

## Botaniska Notiser 1945, Häfte 4. Lund

### Blüte und Blütenstand der Gattung *Balanophora*.

Von FOLKE FAGERLIND.

Der Bau der Blüte und des Blütenstandes der Gattung *Balanophora* ist von einer grossen Anzahl von Forschern dargestellt worden (z.B. HOFMEISTER 1858, VAN TIEGHEM 1896, 1907, EICHLER 1868, TREUB 1898, LOTSY 1899, ZWEIFEL 1939, EKAMBARAM und PANJE 1935). Aber die Arbeiten weichen sehr voneinander ab. Weder die Beschreibungen der männlichen noch die der weiblichen Blüten stimmen überein. Auch hat man sich nicht darüber einigen können, ob die weiblichen Blütenstände einfach oder verzweigt sind. Um wo möglich unser Wissen auf diesen Gebieten zu erweitern, habe ich in Tjibodas, der Filiale des Botanischen Gartens von Buitenzorg, Java, am Abhang des Pangerango-Gedeh, reichliches Material von *Balanophora elongata* und eine kleinere Menge von *B. globosa* gesammelt. Der Teil meiner Studien, der die Bildung und Entwicklung des ES betrifft, ist bereits dargestellt worden (FAGERLIND 1945). Das Resultat meiner Studien über die Morphologie und Entwicklung der Blüten und Blütenstände und die Schlussfolgerungen daraus werden im Folgenden geschildert.

**1. Bau des männlichen Blütenstandes und der männlichen Blüte.** *Balanophora elongata* ist getrenntblütig. Die männlichen und weiblichen Blütenstände sind wie bei den übrigen Arten endogen und kolbenförmig (vgl. z.B. HARMS 1935). Auf den ersteren sitzt eine verhältnismässig kleine Anzahl von männlichen Blüten, die in Form einer flachen Spirale angeordnet sind. Die Anordnung der männlichen *Balanophora*-Blüten wird von HARMS zusammenfassend mit folgenden Worten geschildert: "Männliche Blüten \_ \_ \_ in der Achsel sehr breiter halbmondförmiger schuppenförmiger Stützblätter oder am Grunde von meist kurzen, oft miteinander zu einer Art Wabe vereinigten Brakteen umgeben."

Jede Blüte bei *B. elongata* sitzt im Mittelpunkt einer flachen Grube an der Achse des Blütenstandes (Abb. 1 c). Offenbar sind diese Gruben durch die "Waben"-Bildung bedingt. Untersucht man weiter an der Peripherie gelegene tangentielle Längsschnitte, die nicht auf das "Waben" system treffen, so zeigt es sich, dass das System sich hier in im Querschnitt x-förmige Gebilde "Schuppen" aufgelöst hat (Abb. 1 b). Die beiden oberen Schenkel dieses Gebildes sind bedeutend länger als die bei den anderen. Die ersteren bilden zusammen eine Rinne, die je eine männliche Blüte umschliesst. Die Spitzen dieser Schenkel zeigen im Querschnitt eine keulenförmige Anschwellung. Der eine der unteren Schenkel berührt beinahe den rechten und der andere den linken Oberschenkel von zwei darunter sitzenden x-Gebilden. In noch weiter an der Peripherie gelegenen Partien haben sich die beiden unteren Schenkel zu einer medialen Rippe vereinigt (Abb. 1 c). Jede Schuppe, die sich deutlich von der Unterseite jeder Zelle des "Waben"-Systems aus entwickelt, ändert also ihr Aussehen je nach der Lage zwischen Basis und Spitze. Ganz oben sind die Schuppen etwas umgebogen und zu schildförmigen Gebilden angeschwollen, die untereinander in Verbindung stehen und die männlichen Blüten eine Zeitlang verdecken. Sichtbar werden die Blüten dadurch, dass diese Verbindung später durch eine kräftige Streckung der basalen Teile der männlichen Blüten durchbrochen

wird. Die "Waben" bildung ist offenbar bei *B. elongata* durch Zusammenwachsen der basalen Partien von aneinander grenzenden Schuppen zustande gekommen. Mein Material war nicht ausreichend, um sicher entscheiden zu können, ob es sich dabei um einen Prozess während der Entwicklung handelt, oder ob die Verbindung schon bei der jungen Anlage vorhanden ist (kongenitale Verwachsung). Es sieht jedoch so aus, als ob das letztere der Fall wäre.

*Balanophora elongata* hat also "Waben"bildung, obwohl man breite, "halbmondförmige", freie "Tragblätter" zwischen den Blüten beobachten kann. Diese Art dürfte also im Bau zwischen den beiden von HARMS erwähnten Typen stehen. Die Beschreibungen der "Tragblatt"verhältnisse bei den männlichen Blüten der verschiedenen *Balanophora*-Arten sind jedoch so oberflächlich, dass man nach ihnen nicht entscheiden kann, ob das Vorhandensein von grossen "Tragblättern" immer dasjenige von "Waben" in mehr oder weniger ausgeprägter Form ausschliesst. Ich halte es nicht für unwahrscheinlich, dass "Waben"bildung bei der Gattung *Balanophora* das übliche ist.

Wie bei anderen Arten der *Balanophora*-Untergattung *Balaniella* (vgl. z.B. HARMS 1935 und ZWEIFEL 1939) besteht die männliche Blüte bei *B. elongata* aus einem Stiel, aus 4, oder seltener 3, 5 oder 6 Tepalen sowie aus einem zentralen kurzgestielten, kopfförmigen Gebilde mit einer ziemlich grossen Zahl von Pollenfächern (Abb. 1 d). Die Blüte ist, wie gewöhnlich bei dieser Untergattung, in der Querrichtung etwas verlängert. Die Krone ist valvat. Die beiden seitlichen Tepalen sind bedeutend kleiner als die bei den anderen. Das Köpfchen zeigt eine Anzahl Rippen, die durch tiefe Furchen voneinander getrennt sind. Die Rippen gehen jede für sich von der Basis des Köpfchens aus, laufen dann parallel zur Blütenachse [Blütenachse] an den Seiten des Köpfchens in die Höhe und laufen oben aus oder vereinigen sich mit einer oder selten mit mehreren Nachbarrippen oder mit solchen, die von der entgegengesetzten Seite kommen. Im Inneren der Rippen liegen die Pollenfächer, die also tubenförmig sind und meistens die selben Verwachsungstendenzen zeigen wie die Rippen selbst. Daher bekommt man den Eindruck (Abb. 7 d-e), dass im Querschnitt von medialen und basalen Teilen des Köpfchens eine grössere Anzahl von Pollensäcken (20-30) vorhanden ist als im Querschnitt von apikalen Teilen (8-16). Projiziert man das Pollenfachsystem von *B. elongata* auf eine Ebene, so bekommt man verschiedene Bilder (Abb. 1 f-g). Ebenso verhält es sich offenbar bei *B. indica*, die nach ZWEIFEL 20 bis 30 Pollenfächer hat, und wohl bei allen *Balaniella*-Arten mit 8-20 oder mehr Pollenfächern (vgl. Zusammenstellung bei HARMS).

Bei *B. elongata* enthält der Stiel zwei im Mittelpunkt der Transversalebene der Blüte belegene Leitungsstränge. Diese enthalten Tracheiden und Parenchyme. An der Basis des Köpfchens teilen sich die Stränge in je zwei, die nach wie vor auf der erwähnten Ebene liegen. Die Tracheiden verschwinden nach und nach. Die beiden äusseren Stränge weisen dann im mittleren Teil des Köpfchens die Neigung auf, sich noch einmal zu spalten (Abb. 1 d). Die beiden Tochterstränge, die auch weiter auf einer Ebene mit den Muttersträngen liegen, haben sich jedoch ganz wenig gestreckt.

