

BAU DER FLORALEN ORGANE BEI DER GATTUNG LANGSDORFFIA.

VON

FOLKE FAGERLIND.

Nur wenige von den Gattungen der Familie *Balanophoraceae* sind bezüglich des Blütenstand-, Blüten- und Gametophytenbaues einigermaßen vollständig untersucht worden. Durch einige Arbeiten habe ich (FAGERLIND 1938 a, b, 1945 a, b) zum Ausbau unserer Kenntnis der Gattungen *Helosis*, *Ditepalanthus* und *Balanophora* beigetragen, die nun zu den in der genannten Hinsicht bestbekanntesten Mitgliedern der Familie gehören. Zu den am unvollkommensten erforschten gehört die kleine Gattung *Langsdorffia*. 1935 lieferte HARMS eine Zusammenfassung über den Bau bei *Langsdorffia hypogaea*, die er als die einzige Art der Gattung betrachtet. Offenbar stützt er sich dabei zum grössten Teil auf die Angaben der Vorgänger (HOOKER 1856, HOFMEISTER 1859, EICHLER 1869, ENGLER 1889), zum Teil auf eigene Beobachtungen. Seine Schilderung weicht in mehreren Punkten von den früheren Angaben VAN TIEGHEMS (1896, 1907) ab, was auch von HARMS betont wird.

Die Sammlungen des Naturhistorischen Reichsmuseums in Stockholm enthalten in Spiritus konserviertes Material von *Langsdorffia hypogaea*. In der Hoffnung, entscheiden zu können, wie die Verhältnisse in den Fällen, wo die Angaben von HARMS und VAN TIEGHEM auseinandergehen, in Wirklichkeit liegen, und ferner die Lücken in ihren Schilderungen ausfüllen zu können, habe ich das erwähnte Material einer mikroskopischen Untersuchung unterzogen. Das Material erwies sich als wohlkonserviert. Einige Präparate wurden ungefärbt gelassen. Andere wurden nur mit Lichtgrün behandelt, das ja die Zellwände färbt. Andere wiederum wurden auch mit den Kernfarbstoffen behandelt. Für *Langsdorffia* gilt dasselbe, was VAN STEENIS (1931) für *Exorhopala* und die meisten Balanophoraceen angeführt hat, nämlich dass das Material, wenn es in Spiritus konserviert ist, einen braunen Farbstoff besitzt, welcher bewirkt, dass die Zellkerne ohne Färbung hervortreten. Es zeigte sich, dass die ungefärbten und die nur mit Lichtgrün behandelten Präparate die besten waren.

Das in Spiritus konservierte Material bestand aus zwei Nummern. Die eine, im folgenden Nr. 1 genannt, ist 1894 von MALME in Matto Grosso (Brasilien) eingesammelt worden. Für die andere, im folgenden Nr. 2 genannt, fehlten Angaben über Einsammlungsort, Datum und Einsammler. Herbarmaterial von der Art findet sich im Reichsmuseum, auch von MOSÉN 1876 in Minas Geraes eingesammelt (N:o 4404). Da dieses Material augenfällige Ähnlichkeiten mit Nr. 2 darbot, vermute ich, dass es von ein und derselben Einsammlung her stammt.

Anfänglich hielt ich Nr. 1 und 2 für Vertreter zweier einander nahestehender Arten. Ich konstatierte gewisse Verschiedenheiten, die ich zunächst als wesentlich ansah. Die weitere Untersuchung ergab jedoch, dass die Eigenschaften, die bei Nr. 1 vorhanden waren, in niedriger Frequenz auch bei

Nr. 2 vorlagen, und dass andererseits die charakteristischen Eigenschaften dieser letzteren als Ausnahmeerscheinungen auch bei Nr. 1 nachgewiesen werden konnten. Eine Untersuchung des Herbarmaterials des Reichsmuseums zeigte, dass die Mitglieder der Eigenschaftspaare in ganz verschiedener Frequenz bei verschiedenen Individuen repräsentiert waren. Es geht daraus also hervor, dass die beobachteten Verschiedenheiten mit Artunterschieden nichts zu tun haben.

Langsdorffia ist mehrfach abgebildet worden. Die Bilder sind so verschieden voneinander, dass man vermuten muss, dass sie sich auf verschiedene Arten der Gattung beziehen. Mein Material Nr. 1 zeigt grosse Übereinstimmung mit EICHLERS Abbildung I: III. Das Material Nr. 2 zeigt bedeutend kürzere »Ausläufer«. Es stimmt mehr mit EICHLERS Abb. I: II überein. Die an den Spitzen der Ausläufer endogen angelegten weiblichen bzw. männlichen Kolben haben das Aussehen wie in EICHLERS Abbildung.

