. *Talauma mutabilis* (Magnoliaceae).

Parmi les autres observations je veux mentionner encore que beaucoup d'arbres de différentes familles donnent par incision effluence d'un liquide plus ou moins coloré d'un rouge sanguin et d'un goût extrêmement styptique p. ex. presque toutes les espèces de *Myristica*, toutes les espèces de *Pterocarpus*, *Mappa macrophylla* (Euphorbiacée) e. a. Le jus de *Myristica Teysmanni* montrait une parfaite ressemblance avec celui des *Pterocarpus* et contient 26.8 % de matière solide. Pour le jus frais de *Pterocarpus marsupium* (*Kino*, Mal. *ansana*) je trouvais 33.8 % avec un poids spec. de 1.149.

Pour le point de fusion de 20 échantillons authentiques de la graisse solide, nommé „*Tengkawang*” des Dipterocarpées (*Shorea*) je trouvais 35°—38°5; la plupart fondait entre 36° et 37°5. Le même point de fusion 37°5 fut trouvé pour la graisse blanche, solide et cristallisée des fruits d'une espèce de *Palaquium* (*Getah pertja*) cultivée sur une grande échelle par le gouvernement Néerlandais. Un dosage de cette graisse me donnait pour résultat 47.8 %.

Enfin je me suis procuré quelques données anatomiques sur les organes sécréteurs de certaines plantes officinales sav. *Pterocarpus marsupium*, *Copaïfera Langsdorffii*, *Toluifera Pereirae*, *Toluifera balsamum*, *Dipterocarpus turbinatus*, *Balsamodendron Roxburgii*, *Liquidambar Altingiana*, (le B. Myrrha et le L. orientalis ne se trouvant pas dans le jardin) *Dryobalanops camphora* etc.

A l'exception du *Pterocarpus* toutes les plantes mentionnées contiennent des canaux sécréteurs, analogues à ceux des Conifères etc. (voir Pl. II et III, fig. I—XVIII, loc. cit.)