Die Angaben über den Bau der Pollensack wände bei der Gattung *Balanophora* sind äusserst dürftig. ZWEIFEL gibt an, dass die Aussenwände aus Epidermis, einer subepidermalen, bald absorbierten Schicht und dem Tapetum bestehen. Es bildet sich keine "fibröse Schicht". Ebensowenig wie ZWEIFEL habe ich Gelegenheit gehabt,

sämtliche Phasen in der Bildung und Entwicklung des Archespors zu verfolgen. Es ist jedoch, unverkennbar, dass zum mindesten *B. elongata* zeitweise eine Pollenfach-Aussenwand hat, die zum grössten Teil aus vier Zellschichten aufgebaut ist, und zwar Epidermis, Tapetum und zwei dazwischen liegenden Schichten (Abb. 1 h—j). Dass die bei den letzteren, die Mittel-, bzw. die Zwischenschicht, durch tangente Teilung von gemeinsamen Mutterzellen entstanden sind, ist unverkennbar. Sekundär erfolgen dann wenigstens in der Mittel- und Zwischenschicht antikline Teilungen (Abb. 1 h). Lokal kann die Aussenwand drei- oder sogar nur zweischichtig sein (Abb. 1 h-i). Da die Zellen in den verschiedenen Schichten sich gegenüber liegen, muss sich die Bildung des Archespors und der Zellwände in der selben Weise vollzogen haben wie bei den meisten (allen? vgl. FAGERLIND 1937) Angiospermen. Eine fibröse Schicht wird jedoch nicht gebildet. ZWEIFEL gibt an, dass die Mittelschicht kurz vor der bald eintretenden Degeneration der Tapetenzellen resorbiert wird. Mein Material zeigt, dass die Zwischenschicht sich vor der Mittelschicht auflöst und dass die Degeneration der letzteren derjenigen der Tapetenzellen vorangeht. Lange erhalten sich doch Reste der drei Schichten (Abb. 1 j). Die Pollenfächer öffnen sich was auch aus den früheren Untersuchungen hervorgeht durch Längsrisse. Die Pollenbildung konnte nicht beobachtet werden.

**2. Bau der weiblichen Blüte und des weiblichen Blütenstandes.** Abgesehen von gewissen Einzelheiten stimmen die Beschreibungen der weiblichen Blüte von TREUB 1898, LOTSY 1899, EKAMBARAM und PANJE 1935 und ZWEIFEL 1939 überein. Sie stehen jedoch in scharfem Gegensatz zu den früheren Beschreibungen von HOFMEISTER 1858 und EICHLER 1868 (vgl. auch HARMS 1935), die zweifellos unrichtig waren (vgl. u. S. 000). Auf Grund der obenerwähnten Übereinstimmung kann ich mich bei der Beschreibung meiner eigenen Beobachtungen bei *B. elongata* kurz fassen.

An der jungen Achse, die sich später als Primärachse des weiblichen Blütenstandes erweist, bilden sich frühzeitig eine grosse Anzahl von in dekussierten Kränzen oder wahrscheinlicher in flachen Spiralen angeordneten Wulsten (Abb. 2 a). Diese wachsen bald, erinnern zeitweise sehr an Blattanlagen und legen sich ziegeldachförmig übereinander. In Übereinstimmung mit TREUB, LOTSY, UMIKER und ZWEIFEL werden sie im Folgenden "Schuppen" genannt. Die Schuppen sind zuerst schräg nach oben und dann kürzere Zeit schräg nach unten gerichtet (Abb. 2 b). Schliesslich stehen sie jedoch fast senkrecht zur Blütenstandsachse. Allmählich werden sie in gestielte keulenförmige Bildungen umgewandelt. Die apikalen Teile der so gebildeten "Keulen" berühren sich zeitweise und verdecken dann die weiblichen Blüten.

Während der Zeit, in der die Schuppen ihre Richtung ändern, beobachtet man eine Veränderung der Epidermis und der darunter liegenden Hypodermalschicht am Grunde des Furchensystems, das zwischen ihnen liegt. Die Zellen bei der Schichten werden grösser (Abb. 2 a-b), und ihr Plasma verdichtet sich. Die Hypodermalzellen strecken sich in radialer Richtung. Durch wiederholte Teilung der Epidermiszelle und weitere Längsstreckung der darunter liegenden Hypodermalzelle, die sich ihrerseits bald teilt, entsteht allmählich ein papillenförmiges Gebilde (Abb. 2 b-c), dessen Epidermismantel im Querschnitt meist vier Zellreihen zeigt (Abb. 2 i). Die oben erwähnten Papillen

entwickeln sich später zu dem, was bei *Balanophora* allgemein als weibliche Blüten bezeichnet wird.

Dadurch, dass die Blütenanlagen sich in den "Furchen" entwickeln, bekommt man den Eindruck, dass sie in Kreisen rund um die Basis der Schuppen angeordnet sind. Ob sie zu diesen gehören, oder ob sie direkt an der Achse entstehen, ist unmöglich zu entscheiden, da die Schuppen so dicht stehen, dass tatsächlich keine "Internodien" vorhanden sind. In jeder Furche bildet sich zuerst eine einfache Reihe oder mehrere einfache Reihen von Blüten, und nach und nach entstehen neue Reihen dicht an den ersten. Wenn die Schuppen wachsen, verschieben sich die Blütenreihen vom Grunde der Furchen hinauf zu dem stielförmigen Basalteil der Schuppen. Noch augenfälliger ist diese Verschiebung bei *B. globosa*, bei der die meisten weiblichen Blüten auf den Schuppenstiel hinaufrücken (vgl. TREUB 1898). Bei mehreren anderen Arten sollen die weiblichen Blüten, wenigstens in einem späten Stadium, deutlich an den Schuppen sitzen. Nach dem Bildmaterial bei HARMS zu urteilen sind die Schuppen bei *B. pedicellaris* und *papuana* offenbar sekundär entstandene Achsen, welche die Blüten in Kranz- oder Spiralforn tragen, während auf der primären Achse gar keine Blüten vorhanden sind. Auch EICHLER teilte diese Auffassung.

Zwei verschiedene Angaben liegen in der Literatur über das weitere Schicksal der Zentralzelle der Blütenanlage vor:

1. EKAMBARAM und PANJE behaupten, dass die Zentralzelle eine Reihe von Querteilungen durchmacht, wodurch eine einfache Zellreihe entsteht. Im basalen Teil dieser Zellreihe sollen dann Teilungen in verschiedenen Richtungen stattfinden, sodass die Reihe in ein drei-dimensionales Zellgewebe umgewandelt wird. Eine in der Mitte dieses Gewebes liegende Zelle wird zur EMZ.

2. Die übrigen *Balanophora*-Forscher, die im wesentlichen die Blütenbildung richtig aufgefasst haben, halten die ursprüngliche Zentralzelle oder eine Zelle in der aus ihr hervorgehenden einfachen Zellreihe für die EMZ. Die neben ihr gelegenen Zellen werden als Derivat der Epidermis betrachtet.

Die zweite Auffassung ist zweifellos die richtige. Bei *B. elongata* entsteht aus der Zentralstelle durch Querteilungen eine kurze, meist einfache Zellreihe, bei *B. globosa* ist diese Zellreihe noch kürzer. Die Apikalzelle der Reihe erweist sich als Archesporzelle. Bisweilen tritt eine Längs- oder Schrägeilung ein. Die Zellreihe kann daher an einzelnen Stellen "doppelt" sein. Mitunter bilden sich zwei Archesporzellen, was auch früher beobachtet wurde. Sie liegen dann dicht über oder nebeneinander (vgl. FAGERLIND 1945). Dass das Gewebe, welches die zentrale Reihe und die Archesporzelle an den Seiten umgibt, ganz und gar ein durch perikline Teilungen der Epidermiszellen entstandenes Produkt der Epidermis ist, geht deutlich aus meinem Bildmaterial hervor (Abb. 2 c-k). Die Entwicklung der Archesporzelle zur EMZ und zum ES habe ich kürzlich geschildert (FAGERLIND 1945).

Infolge der Teilungen der Epidermis und der Vergrößerung der Archesporzelle schwillt die Blütenanlage in der Mitte kräftig an. Unterdessen ist oberhalb der Anschwellung ein dünnes, griffelartiges Gebilde entstanden. Über die Art der Entstehung dieses "Griffels" gehen die Ansichten auseinander. Zwei verschiedene Auffassungen liegen vor.

1. TREUB behauptet, dass die apikale Epidermiszelle bei der jungen papillenförmigen Blütenanlage sich in eine Scheitelzelle verwandelt, die dann später für

die Bildung des Griffels sorgt. Nach seiner Auffassung soll offenbar ein ähnlicher Prozess stattfinden wie bei den Laubmoosen, bei denen die Scheitelzelle die Bildung des Stämmchens übernimmt.