Die weiblichen Kolben enthalten eine wenigstens anscheinend einfache Achse. Sie ist basal mit einer ziemlich grossen Anzahl dichtstehender Hochblätter versehen. Im übrigen trägt sie eine sehr grosse Anzahl dichtgehäufter weiblicher Blüten. In der früheren Literatur wird angegeben, die weiblichen Blüten oder wenigstens ihre oberen Partien seien miteinander verwachsen. Man erhält in der Tat diesen Eindruck auch beim Studium von Längsschnitten im Mikroskop. Die Blüten fallen indessen leicht auseinander bei Dissektion der Kolben mittels Nadeln. Der Eindruck, dass Verwachsungen beständen, ist also nur ein scheinbarer.

Bei mehreren Balanophoraceengattungen — z. B. *Helosis*, *Ditepalanthus*, *Balanophora* (vgl. FAGERLIND 1945 b) — liegen Tatsachen vor, die deutlich dafür sprechen, dass der weibliche Kolben nicht einfach ist, obwohl er bei oberflächlicher Betrachtung so erscheint. Die Sekundärachsen sind zu m. o. w. unbedeutenden Bildungen reduziert worden, die in den extremsten Fällen nur niedrige Auswölbungen darstellen, welche sich nur unbedeutend über die Oberfläche der Primärachse erheben. Bei *Langsdorffia* sind derartige Auswölbungen nicht nachweisbar. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass diese »Auswölbungen« hier bis zu völligem Verschwinden »zusammengesunken« sind. Die eigentümliche Reihenfolge, in der die weiblichen Blüten sich entwickeln, deutet darauf, dass das der Fall sein kann. Die basalen Blüten sind oft spät entwickelt. Im übrigen erfolgt die Entwicklung in akropetaler Richtung, aber nicht in ununterbrochener Folge. Man erhält vielmehr den Eindruck, dass die weibliche Blütenmasse mosaikartig aus einzelnen regelmässigen Areen zusammengesetzt ist, innerhalb welcher die Entwicklung in zentripetaler Richtung geschieht. Die Areen entwickeln sich ihrerseits in akropetaler Folge. Jede solche Area kann Repräsentant eines »stark abgeplatteten« Blütenstandes zweiter Ordnung sein.

Die weiblichen Blüten sind unbedeutende Bildungen, deren Grösse und Form aus Abb. 1 a und c hervorgeht. Die von Nr. 1 sind meistens schmaler und länger als die von Nr. 2. Recht grosse Variationen kommen jedoch in verschiedenen Teilen desselben Kolbens und von Kolben zu Kolben vor. Die weibliche Blüte hat an ihrer oberen Oberfläche eine trichterförmige

Vertiefung. Sie ist oft schwer zu entdecken, weil die Innenepidermis des »Trichters« häufig in dichtem Kontakt mit dem Griffel liegt, der von dem Boden des »Trichters« ausgeht. HARMS (und früher HOFMEISTER) hat offenbar eben infolge dieses Umstandes die Grösse des »Trichters« unterschätzt. Er schreibt nämlich von dem Ovar: »Am Scheitel in einen kurzen unregelmässigen Rand ausgehend.« In Wirklichkeit dürfte der »Trichter« wenig schwächer ausgebildet sein als bei der nahestehenden Gattung *Thonningia*, von welcher HARMS schreibt: »Blüte ähnlich wie bei *Langsdorffia*, aber der Scheitel des Ovars in eine längere Röhre ausgezogen, die den unteren Teil des Griffels wie ein Perigon umgibt.« VAN TIEGHEM betrachtet sowohl bei *Langsdorffia* wie bei *Thonningia* den Trichter als ein reduziertes Perigon. Zweifellos hat er darin recht. Die weiblichen Blüten bei *Balanophora* haben gar kein Perigon. Ein epigynes, stark reduziertes Perigon liegt dagegen bei der *Helosis*-Gruppe vor (vgl. FAGERLIND 1938 a, b).