2. VAN TIEGHEM sowie EKAMBARAM und PANJE behaupten, dass die Epidermiszellen, die die Apikalspitze der zentralen Reihe umgeben, sich in einer fast senkrecht zur Längsachse der Papille liegenden Ebene teilen. Die Tochterzellen teilen sich später ebenso, und auf diese Weise entsteht allmählich der Griffel. Der Grund für die Bildung der scheinbaren Scheitelzelle soll der sein, dass eine der Apikalzellen schneller wächst und sich dabei über die anderen hinüberbeugt.

Zweifellos ist die letztere Ansicht richtig, was aus meinem Bildmaterial hervorgeht (Abb. 2 c-h). Die Bildung einer scheinbaren Scheitelzelle, so wie EKAMBARAM und PANJE sie bei *Balanophora dioica* fanden, habe ich vereinzelt bei *B. elongata* und *globosa* gefunden. Bei diesen Arten ist der Apex der primären Zentralzelle von einem Mantel umgeben, der aus vier dicht aneinander liegenden Epidermiszellen besteht (Abb. 2 i). Diese teilen sich später gerade so, wie es bei EKAMBARAM und PANJE beschrieben wird (Abb.). Bisweilen bleibt eine der so gebildeten Zellreihen in der Entwicklung zurück, ihre Zellen teilen sich nicht mehr. Auf diese Weise wird der apikale Teil des Griffels, wenigstens zeitweilig, dreireihig. Durch eine Wiederholung dieses Vorganges in einer weiteren Reihe werden apikalere Teile des Griffels zweireihig oder sogar einreihig. Die Einreihigkeit ist jedoch auf ein einziges Zellen "stockwerk" beschränkt. Jedesmal, wenn eine neue Zellreihe zurückbleibt, verschiebt sich der Teil des Griffels, der aus den nach wie vor aktiven Reihen besteht, sodass er allmählich symmetrisch zu seinem Fundament liegt. Die Entstehung der scheinbaren Scheitelzelle ist nichts anderes als gerade dieser Prozess. Tangentiale Schnitte an der Peripherie des Kolbens zeigen die angegebenen Variationen (Abb. 21--m). Bei sowohl TREUB und EKAMBARAM und PANJE wie auch bei ZWEIFEL sind Zellen im "Griffel" beschrieben oder abgebildet, die nicht exponiert sind. Solche Zellen kommen wirklich vor, Dafür zeugen Querschnitte von *Balanophora*-Blüten (Abb. 21-m). Sie sind dadurch entstanden, dass einzelne Epidermiszellen des Griffels sich periklin teilen, nachdem sie sich, wie im Querschnitt ersichtlich ist, zu dominierender Grösse und Stellung entwickelt haben. Solche Teilungen finden in den mittleren und basalen Teilen des Griffels statt. Sie entwickeln jedoch kaum - wenigstens nicht bei den von mir studierten Arten - eine lange zentrale Zellreihe, die als Fortsetzung der ursprünglichen zentralen Reihe betrachtet werden könnte. Ein solcher Fall würde jedoch bei *B. dioica* vorkommen, wenn man EKAMBARAM und PANJES Angaben über die Bildung der "Fruchtknoten-Partie" bei der weiblichen Blüte berichtet. Ich glaube, dass die vermeintliche zentrale Zellreihe hier nichts anderes ist als exponierte Epidermiszellen, die vom Schnitt getroffen wurden, weil es keine reinen Längsschnitte waren.

Meine Untersuchungen bestätigen die Ansichten von VAN TIEGHEM, TREUB, LOTSY und anderen, dass die weibliche Blüte bei *Balanophora* ein kompaktes Gebilde ist. Ein Griffelkanal, dessen Vorhandensein von HOFMEISTER (1858), ENGLER (1889) und HARMS (1935) verfochten wird, fehlt ganz.

**3. Bau der männlichen Blüte bei den übrigen *Balanophora*-Arten.** Deutung der männlichen Blüte. Das Köpfchen der männlichen Blüte ist die folgenden Angaben sind grösstenteils der Zusammenstellung bei HARMS entnommen bei den verschiedenen

*Balanophora*-Arten von sehr ungleichem Bau. Dieser Umstand veranlasste VAN TIEGHEM, die Gattung in mehrere zu spalten, die von HARMS als Untergattungen betrachtet werden. *Balanophorotypus* (bei VAN TIEGHEM die Gattung *Balanophora* im engeren Sinne) hat 4-6 Tepalen und ein Köpfchen, das in der Mitte vor jedem Tepal zwei ineinandergefügte hufeisenförmig gebogene Pollenfächer hat (Abb. 1 k). Die Blüte von *B. indica* ist kürzlich von ZWEIFEL (1939) geschildert worden. *Balanania* hat meist 3 Tepalen. Das Köpfchen ist in drei epitepale Teile gespalten. Jeder Teil trägt zwei übereinander gelegene quergestellte Pollenfächer (Abb. 11). Die Verhältnisse bei *Balaniella* stimmen mit dem überein, was oben von *B. elongata* gesagt wurde. *B. morrisonicola*, die man zu der selben Untergattung zu rechnen pflegt, enthält 100 oder mehr unregelmässig verteilte Pollensäcke in ihrem Köpfchen. *Polyplethia* hat 4-7 Tepalen sowie ein abgeflachtes Köpfchen mit 20-60 sehr kleinen, am Rand liegenden Pollensäcken.

Bei den *Balanophoraceen* im Übrigen sind die verschiedenen Staubgefässe oft zu einem Synandrium zusammengewachsen (*Helosidoideae*, *Langsdorffia*) sowie die verschiedenen Pollenfächer "verschmolzen", auch solche, die zu verschiedenen Elementarstaubbeuteln des Synandriums gehören (*Helosidoideae* vgl. FAGERLIND 1938 a und b). Aufteilung der Fächer in eine grössere Anzahl kleinerer kommt auch vor (*Ditepalanthus* FAGERLIND 1938 b, *Rhopalocnemis* - LOTSY 1901, *Exorhopala* - VAN STEENIS 1931). Zum mindesten bei *Helosis* und *Ditepalanthus* kann während der Ontogenie keine Verschmelzung der Pollenfächer nachgewiesen werden. Offenbar sind hier die Subepidermalzellen, die bei anderen Pflanzen somatisch geblieben sind und zwar diejenigen, die zwischen den Stellen der Subepidermalschichten liegen, die sich zum Archespor entwickeln, auch zum Archespor umgewandelt worden. Die Spaltung muss wohl ihrerseits darauf beruhen, dass gewisse primäre Archesporzellen oder ihr Derivat somatisch geworden sind oder darauf, dass Stellen innerhalb des subepidermalen Gewebes, die normalerweise Archesporen entwickeln, die somatische Natur bewahrt haben.

Wenn man die oben angeführten Verhältnisse bei den *Balanophoraceen* kennt, ist es nicht schwer, die Natur des männlichen *Balanophora*-Köpfchens zu deuten. Wir haben es zweifellos mit einem Synandrium zu tun, was auch allgemein angenommen wird (vgl. z. B. HARMS 1935). Bei der Untergattung *Balanania* ist die Verwachsung offenbar nicht so vollständig wie bei den anderen Untergattungen. Die Elementarstaubbeutel und die Tepalen sind unverkennbar superponiert. So verhält es sich bei *Balanania* (Abb. 11) und bei allen *Balanophoraceen*, die Tepalen haben. UMIKERS (1920) Angabe, dass Staubgefässe und Tepalen alternierend sind, ist berichtigt worden (FAGERLIND 1938 a). Die Abgrenzung der verschiedenen Staubbeutel bei *Balanophorotypus* ergibt sich also von selbst. Dasselbe gilt auch für das Pollenfächersystem. Entsprechende Fächer von Staubbeutelhälften desselben Staubbeutels sind offenbar am oberen Ende "zusammengeschmolzen". Die Anordnung der Pollenfächer bei *Balanania* unterscheidet sich kaum von der bei *Balanophorotypus*. Der unbedeutende Unterschied hängt sicher mit der starken Verkürzung des Köpfchens zusammen. Bei *Balaniella*, die ja in der Regel vier Tepalen hat, dürfte das Synandrium meistens aus vier Staubgefässen bestehen. Da die medialen Tepalen bedeutend grösser sind als die übrigen, ist es nicht ausgeschlossen, dass auch die medialen Staubbeutel grösser sind als die transversalen. Möglicherweise sind sowohl Medialstaubbeutel wie Tepalen Verwachsungsprodukte. Die transversalen

Ecken des Köpfchens (Abbs 1 d, f-g) erinnern an den Elementarstaubbeutel bei *Balanophorotypus*. Es ist möglich, dass diese Ecken Elementarstaubbeutel sind. Bindende Schlüsse können jedoch nicht gezogen werden. Keine der drei Möglichkeiten: Längsteilung der Fächer, Faltung der Fächer (vgl. Cucurbitaceen) oder Verwachsung einer grossen Zahl von Elementarstaubbeuteln, ist ausgeschlossen. Es besteht jedoch hier offenbar eine stärkere Tendenz zur Verwachsung der Fächer als bei *Balanophorotypus*. Hierfür spricht die Verwachsung von Fächern, die an entgegengesetzten Seiten des Köpfchens hinauflaufens. Es muss sich ja hier um Fächer handeln, die zu verschiedenen Staubbeuteln gehören.

Da die Projektionsbilder von der Anordnung der Fächer variieren, geben sie keine Anhaltspunkte, ebenso wenig wie der Verlauf der Leitungsgewebe. Das letztere war jedoch der Fall bei *Helosis* (FAGERLIND 1938 a).

Die Verhältnisse bei *B. morrissonicola* und *Polyplethia* sind zu wenig bekannt, um besprochen und erläutert werden zu können

**4. Erklärung der weiblichen Balanophora-Blüte.** Die Auslegungen der stark rückgebildeten weiblichen Blüten von Balanophora unterscheiden sich weitgehend voneinander. Einige der älteren Erklärungsversuche, die zum Teil schwer zu verstehen sind, stützen sich auf eine irriige Auffassung vom Bau der Blüte. Nach HOFMEISTER (1858), EICHLER (1868) und ENGLER (1889) besteht die weibliche Blüte aus einem sehr kleinen, eiförmigen nackten Stempel mit einer hängenden, seitlich mittels eines einzelligen Funikulus befestigten, umgewendeten Samenanlage ohne Integument. Diese Ansicht teilt HARMS noch 1935 in der letzten Auflage von ENGLER-PRANTL. Nach VAN TIEGHEM (1896, 1907) sind weder Nuzellus noch Samenanlage ausgegliedert (s. HARMS S. 329), sondern die EMZ bildet sich direkt in der Rinde der kompakten Samenanlagen. 1899 behauptet LOTSY, dass man gar nicht von Blüten, Karpellen, Plazenten oder Samenknochen reden kann: "Es bildet sich auf der Achse des Blütenstandes eine Protuberanz, deren subepidermale Zelle den ES bildet, während die bedeckende Epidermis zu einem langen, griffelähnlichen Organ auswächst. Durch Vergleichung mit anderen Pflanzen diese "Blüte" morphologisch erklären zu wollen, in sie den Begriff "Carpellum" hineinzukonstruieren, scheint mir verfehlt zu sein." Später änderte er seine Ansicht- offenbar auf Grund der bei *Helosis* und *Rhopalocnemis* entdeckten rückgebildeten Samenanlagen. "With Dr. TREUB I consider the flower of the *Balanophorae* to be reduced to a naked nucellus, the style being a mere prolongation of the nucellus; according to us there are no carpellae any more in the genus *Balanophore*." Ähnliche Verlängerungen des Nuzellus findet man tatsächlich bei der Gentianaceen-Gattung *Leiphaimos* (OEHLER 1927). GOEBEL (1929) betrachtet dagegen das Gebilde als wirkliche Blüte. Er nimmt an, dass ihre Tepalen bis zu völligem Verschwinden rückgebildet sind und dass die stark reduzierte Samenanlage auf einer zentralen Plazenta sitzt, die ihrerseits den Vegetationspunkt der Blüte einnimmt. Der Griffel soll eine Neubildung oder wahrscheinlicher der letzte Rest der Lamina des Fruchtblattes sein. Es macht den Eindruck, als ob GOEBEL auch an die Möglichkeit gedacht hätte, dass die Blüte durch sogenannte. Kongenitalverwachsung von mehr oder weniger rückgebildeten Samenanlagen, zentraler Plazenta und Fruchtblatt zu einem einzigen kompakten Körper entstanden ist. "Es treten häufig" Verwachsungen" auf, einerseits zwischen Samenanlagen und Plazenten, andererseits zwischen Plazenten und Innenwand des

Fruchtknotens. Sie können aber auch gleich von vornherein (also “kongenital”) auftreten”, schreibt er, ohne direkt von *Balanophora* zu sprechen. SVENSSON (1936) behauptet, dass GOEBEL sich gerade die Bildung der *Balanophora*-Blüte so gedacht habe und fügt hinzu, dass diese Ansicht von den meisten modernen Forschern anerkannt worden sei, was ich jedoch nicht bestätigt fand.

Auch bei den übrigen Balanophoraceen — die folgenden Angaben sind grösstenteils der Zusammenstellung bei HARMS entnommen — sind die weiblichen Blüten reduziert. Tepalen kommen nur bei den Unterfamilien Mystropetaloidae, Dactylanthoideae und Helosidoideae (*Scybalium?*) vor. Die weibliche Blüte besteht hier immer aus einem mehr oder weniger stark reduzierten Gynoeceum. Die Krone ist epigyn. Die Tepalen sind stark reduziert. Bei der letztgenannten Gruppe bestehen sie aus einem winzigen, kragenförmigen, um den Apex des Fruchtknotens inserierten Gebilde. Bei den übrigen Unterfamilien sind sie ganz verschwunden. Alle Glieder der Familie scheinen zentrale Plazenta zu haben (*Ombrophytum?*). Bei *Latrophytum* trägt die Zentralplazenta zwei mit breiter Basis ansitzende Samenanlagen, die offenbar nicht in Integument und Nuzellus gegliedert sind (EICHLER 1868). Bei *Lophophytum* verhält es sich wahrscheinlich ebenso (vgl. EICHLER 1869). Bei den Helosidoideen sind die Samenanlagen nicht von der Zentralplazenta abgegliedert, und ihre Lage entspricht derjenigen bei *Lathrophytum* (vgl. FAGERLIND 1938 a und b).

Dieselbe Bauart des Stempels wie bei *Lathrophytum* und Helosidoideae hat man bei den Loranthaceen gefunden, woraus hervorgeht, dass ähnliche Reduktionserscheinungen wie bei den Balanophoraceen auch bei dieser Familie vorliegen. Die Kelle von Reduktionserscheinungen ist jedoch hier mehr abgestuft, was möglicherweise mit dem grösseren Reichtum an Arten zusammenhängt. Stempeltypen, die sich ohne weiteres in diese Kette einfügen lassen, findet man auch bei den Familien Santalaceae und Myzodendraceae. Bei den erwähnten Familien sind Fälle bekannt, wo die Plazenta ausdifferenzierte Samenanlagen mit deutlichem Funiculus trägt und Tendenz zur Abgrenzung in Nuzellus und Integumente zeigt (*Thecium* FAGERLIND 1939, vgl. auch SCHAEPPPI und STEINDL 1937). Hier weichen die Erscheinungen also etwas von den üblichen bei den Angiospermen ab. Die Reduktionstendenzen sind nur erst angedeutet. Ferner gibt es Fälle, bei denen die Samenanlagen zwar ausgebildet sind, aber der Plazenta mit breiter Basis aufsitzen und äusserst unbedeutende oder gar keine Differenzierung in Nuzellus und Integument aufweisen (*Santalum*, *Osyris*, *Myzodendron* SCHAEPPPI und STEINDL 1937, SKOTTSBERG 1913, FAGERLIND 1937). Den nächsten Schritt bezeichnen Fälle, bei denen die Samenanlagen nur als schwache Ausbuchtungen der Plazenta wahrzunehmen sind (*Macrosolen*, *Dendrophthora* TREUB 1885, YORK 1913). Noch weiter ist die Rückbildung gediehen bei *Arceuthobium*, *Korthalsella*, *Ginalloa*, *Helosis*, *Rhopalocnemis* und *Ditepalanthus* (TREUB 1885, LOTSY 1901, RUTISHAUSER 1935, 1937, FAGERLIND 1938 a und b). Hier fehlen die Samenanlagen ganz, und die ES und ihre Mutterzellen liegen in der Plazenta. Bei *Korthalsella* ist die Rückbildung besonders stark, was aus der unbedeutenden Grösse der Plazenta hervorgeht. Bei *Viscum* (STEINDL 1935) und *Dendrophthoe* (RAUCH 1936) ist die Zentralplazenta ganz verschwunden. Die EMZ liegen hier subepidermal am Boden des ziemlich deutlich markierten Hohlraumes des Fruchtknotens. Dieser Hohlraum ist bei *Scurrula* (RAUCH 1936) kaum erweitert, sondern hier liegen die EMZ subepidermal am Grunde des Griffelkanals.