Das Perigon besteht nur aus Aussen- und Innenepidermis. Querschnitte durch dasselbe zeigen, dass lokal ein und dieselbe Zelle diese beiden Schichten repräsentieren kann (Abb. 1 f). Apikal besteht es auch aus einer einzigen Zellschicht (Abb. 1 b, d). In den Längsschnitten zeigt es sich, dass das Perigon aus 4-6 Zelletagen aufgebaut ist. VAN TIEGHEMS Angabe, dass drei undeutlich ausgeprägte Zipfel am Perigon zu unterscheiden seien, kann ich nicht bestätigen. Der obere Rand des Perigons ist uneben. Dank der Grösse der vier Eckzellen (vgl. Abb. 1 f) erhält man nicht selten den Eindruck von Vierzipfligkeit. Ob dies ein Ausdruck dafür ist, dass das Perigon aus vier Blättern aufgebaut ist, oder ob es eine Folge der Raumverhältnisse ist, muss dahingestellt bleiben.

Anschliessend an die Perigonkutikula sieht man eine Schicht mit stäbchenförmigen Bildungen, wie sie in Abb. 1 d angegeben sind (vgl. auch HOFMEISTER 1859, Abb. XII: II).

Der einzige Griffel zeigt an seiner Ansatzstelle im Querschnitt ausser einer Epidermis 3-12 zentrale Zellen. Höher hinauf verschwinden sukzessiv die Zentralzellen (Abb. 1 f—h). In dem schwach keulenförmig angeschwollenen Narbenteil (Abb. 1 e) kommen ausser der Epidermis nur wenige oder keine Zentralzellen vor. Der Griffel ist also wenigstens basal kräftiger ausgebildet als bei *Balanophora elongata* (FAGERLIND 1945 b), im übrigen aber weist er wie auch die Narbe denselben Bau auf wie bei dieser letzteren Art. VAN TIEGHEMS und HARMS' Schilderung spricht dafür, dass die Verhältnisse die gleichen bei der Gattung *Thonningia* sind. Im jungen Stadium ist der Griffel bei *Langsdorffia* gleich ausserhalb der Perigonmündung winklig gebogen. Er liegt daher zum grösseren Teil der Fläche angedrückt, die von den verschiedenen Blütenspitzen gebildet wird. Später richten sich die Winkel aus.

Die Angaben über den Bau des Fruchtknotens gehen sehr auseinander. Die ältere Methodik genügte nicht, um befriedigende Präparate von diesen kleinen Objekten zu liefern. HOOKER (1856) gibt an, dass MARTIUS und RICHARD im Jahre 1818 bzw. 1822 vergebens nach der Kavität des Fruchtknotens suchten. Selbst war er auch zuerst geneigt, ihr Vorkommen in Abrede zu stellen. In einer Anmerkung fügt er jedoch hinzu, dass neues, wohlkonserviertes

Material ihn von dem Vorhandensein der Kavität überzeugt habe. Er gibt an, dass eine sehr kleine, wenigzellige Samenanlage in dieselbe hinabging. Eine Kavität, fortgesetzt durch einen deutlichen Stylarkanal, glaubte HOFMEISTER (1859) gefunden zu haben. Seiner Angabe nach wird sie fast vollständig von einer herabhängenden, einzelligen Samenanlage ausgefüllt. Als »Funiculus« diente ein Fortsatz von einer der aufwärts gelegenen Wandzellen der Kavität. EICHLER (1869) fand den Stempel aus zwei miteinander marginal verwachsenen Fruchtblättern aufgebaut. Er war einfächerig und mit Stylarkanal versehen. Seiner Ansicht nach war die Kavität ganz von einer basal-zentralen, aufrechtstehenden, mehrzelligen Samenanlage ausgefüllt. Diese Ansicht wurde offenbar von ENGLER (1889) akzeptiert.

VAN TIEGHEM (1907) stellt dagegen das Vorkommen einer Samenanlage und einer Kavität völlig in Abrede. Die Embryosackmutterzelle soll durch eine Zelle im Zentrum des massiven Ovars konstituiert werden.

Trotz VAN TIEGHEMS Äusserungen schliesst HARMS (1935) sich der EICHLER-ENGLERSchen Auffassung an. Bei ihm heisst es nämlich: »Eine einzige Samenanlage, ohne Integument, länglich, ringsum der Wand des Ovars angewachsen.«

Meine eigene Untersuchung zeigt, dass VAN TIEGHEMS Ansicht zutreffend ist. Nicht einmal während des jüngsten Stadiums, das mir zur Verfügung gestanden hat (leider ist es nicht jünger, als dass der Embryosack das 4-kernige Stadium erreicht hat), habe ich einen Stylarkanal, eine Ovar kavität oder eine ausdifferenzierte Samenanlage wahrnehmen können. Rings um die Spitze des jungen Embryosacks findet sich ein wenigzelliges Gewebe aus vakuolenfreien Zellen, deren Plasma auffallend stark färbbar ist (Abb. 2 a). Nach EICHLERS Text und Bildern zu urteilen, ist es eben dieses Gewebe, das er als Samenanlage gedeutet hat. Die Grenze zwischen dem genannten Gewebe und dem umliegenden, von EICHLER als Fruchtwand gedeuteten verläuft derart, dass es ausgeschlossen ist, dass der kompakte Stempel das Resultat eines Verwachsungsprozesses wäre. Der Stempel weist also deutlich denselben prinzipiellen Bau auf wie bei *Balanophora*. Wie die phylogenetische Entstehung eines solchen kompakten Stempels zu erklären ist, habe ich neulich dargelegt (FAGERLIND 1945 b). Im Zusammenhang mit diesem Nachweis, dass HARMS u. A. den Fruchtknotenbau bei *Langsdorffia* unrichtig aufgefasst hat, sei bemerkt, dass er in gleicher Weise auch die Verhältnisse bei *Balanophora* deutete, was nunmehr wohl als erwiesenermassen falsch bezeichnet werden muss (FAGERLIND 1945 b). VAN TIEGHEMS und HARMS' Beschreibung der Gattung *Thonningia* spricht dafür, dass auch diese einen völlig kompakten Fruchtknoten von *Balanophora-Typ* hat.

Der Fruchtknoten bei *Langsdorffia* und noch mehr bei *Thonningia* ist mächtiger ausgebildet als bei *Balanophora*. Ob die Zellschichten, die bei der erstgenannten Gattung den Embryosack umgeben (Abb. 2 a), vollständig epidermalen Ursprungs sind, hat nicht entschieden werden können. Bei *Balanophora* ist dies der Fall (FAGERLIND 1945 b).

Die jüngsten Embryosäcke, die ich beobachtet habe, waren 4-kernig. An der Embryosackbasis kamen konstant drei kleine, o. w. degenerierte Zellen vor (Abb. 2 a—f). Es handelt sich zweifellos um

Schwestermakrosporen. Der Embryosack ist also monosporisch, hervorgegangen aus der Apikalzelle einer Tetrade. Gleichartig liegen die Verhältnisse bei *Balanophora* (FAGERLIND 1945 a). Die jungen 4-kernigen Embryosäcke sind mit Vakuolen versehen. Zwei verschiedene Kernlagen sind beobachtet worden:

1) Die Kernpaare liegen deutlich voneinander getrennt; meistens wird eine Vakuole zwischen ihnen angetroffen (Abb. 2 a—b).

2) Die Kernpaare liegen in. o. w. nahe aneinander in »ein und derselben Plasmamasse« in der oberen Hälfte des Embryosacks (Abb. 2 c—d). Wenn die Kerne die letztere Lage haben, ist oft an der Embryosackperipherie neben den Kernen eine m. o. w. deutlich markierte Ausbuchtung wahrzunehmen (Abb. 2 d). Sie bildet den Beginn der Austreibung eines schlauchförmigen Arms, der bald das basale Kernpaar aufnimmt (Abb. 2 e—f). Ich vermute, dass die Kernlage Nr. 1 der Kernlage Nr. 2 vorausgeht, und dass die anscheinend stattfindende Kernverschiebung mit der Austreibung des erwähnten Schlauchs im Zusammenhang steht.

Der schlauchförmige Anhang wächst aufwärts, bis weit über die ursprüngliche Embryosackspitze empor. Er gräbt sich einen Weg vorwärts zwischen den somatischen Zellen, die verdrängt werden und degenerieren. Das im »ursprünglichen Embryosackkörper« zurückbleibende Kernpaar hält sich im oberen Teil desselben. Das andere Kernpaar wird in die Schlauchspitze aufgenommen. Danach erfolgt der letzte Kernteilungsschritt des Embryosacks (Abb. 2 g). Er geschieht oft ein klein wenig später am unteren als am oberen Pol, was ja nicht ungewöhnlich ist, wenn es sich um lang-gestreckte Embryosäcke handelt. Die vier Kerne in der Schlauchspitze ergeben den Eiapparat und den oberen Polkern (Abb. 2 h). Die vier Kerne in dem »ursprünglichen Embryosackkörper« entwickeln sich nie zu Zellen. Die Kerne verschmelzen vielmehr genau wie bei *Balanophora* nach EKAMBARAM und PANJE (1935) —vgl. auch FAGERLIND 1945 a — allmählich zu einem lobierten degenerativen Kern mit mehreren Nukleolen (Abb. 2 h--m). Diese Prozesse erfolgen oft vor der Endosperm bildung, nehmen aber nicht selten bedeutend längere Zeit in Anspruch (Abb. 2 q). Eine Wanderung des »unteren Polkerns« aufwärts und eine Verschmelzung desselben mit dem oberen habe ich nicht beobachtet. Kommt ein solcher Verlauf einmal vor, so ist er jedenfalls eine Seltenheit. Eine derartige Abweichung vom Normalen habe ich bei *Balanophora* beobachtet (FAGERLIND 1945 a).