Bei den Rubiaceen (FAGERLIND 1937) habe ich eine Reduktion während der Entwicklung des Nuzellus und der Samenanlage nachgewiesen. Viele Gattungen haben Integumente, die einen langen Mikropylarkanal umschliessen, und in diesen hineinragend einen kräftig entwickelten, typischen Tenuinuzellus. Bei anderen ist die Konvexität des Nuzellus so gering geworden, dass er nur als unbedeutende Wölbung an der Basis der Mikropyle hervortritt. Die Zahl der Zellen in dieser Wölbung ist bei *Oldenlandia* und *Bolwardia* sehr gering. Bei der ersteren Gattung ist sogar in vielen Fällen nur eine einzige Epidermiszelle vorhanden, die den Boden der Mikropyle bildet. Bei *Houstonia* ist schliesslich die Mikropyle verschwunden, weil auch die ganz apikal gelegenen Zellen der Samenanlage an der Bildung des "Integumentgewebes" beteiligt sind. Fortbestehende Bildung von Integumentgeweben in Verbindung mit völligem Verschwinden des Nuzellus führt hier zur Bildung einer undifferenzierten, kompakten Samenanlage. Hier haben wir also einen schlagenden Beweis dafür, dass totale Reduktion des zentralen Teiles einer Bildung, die ursprünglich aus zentralem Körper und diesen umgebender mantelförmiger Hülle besteht, zur Entstehung einer undifferenzierten, kompakten Bildung führen kann.

Die Reduktionserscheinungen bei den Rubiaceen stehen teils damit in Zusammenhang, dass die Integumente immer näher an der Spitze der undifferenzierten Samenanlage angelegt werden, teils damit, dass die spätere Volumenzunahme des jungen Nuzellus immer geringer wird. Sehr interessant ist die Beobachtung, dass die Differenzierung der gemeinsamen Anlage in Zentralplazenta und Fruchtwand bei *Helosis* – wohl dem einzigen Fall bei den Loranthaceen und Balanophoraceen, dem eingehende Studien gewidmet worden sind (UMIKER 1920, FAGERLIND 1938 a) – in einer der Differenzierung des Ovulums bei den Rubiaceen vollkommen analogen Weise vor sich geht. Die Fruchtwand entsteht durch Teilung von Zellen, die unterhalb des Apex der Anlage liegen. Der apikale Teil über den Teilungszonen wird zur Zentralplazenta. Die Teilungen führen zur Bildung der Fruchtblätter. In der selben Weise wie das Integument bei den Rubiaceen einen Mantel um den Nuzellus bildet, bilden die Wände des Stempels bei den Loranthaceen, Balanophoraceen usw. einen Mantel um die zentrale Plazenta. Die Reduktion der Plazenta zu einem Wulst mit wenigen Zellen bildet eine Parallele zu den Verhältnissen bei *Bouvardia*. Die Verhältnisse bei *Scurrula* können zu denen bei *Oldenlandia* in Parallele gesetzt werden. Man sieht also deutlich, dass eine Verstärkung der Reduktionstendenzen dazu führt, dass der Griffelkanal auf die selbe Weise wie der Mikropylarkanal bei *Houstonia* verschwindet. Würde ein solcher Prozess bei dem Stempel von *Viscum* stattfinden, so würden ohne weiteres die selben Verhältnisse wie bei *Balanophora* eintreten.

Meines Erachtens kann man daher den Schluss ziehen, dass die weibliche Blüte von *Balanophora* phylogenetisch von einer hypogynen Blüte mit Zentralplazenta und normalem Bau stammt und dass im Laufe der Phylogenie folgende Prozesse stufenweise stattgefunden haben: 1.) Reduktion der Tepalen bis zu völligem Verschwinden, 2.) Reduktion der Integumente bis zu völligem Verschwinden, 3.) Reduktion der Samenanlage bis zum Verschwinden, was dazu führt, dass die EMZ und ihr Derivat in die Zentralplazenta verlegt werden, 4.) Reduktion der Zentralplazenta bis zu völligem Verschwinden, was dazu führt, dass die EMZ und ihr Derivat auf den Boden des Fruchthohlraumes zu liegen kommen, 5.) Reduktion des Fruchthohlraumes bis zu völligem Verschwinden, was dahin führt, dass der Griffelkanal verschwindet und dass die

EMZ und ihr Derivat in einen kompakten Stempel zu liegen kommen. (Die Rückbildungen sind in den Abb. 3 dargestellt).

Wendet man für die oben beschriebenen Rückbildungserscheinungen den Ausdruck "kongenitale" Verwachsung an, so zeigt sich eine weitgehende Übereinstimmung mit gewissen Gedankengängen bei GOEGEL (vgl. oben).

Ausser den oben dargestellten Rückbildungstendenzen der Blüte bei den Balanophoraceen und Loranthaceen spricht auch Folgendes dafür, dass meine Erklärung richtig ist: Der ES von *Balanophora* wird von der apikalen Zelle der zellularen Tetrade gebildet. Während des Wachstums krümmt er sich auf eine eigentümliche, bisher nicht erklärte Weise. Der basale Teil des ES wächst nach der einen Seite aus, biegt sich dann nach oben und wächst so lange weiter, bis er eine Stelle unmittelbar über dem ursprünglichen apikalen Pol erreicht. In dem ursprünglichen basalen Pol bildet sich später der Eiapparat. Die Krümmungsbewegung ist zweifellos eine Reminiszenz an die Vorgänge bei den Ahnen. Bei *Korthalsella*, *Ginalloa* und *Dendrophthora* RUTISHAUSER 1935, 1937, YORK 1913 kommt offenbar eine homologe Krümmungsbewegung vor. Hier haben wir es mit einer von der Zentralplazenta garnicht oder nur unbedeutend abgegrenzten Samenanlage zu tun, in der eine zweizellige Tetrade entsteht, deren Apikalzelle den ES bildet. Der untere Teil des ES wächst durch das Plazentagewebe herunter, biegt unter der "Naht" zwischen Zentralplazenta und Fruchthohlraumswand nach oben ab und wächst in das Gewebe der letzteren hinein, wo er dann den Eiapparat bildet.

Das Vorliegen von drei so seltenen bzw. einzig dastehenden Erscheinungen wie der starken Rückbildung der Stempelteile, der Bildung der ES aus der apikalen Tetradenzelle und die Krümmung des ES bei den Loranthaceen und *Balanophora*, kann kaum anders gedeutet werden, als dass wirkliche Verwandtschaft vorliegt. Ausser diesen sind verschiedene andere übereinstimmende Erscheinungen vorhanden, z.B. die Verwachsungstendenzen im Androeceum, das Verschwinden von Wänden zwischen aneinander grenzenden Pollenfächern, Entstehung von neuen Wänden in den Pollenfächern.

**5. Deutung der Schuppenbildung des Balanophora-Blütenstandes.** TREUB und LOTSY erklärten, dass es keine den sterilen Schuppen an den weiblichen Teilen der *Balanophora*-Kolben homologe Erscheinung bei anderen Pflanzen gäbe. EICHLER hatte die Schuppen früher als Blütenachsen zweiter Ordnung betrachtet. Auch für Tragblätter hat man sie gehalten (vgl. UMIKER 1920). Für die letztere Auffassung spricht ihre vorübergehende Blattform. Dass die Schuppen bei vielen *Balanophora*-Arten in Wirklichkeit die weiblichen Blüten tragen, müsste dann mit "Verschiebungsphänomenen" erklärt werden. Der Eindruck, dass die weiblichen Blüten im Kreise um die Basis der Schuppen oder deren Ansatzpunkte gruppiert sind, ist jedoch kaum mit dieser Auffassung vereinbar.