Der Embryosack bei *Langsdorffia* ist demnach nicht die einfache zylinderförmige Bildung, wie dies EICHLER, VAN TIEGHEM und wohl nach ihnen HARMS behauptet haben. Er zeigt vielmehr nicht unbedeutende Ähnlichkeit mit den hufeisenförmigen Embryosäcken bei *Balanophora*. Dort kam die Biegung dadurch zustande, dass die Embryosackbasis seitwärts und dann aufwärts auswächst. Der Vorgang spielte sich während der 2-kernigen Phase ab. Offenbar handelt es sich hier um dieselbe Erscheinung wie die bei *Langsdorffia* beschriebene. Der einzige Unterschied ist der, dass der Seitenschlauch zu etwas verschiedenen Zeitpunkten und ferner basal bei *Balanophora* und subapikal bei *Langsdorffia* ausgetrieben wird. Es ist sicher der

für die meisten *Lorantales*-Vertreter (vgl. FAGERLIND 1945 b) so charakteristische Embryosackvordrängungsprozess, den wir hier vor uns haben. Dass die Prozesse in verschiedenen Fällen verschiedene Lokalisation haben, kann im Zusammenhang damit stehen, welche Stellen den geringsten Widerstand darbieten. Wie ich schon früher bemerkt habe, sprechen gewisse Umstände dafür, dass schlauchförmige Ausbuchtungen an Makrosporen oder jungen Embryosäcken in Zusammenhang stehen mit ihrer Volumzunahme und dem Widerstand, den die Umgebung darbietet (*Galium* und nahestehende Gattungen — FAGERLIND 1937, *Balsamita* und nahestehende Gattungen — FAGERLIND 1939).

Die Endospermentwicklung setzt ein, bevor die erste Teilung des Embryos zustande kommt. Die erste Endospermkernteilung und das darauf unmittelbar folgende Stadium fehlen im Material. Spätere Stadien zeigen, dass das Endosperm aus einer grossen, einkernigen Basalzelle besteht, deren oberes Ende mehr oder weniger glockenförmig von einer Gruppe kleinerer Endospermzellen umschlossen wird, zwischen welche der Embryo sich einschiebt (Abb. 2 n—p). Bei *Balanophora* (LOTSY 1899, EKAMBARAM und PANJE 1935, ZWEIFEL 1939) führt die erste Endospermkernteilung zur Entstehung einer Apikal- und einer Basalzelle. Die letztere teilt sich nicht mehr. Die erstere teilt sich weiter und entwickelt sich zu einem den Embryo umschliessenden, zellularen Gewebe. Offenbar spielen sich genau dieselben Prozesse bei *Langsdorffia* ab. Das Endosperm ist also »helobial«. Die Basalzelle ist jedoch bedeutend voluminöser als bei *Balanophora*. Unter und oft etwas neben der grossen Basalzelle sieht man in den meisten Fällen den »ursprünglichen Embryosackkörper« mit seinen verschmolzenen oder verschmelzenden Kernen.

Die erste Teilung der Zygote führt zur Entstehung zweier Zellen, die nebeneinander liegen (Abb. 2 o—p). Die Wand, die sie scheidet, fällt also mit der Längsachse des Embryos zusammen. Das gleiche ist der Fall bei *Balanophora* (EKAMBARAM und PANJE 1939, ZWEIFEL 1939).

Der Bau der männlichen Blütenstände stimmt, von einem Punkte abgesehen, mit der Schilderung, die HARMS geliefert hat, überein. Er gibt an, dass kleine, verkümmerte, kegelförmige weibliche Blüten zwischen den männlichen Blüten angetroffen werden. Zwischen den männlichen Blüten, die zu dem Material Nr. 1 gehören, werden nun tatsächlich kegelförmige Bildungen angetroffen (Abb. 1 i). Sie haben aber nichts mit Rudimenten weiblicher Blüten zu tun. Die Bildungen gehen paarweise (Abb. 1 p) vom Rande unbedeutend vertiefter Gruben aus (Abb. 1 r). Im Zentrum jeder solchen Grube sitzt eine männliche Blüte. Im Material Nr. 2 finden sich gleichfalls diese Gruben. Der Rand der Grube ist hier unter der Blüte ausgezogen zu einer schuppenförmigen Bildung, die in gewissen Fällen m. o. w. gabelig gespalten ist (Abb. 1 l—o). Die Spaltung kann so weit gehen, dass die Schuppe durch zwei Bildungen ersetzt ist, die mit den obenerwähnten »Kegeln« übereinstimmen. Eine genauere Untersuchung des Materials Nr. 1 zeigt, dass die »Kegel« an der Infloreszenzbasis oft durch in. o. w. aufgespaltene Schuppen ersetzt sind (Abb. 1 j—k). Eine Untersuchung des Herbarmaterials des Reichsmuseums ergibt, dass sämtliche

Variationen von Schuppen mit m. o. w. deutlicher Andeutung von Aufspaltung bis zu »Kegelpaaren« bei ein und demselben Individuum sehr oft vorkommen.

Bei wenigstens den meisten *Balanophora*-Arten (vgl. HARMS 1935 und FAGERLIND 1945 b) sitzt jede männliche Blüte eingefügt in ihre Zelle in einem »Wabensystem«. Im Anschluss an jede Zelle tritt eine schuppenförmige Bildung auf, die zumeist als Deckblatt der männlichen Blüte gedeutet worden ist, eine Deutung, die ansprechend erscheint, wenn auch andere denkbar sind (vgl. FAGERLIND 1945 b). Querschnittsbilder der Schuppen bei *Balanophora elongata* zeigen, dass die mittlere Partie dieser Schuppen verdünnt ist (FAGERLIND 1945 b). Die »Kegelpaare« bei *Langsdorffia* sind offenbar diesen Schuppen homolog, Das Grubensystem ist wohl wie das »Wabensystem« bei *Balanophora* dadurch bedingt, dass die basalen Partien der Schuppen miteinander verwachsen sind.

Die männliche Blüte besteht aus einem Stielteil, aus drei oder selten zwei Blumenblättern sowie aus drei bzw. zwei superponierten, extrorsen Staubgefäßen. Die letzteren sind basal miteinander verwachsen. Die Staubfäden sind kurz, völlig vereinigt miteinander zu einer zylinderförmigen Bildung, wie dies auch von HARMS angegeben worden ist. Von den Staubbeuteln schreibt HARMS, sie seien »am Rücken zusammenhängend, ein in der Mitte hohles Synandrium bildend«. Eine solche Bildung würde wohl ein wahres Paradoxon darstellen. Die Staubbeutel sind auch in Wirklichkeit nur in den basalsten Partien miteinander verbunden (Abb. 1 h--ö). Im übrigen sind sie ganz frei voneinander. Jeder Staubbeutel ist mit einem Leitstrang versehen, der hinab in den Stielteil der Blüte verfolgt werden kann. Die drei (zwei) Stränge, die in ein und demselben Stiel enthalten sind, laufen zu einem einzigen, im basalsten Abschnitt zentral placierten zusammen.

HARMS gibt an, die *Langsdorffia*-Anthere sei dithetisch und sie enthalte 4 Pollensäcke. Nach VAN TIEGHEM enthält dagegen jede Anthere zwei hufeisenförmig gebogene Pollensäcke, deren Biegung nach oben gerichtet ist. Meine Schnittreihen (Abb. 1 v—ö) zeigen, dass VAN TIEGHEMS Angabe die richtige ist. Die Antheren sind demungeachtet dithecisch. Die Verhältnisse, die mit denen bei der *Balanophora*-Sektion *Balanophorotypus* (und bei *Balania*?) — vgl. HARMS 1935 und FAGERLIND 1945 b — übereinstimmen, haben sicherlich ihren phylogenetischen Ursprung in normalen 4-fächerigen Antheren. Sonst somatisch verbleibende Partien in dem apikalen Gewebe, das zwischen einander entsprechenden Loculi in den beiden Fächern liegt, sind offenbar in sporogenes Gewebe umgewandelt worden.