Viel spricht dafür, dass EICHLERS Auffassung richtig ist. Es gibt bei den Balanophoraceen nämlich Gattungen, bei denen die weiblichen Blütenstände deutlich hervortretende sekundäre Achsen haben (Unterfamilie Sarcophytoideae vgl. HARMS 1935). Bei *Lophophytum* (EICHLER 1869) und *Juelia* (ASPLUND 1928) sitzen sowohl die männlichen wie die weiblichen Blüten in Spiralen auf von Brakteen gestützten Achsen zweiter Ordnung. Bei der erstern Gattung sind die apikalen Partien der Brakteen

zu schildförmigen Gebilden umgewandelt, die zeitweilig zusammen einen Panzer bilden, der die Blüten verdeckt. Die Tragblätter fallen bald ab. *Juelia* hat im Gegensatz zu *Lophophytum* Sekundärachsen, deren apikale Partien steril und in schildförmige Scheiben verwandelt sind. Die übrigen Lophophytoideae-Repräsentanten haben keine Tragblätter (oder sie fallen, wenn sie doch vorkommen, schnell ab vgl. ASPLUND 1928 und HARMS 1935). Der Apex der Sekundärachsen ist steril und hat die Form einer Narbe, einer Schale oder einer Scheibe angenommen. Die Helosidoideen haben zwischen den Blüten schildförmige Schuppen, die mit einem Stiel in der Mitte (bei *Scybalium* am Aussenrand) versehen sind. Zum mindesten bei *Helosis* und *Ditepalanthus* sitzen die Blüten in konzentrischen Ringen um die Basis der Schuppen (FAGERLIND 1938 a und b). EICHLER gibt an, dass die Blüten bei *Scybalium* und *Helosis* auf kleinen, flachen, nur wenig über die Hauptachse erhöhten Köpfchen sitzen, die Achsen zweiter Ordnung darstellen. Bei dem von mir früher untersuchten *Helosis*-Material konnte ich keine solche Erhöhungen wahrnehmen. Sie waren dagegen umso mehr bei *Ditepalanthus* ausgebildet, wo die Blütenkränze symmetrisch um den Mantel eines breiten Kegels herum sassen, an dessen Spitze die sogen. Schuppe befestigt war. Es erscheint mir ganz unverkennbar, dass die Blütenstands- und Schuppenverhältnisse bei den Helosidoideen sich nur wenig von denen bei den meisten Lophophytoideen unterscheiden. Der fertile Teil der Sekundärachse des Blütenstandes hat sich offenbar nach den Seiten ausgedehnt und ist gleichzeitig kürzer geworden, sodass er sich nur wenig über die Oberfläche der Primärachse erhöht. Wenn es sich nicht um einen solchen "Ausdehnungsprozess" handelt, ist die Stellung der Blüten unbegreiflich. Dass *Ditepalanthus*, *Scybalium*, *Helosis* und die übrigen Helosidoideen eine Reihe mit ständig steigender Tendenz zur Verflachung der basalen Partie der Sekundärachse darstellen, tritt also deutlich hervor. Je stärker diese Tendenz wird, umso mehr bekommt man den Eindruck, dass die "Schuppen", also die apikalen sterilen Partien der Sekundärachsen, den Primärachsen direkt ansitzen.

Auf Grund des oben Ausgeführten kommt man leicht zur selben Schlussfolgerung über die Schuppen der weiblichen Blüten von *Balanophora* wie EICHLER. Sie machen den Eindruck von im apikalen Teil sterilen Achsen zweiter Ordnung. In den Fällen, z.B. bei *Balanophora elongata*, bei denen man eher den Eindruck bekommt, dass die Blüten zwischen den basalen Teilen der Schuppen sitzen, kann dies mit der "Ausdehnung" der basalen Teile der Sekundärachsen zusammenhängen. Die Stellung der Blüten im Verhältnis zu den Schuppen ist mit der betreffenden Auffassung nicht unvereinbar, wenn auch ihre Anordnung in konzentrischen Kreisen oder Spiralen nicht ebenso deutlich hervortritt wie bei den Helosidoideen und den Lophophytoideen. Bei den Helosidoideen und bei *Balanophora* haben offenbar die sterilen apikalen Teile der Sekundärachsen an Stelle der Tragblätter, die verschwunden sind, die Aufgabe der Tragblätter bei *Lophophytum* übernommen, nämlich einen Panzer zu bilden, der die jungen Blüten schützt.

Was die männlichen Blüten betrifft, so spricht bei *Balanophora* ihre Anordnung und die der zwischen ihnen sich befindlichen Schuppen dafür, dass die letzteren die Tragblätter der Blüten bilden. Diese Auffassung ist ganz allgemein anerkannt (vgl. HARMS 1935) und vielleicht richtig. ZWEIFEL zieht jedoch diesen Schluss nicht. Er nennt die Schuppen sterile Kolben und hält sie offenbar für homolog denen der weiblichen Blütenstände, die nach dem Vorstehenden wahrscheinlich Achsen zweiter

Ordnung oder apikale Partien von solchen sind. Die Debatte über die Schuppen der weiblichen Blütenstände zeigt, dass man bei der Beurteilung sehr vorsichtig vorgehen muss. Meines Erachtens sind für die Schuppen der männlichen Blütenstände drei verschiedene Erklärungen möglich: Sie sind 1. Tragblätter der Blüten, 2. Blütenstandsachsen zweiter Ordnung, die an der Spitze steril sind und an der Basis eine einzige Blüte tragen, 3. Tragblätter der stark verkürzten einblütigen Achsen zweiter Ordnung. Innerhalb der Familie gehören aber Blüten- Tragblätter zu den Seltenheiten. Ebenso tritt eine starke Tendenz zur völligen Rückbildung der Tragblätter der Sekundärachsen hervor. Ist somit also die Erklärung Nr. 2, die ja darauf hinausgehen würde, dass die Schuppen der männlichen und weiblichen Blütenstände homolog sind, richtig? Bei allen Lophophytoideen ausser bei *Lathrophytum* sitzen die männlichen Blüten in Kränzen oder Spiralen auf Achsen zweiter Ordnung. Bei der letzteren Gattung sitzt jede männliche Blüte "auf einer dreieckigen, seitlich zusammengedrückten, an der Spitze horizontal vorgezogenen, unten schief in die Spindel herablaufenden Hervorragung". Diese "Hervorragung" wird von EICHLER als männliche Blütenachse betrachtet. Die Verhältnisse bei der Unterfamilie im übrigen sprechen dafür, dass ENGLER Recht hat, wenn er sie für umgewandelte einblütige Achsen zweiter Ordnung erklärt. Dasselbe kann man möglicherweise von den Schuppen der männlichen Blütenstände bei *Balanophora* sagen. Da die Unterfamilien der Balanophoraceen deutlich verschiedene Entwicklungsrichtungen repräsentieren, die jedoch eine ganze Reihe gemeinsamer Tendenzen haben, kann man nicht allzu viel aus dem Einzelfall von *Lathrophytum* schliessen. Die Frage nach der morphologischen Natur der Schuppen der männlichen Blütenstände bei *Balanophora* muss daher vorläufig noch unbeantwortet bleiben. Möglicherweise könnte ein Studium derjenigen *Balanophora*-Arten, bei denen die männlichen und weiblichen Blüten gleichmässig über den selben Kolben verteilt sind, die Lösung bringen.

#### **Zusammenfassung.**

1. Die männlichen und weiblichen Blütenkolben von *Balanophora elongata* und die weiblichen von *B. globosa* sind so eingehend untersucht worden, wie das zur Verfügung stehende Material zuliess.

2. Bei den männlichen Blütenständen befinden sich zwischen den Blüten Schuppen, deren basale Partien zu einem "wabern"artigen Grubensystem zusammengewachsen sind. In jeder "Grube" sitzt eine männliche Blüte.

3. Bei den weiblichen Blütenständen findet man zwischen den Blüten kolbenförmige Gebilde, "Schuppen", um deren basale Partie oder Ansatzstelle die Blüten annähernd konzentrisch angeordnet sind. Die Anlage der Schuppen wird kurz geschildert. Sie machen den Eindruck von Blütenstandsachsen zweiter Ordnung.

4. Die männliche Blüte enthält unverkennbar ein Synandrium. Die Zahl der Pollenfächer ist gross. Die verschiedenen Fächer laufen oft im oberen Teil des Synandriums zusammen. Die grosse Zahl beruht auf Faltung oder Spaltung der "ursprünglichen" Fächer oder darauf, dass mehr Staubbeutel vorhanden sind, als man nach der Zahl der Tepalen erwartet.