Die vorliegende Arbeit zeigt, dass die Übereinstimmungen zwischen den Gattungen *Balanophora* und *Langsdorffia* bedeutend grösser sind, als man es sich früher vorgestellt hat. Dass zwischen diesen und der noch in vielen Hinsichten schlecht bekannten Gattung *Thonningia* ebenfalls augenfällige Übereinstimmungen bestehen, ist bereits klar. Die beiden erstgenannten Gattungen weisen Übereinstimmungen auch in bezug auf Eigenschaften auf, die sonst in

der Pflanzenwelt nicht oder nur selten vorkommen. Ich stelle sie nachstehend zusammen:

- 1) Kompakte Fruchtknoten.
- 2) Entstehung des Embryosacks aus der Apikalzelle der Makrosporentetrade.
- 3) Hufeisenförmige Embryosäcke.
- 4) Ausbleiben der Polkernverschmelzung.
- 5) Ausbleiben der Antipodenzellbildung. Verschmelzung der 4 Basalkerne des Embryosacks.
- 6) Helobiale Endosperm Bildung. Die Basalzelle des Endosperms besitzt kein Teilungsvermögen.
- 7) Longitudinal orientierte Primärwand im Embryo.
- 8) »Wabensystem« im männlichen Blütenstand. »Deckblätter« mit Tendenz zu Aufspaltung.
- 9) Synandrienbildung.
- 10) »Vereinigung« entsprechender Pollensäcke.

Übereinstimmung bezüglich einer so grossen Reihe ungewöhnlicher Eigenschaften kann zu keinem anderen Schluss führen, als dass die beiden Gattungen einander sehr nahe stehen. Ausser den hier aufgeführten Übereinstimmungen finden sich noch andere, auf die von früheren Forschern hingewiesen worden ist. Ich will nur daran erinnern, dass die beiden Gattungen durch das Vorkommen von Balanophorin ausgezeichnet sind. Früher hat man nähere Verwandtschaft zwischen den Gattungen *Langsdorffia* und *Thonningia* als zwischen einer von diesen und *Balanophora* angenommen. Das Resultat ist gewesen (vgl. HARMS 1935), dass man die letztere Gattung eine eigene »Tribus«, *Balanophoroideae-Balanophoreae*, repräsentieren liess, während die beiden erstgenannten Gattungen der Tribus *Balanophoroideae-Langsdorffieae* zugewiesen wurden. VAN TIEGHEM, der überhaupt die *Balanophoraceae* in eine Anzahl kleinerer Familien aufspalten wollte, liess *Balanophora* und *Langsdorffia-Thonningia* verschiedene Familien darstellen. Dass diese Aufteilung unberechtigt ist, erscheint klar. Die drei Gattungen *Balanophora*, *Langsdorffia* und *Thonningia* bilden eine wohlgeschlossene Einheit innerhalb der Familie *Balanophoraceae*.

Zusammenfassung.

1) Die weibliche Blüte bei *Langsdorffia* besteht aus einem ganz kompakten Fruchtknoten von *Balanophora*-Typ, aus einem reduzierten epigynen Perigon sowie aus einem im apikalen Teil zur Narbe angeschwollenen Stempel. (Samenanlage, Stylarkanal und Ovarhöhle fehlen ganz.)

2) Der Embryosack ist monosporisch. Er entwickelt sich aus der Apikalzelle der Tetrade.

3) Aus dem 4-kernigen Embryosack wächst ein subapikal placierter seitlicher Schlauch aus, der das basale Kernpaar aufnimmt. Der Schlauch wächst weit über die ursprüngliche Embryosackspitze hinaus. In der Schlauchspitze kommt der Eiapparat zur Ausbildung.

- 4) Polkernverschmelzung erfolgt nicht. Der »untere Polkern« und die Antipodenkerne verschmelzen zu einem degenerativen, stark lobierten Kern.
- 5) Die Endospermbildung ist »helobial«. Die Basalzelle besitzt kein Teilungsvermögen.
- 6) Die primäre Wand des Embryos ist longitudinal orientiert.
- 7) Die Staubfäden und der basale Teil der Staubbeutel sind miteinander vereinigt.
- 8) Jeder Staubbeutel enthält zwei hufeisenförmige Pollensäcke.
- 9) Die vermeintlichen rudimentären weiblichen Blüten zwischen den männlichen Blüten bestehen aus gespaltenen Schuppenbildungen, die vermutlich die Deckblätter der männlichen Blüten sind.
- 10) Eine ganze Reihe von Übereinstimmungen hinsichtlich eigentümlicher Eigenschaften werden zwischen den Gattungen *Balanophora* und *Langsdorffia* nachgewiesen, Übereinstimmungen, die darauf deuten, dass ein intimer phylogenetischer Zusammenhang zwischen den beiden Gattungen besteht.

ZITIERTE LITERATUR.