5. Die Aussenwände der Pollenfächer bestehen aus Epidermis, Mittelschicht, Zwischenschicht und Tapetum. Ein oder zwei der mittleren Schichten können

stellenweise fehlen. Eine fibröse Schicht wird nicht gebildet. Alles spricht dafür, dass die Wandschichten sich ebenso bilden wie bei den übrigen Angiospermen.

6. Die weiblichen Blüten sind stark reduziert. Sie bestehen nur aus einer Epidermiszelle und deren Teilungsderivat und einer meist einfachen Zellreihe, deren Apikalzelle EMZ wird. Der Bau der Blüte wird als Resultat völliger Reduktion aller Differenzierungsprozesse erklärt, die sonst zur Bildung von Fruchtknotenwand, Fruchtraum, Plazenta, Samenanlage usw. führen.

7. Gleichartige Reduktionsprozesse während der Blütenbildung der Balanophoraceen und Loranthaceen sowie verschiedene andere oben erwähnte Erscheinungen sprechen dafür, dass die Familien sich phylogenetisch nahe stehen.

### Literatur.

- ASPLUND, E., 1928. Eine neue Balanophoraceen-Gattung aus Bolivien. Sv. Bot. Tidskr., 22.
- EICHLER, A. W., 1868. *Lathrophytum*, ein neues Balanophoraceengeschlecht aus Brasilien. Bot. Zeitung, 26.
- \_\_\_\_\_ 1869. Balanophorae. von MARTIUS, Fl. Brasil., IV: 2.
- ENGLER, A., 1889. Balanophoraceae. ENGLER und PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Leipzig.
- EKAMBARAM, T. and PANJE, R. R., 1935. Contributions to our knowledge of *Balanophora*. 11. Life-history of *B. dioica*. Proc. Indian Ac. Sc., 1.
- FAGERLIND, F., 1937. Embryologische, zytologische und bestäubungsexperimentelle Studien in der Familie Rubiaceae etc. Acta Horti Bergiani, 11.
- \_\_\_\_\_ 1938 a. Bau und Entwicklung der floralen Organe von *Helosis cayennensis*, Sv. Bot. Tidskr., 312.
- \_\_\_\_\_ 1938 b. *Ditepalanthus*, eine neue Balanophoraceen-Gattung aus Madagaskar. Ark. för Bot., 29 A. 24.
- FAGERLIND, F., 1939. Kritische und revidierende Untersuchungen über das Vorkommen des *Adoxa*-typs. - Acta Horti Bergiani, 13.
- \_\_\_\_\_ 1945. Bildung und Entwicklung des Embryosacks bei sexuellen und agamospermischen *Balanophora*-Arten. - Svensk Bot. Tidskr., 39.
- GOEBEL, K., 1929. Organographie der Pflanzen. - Jena.
- HARMS, H., 1935. Balanophoraceae. - ENGLER und PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Leipzig.
- HOFMEISTER, W., 1858. Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Pahanogamen. - Jahrb. Wiss. Bot. 1.
- LOTSY, J. P., 1899. *Balanophora globosa*, eine wenigstens örtlich verwitwete Pflanze. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 16.
- \_\_\_\_\_ 1901. *Rhopalocnemis phalloides*. A morphological-systematical study. - Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 2. ser. 2.
- OEHLER, E., 1927. Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen an einigen saprophytischen Gentianaceen. - Planta, 3.
- RAUCH, K. VON, H. 1936. Cytologisch-embryologische Untersuchungen an *Scurrula atropurpurea* und *Dendrophthoe pentandra*. - Ber. Schweiz. Bot. Ges., 45.

- RUTISHAUSER, A., 1935. Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen an *Korthalsella Dacrydii*. – Ber. Schweiz. Bot. Ges., 44.
- \_\_\_\_\_ 1937 Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an den Viscoideen *Korthalsella Opuntia* und *Ginalloa linearis*. – Ber. Schweiz. Bot. Ges., 47.
- SCHAEPPPI, H. und STEINDL, F., 1937. Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an *Osyris alba*. – Ber. Schweiz. Bot. Ges., 47.
- SCHULLE, H., 1933. Zur Entwicklungsgeschichte von *Thesium montanum*. – Flora, 127.
- SKOTTSBERG, C., 1913. Morphologische und embryologische Studien über die Myzodendraceae. – Kgl. Sv. Vetensk. Ak. Handl., 51.
- VAN STEENIS, C. G. G. J., 1931. Some remarks on the genus *Rhopalocnemis*. Handel. 6. Nederl. Ind. Natuurwet. Congr. Bandoeng, Java.
- STEINDL, F., 1935. Pollen- und Embryosackentwicklung bei *Viscum album* und *V. articulatum*. – Ber. Schweiz. Bot. Ges., 44.
- SVENSSON, H. G., 1936. Fortplantningen hos fanerogamerna eller fröväxterna. – C. SKOTTSBERG, Växternas Jiv, Stockholm.
- VAN TIEGHEM, PH., 1896. Sur l'organisation florale des Balanophoracees et sur la place de cette famille dans le souclasse des Dicotelydones inovulees. – Bull. Soc. Bot. France, 43.
- \_\_\_\_\_ 1907. Sur les inovulees. – Ann. Sc. Nat., Bot., 6.
- TREUB, M., 1885. Observations sur les Loranthaceae. – Ann. Jord. Bot. Buitenzorg, 3.
- \_\_\_\_\_ 1898. L'organe femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata*. – Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 15.
- UMIKER, O., 1920. Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen an *Helosis guyannensis*. – Diss. Zürich.
- YORK, H. H., 1913. The origin and development of the embryo sac and embryo of *Dendrophthora opuntioides* and *D. gracilis*. – Bot. Gaz., 55.
- ZWEIFEL, R., 1939. Cytologisch-embryologische Untersuchungen an *Balanophora abbreviata* und *B. indica*. – Vierteljahresschrift Naturforsch. Ges. Zürich, 84.

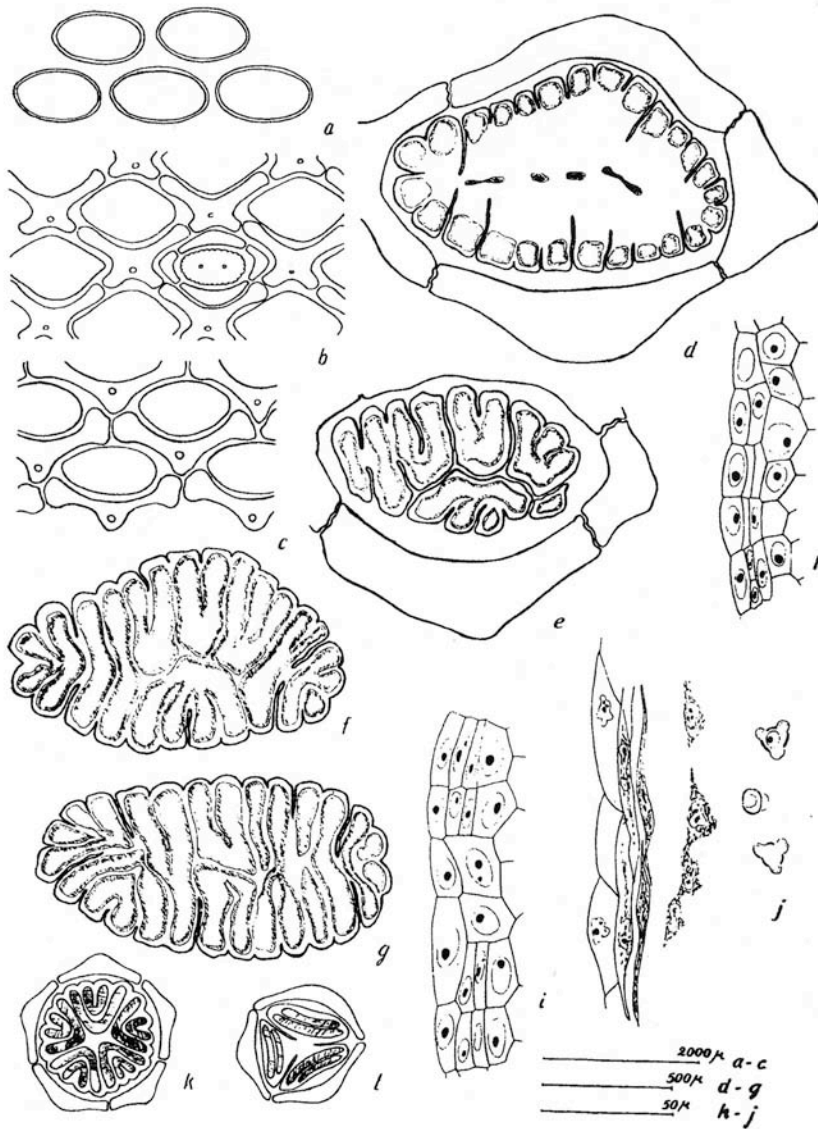


Abb. 1. a-j. *Balanophora elongata*. a-c. Querschnitte durch männliche Blüten und dazugehörige Schuppen auf verschiedenen Ebenen. d. Medialer Querschnitt durch eine männliche Blüte. e. Querschnitt durch den apikalen Teil der männlichen Blüte. f-g. Das Pollenfachsystem des männlichen Blütenköpfchens, auf eine Ebene projiziert. h-j. Anlage und Auflösung der Pollenfachwände. k. Schematisches Bild vom Bau der männlichen Blüte bei *Balanophorotypus*. l. Desgl. bei *Balania*.

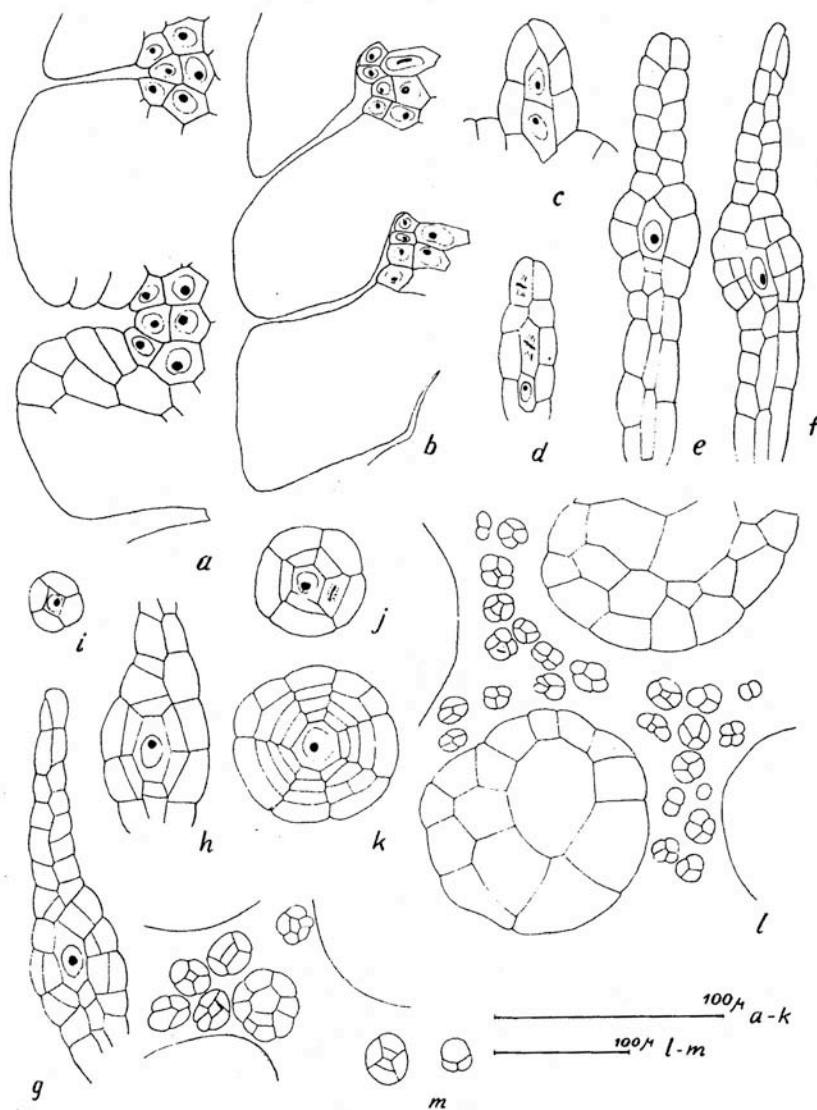


Abb. 2. *Balanophora elongata*. a-b. Schuppen der weiblichen Blütenstände mit jungen Blütenanlagen in den "Furchen". c-k. Verschiedene Entwicklungsstadien der weiblichen Blüte. Die Schnitte sind zentral gelegt. l-m. Tangentialschnitt durch einen weiblichen Blütenstand, der quer-durchschnittene Schuppen und weibliche Blüten zeigt. (Abb. m tiefer als l).



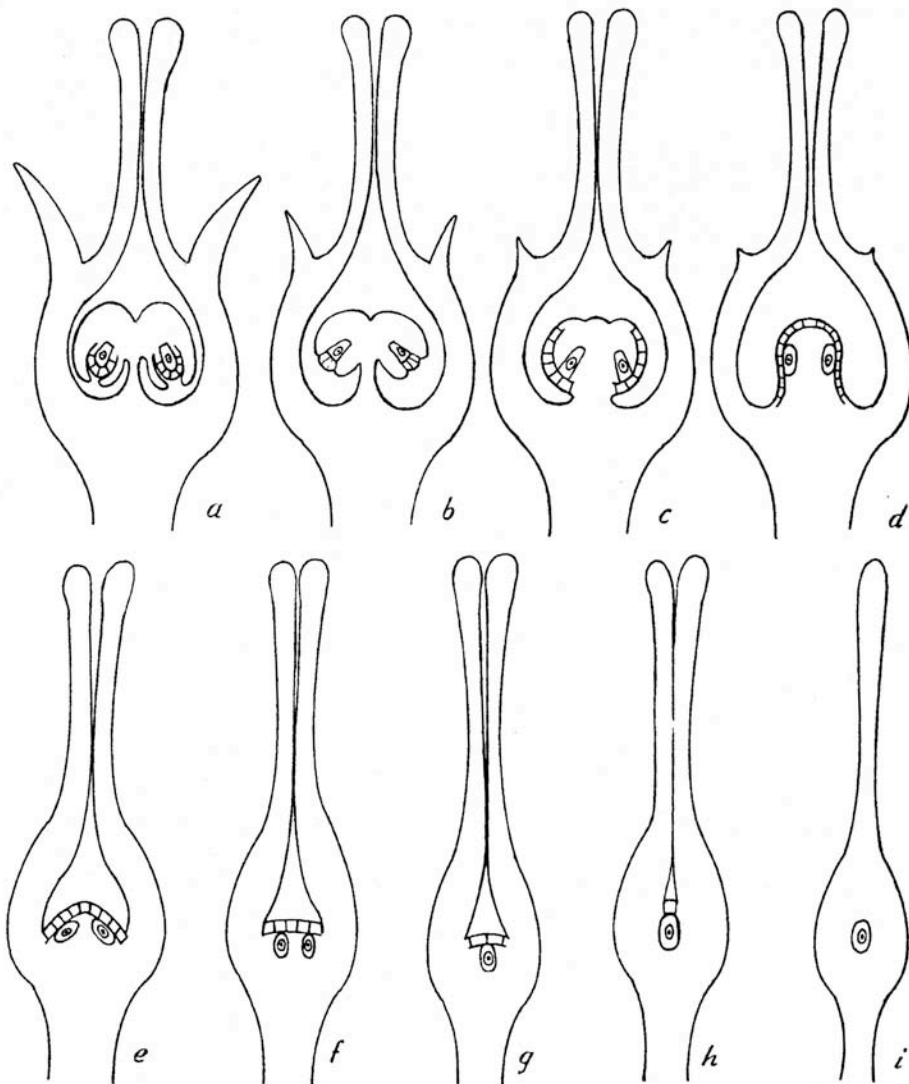


Abb. 3. Schematische Darstellung der Herleitung der *Balanophora*-Blüte (a zeigt normale Fruchtknoten- und Plazenta-Verhältnissen, b die Verhältnisse bei *Thesium*, c bei *Osyris*, *Santalum* und *Myzodendron*, d bei *Arceuthobium*, *Helosis*, usw., e bei *Korthalsella*, f bei *Viscum* und *Dendrophthoë*, g-h bei *Scurrula* und i bei *Balanophora*).