- EICHLER, A. G., 1869: *Balanophoreae*. C. F. PH. VON MARTIUS: Flora Brasiliensis, Vol. IV, Pars 2. Monachii.
- EKAMBARAM, T. und PANJE, R. R., 1935: Contributions to our knowledge of *Balanophora*. II. Life-history of *B. dioica*. — Proc. Ind. Ac. Sc., Vol. 1. Bangalore.
- ENGLER, A., 1889: *Balanophoraceae*. — A. ENGLER und K. PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien, Teil III, Abt. 1. Leipzig.
- ERNST, A., 1913: Embryobildung bei *Balanophora*. Flora, Bd 106. Jena.
- FAGERLIND, F., 1937: Embryologische, zytologische und bestäubungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme. — Acta Horti Bergiani, Bd 11. Uppsala.
- FAGERLIND, F., 1938 a: Bau und Entwicklung der floralen Organe von *Helosis cayennensis*. — Svensk Bot. Tidskr., Bd 32. Uppsala.
- FAGERLIND, F., 1938 b: *Ditepalanthus*, eine neue Balanophoraceen-Gattung aus Madagaskar. — Ark. f. Bot., Bd 29 A. Stockholm.
- FAGERLIND, F., 1939: Kritische und revidierende Untersuchungen über das Vorkommen des *Adoxa*- («*Lilium*»)-Typs. — Acta Horti Bergiani, Bd 13. Uppsala.
- FAGERLIND, F., 1945 a: Bildung und Entwicklung des Embryosacks bei sexuellen und agamospermischen *Balanophora*-Arten. Svensk Bot. Tidskr., Bd 39. Uppsala.
- FAGERLIND, F., 1945 b: Blüte und Blütenstand der Gattung *Balanophora*. — Bot. Not. 1945. Lund. (Im Druck.)
- HARMS, H., 1935: *Balanophoraceae*. — A. ENGLER und K. PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd 16 b. Leipzig.

- HOFMEISTER, W., 1859: Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen I. — Abh. Mat.-Phys. Cl. Sächs. Ges. Wiss., Bd 6. Leipzig.
- HOOKER, J. D., 1856: On the structure and affinities of *Balanophoreae*. — Trans. Linn. Soc., Vol. 22. London.
- LOTSY, J. P., 1899: *Balanophora globosa*, eine wenigstens örtlich verwitwete Pflanze. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, Vol. 16. Leide.
- VAN STEENIS, C. G. G. J., 1931: Some remarks an the genus *Rhopalocnemis*. — Handl. 6. Nederl. Ind. Natuurwet. Congr. Bandoeng.
- VAN TIEGHEM, M. P., 1896: Sur l'organisation florale des Balanophoracees et sur la place de cette famille dans sous-classe des ^zdicoeydones involuldes ou Loranthinées. — Bull. Soc. Bot. France, 3. s&., Tome 43. Paris.
- VAN TIEGHEM, M. P., 1907: Sur les inovulées. — Ann. Sc. Nat. Bot., 9. sér., Tome 6. Paris.
- TREUB, M., 1898: L'organe femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata*. — Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, Vol. 15. Leide.
- ZWEIFEL, R., 1939: Cytologisch-embryologische Untersuchungen an *Balanophora abbreviata* und *B. indica*. — Vierteljahrsschr. Nat.forsch. Ges. Zürich, Jahrg. 84. Zürich.

Abb. 1. a. Längsschnitt durch junge weibliche Blüten (Material Nr. 1). b. Desgl., die Perigonpartie in stärkerer Vergrößerung. c. Längsschnitt durch ältere weibliche Blüten (Mtrl Nr. 2). d. Desgl., die Perigonpartie in stärkerer Vergrößerung. e. Die Narbe und der apikale Teil des Griffels. f. Querschnitt durch Perigon und Griffelbasis. g. Querschnitt durch Griffelbasis. h. Querschnitt durch den medialen Teil des Griffels. i. »Kegel« aus einem männlichen Blütenstand (Mtrl N. 1). j---k. Zwischending zwischen »Schuppe« und »Kegelpaar« (Mtrl Nr. 1). l--o. Desgl. (Mtrl Nr. 2). p. Querschnitt durch männliche Blüten (Stielteil) und dazwischenliegende »Kegel« (Mtrl Nr. 1). q. Längsschnitt durch eine männliche Blüte. r—ö. Querschnitte durch eine männliche Blüte in verschiedenen Niveaus. (Die Lage der Schnittebenen entspricht den Strichen in Abb. q. In Abb. r ist die Grube, in welche die männliche Blüte eingefügt ist, angedeutet. In Abb. s ist das zu der männlichen Blüte »gehörende« »Kegelpaar« gezeichnet.). — Leitbündel schraffiert, Pollenfächer punktiert.

Abb. 2. a. Längsschnitt durch den Fruchtknotenteil der weiblichen Blüte mit 4-kernigem Embryosack. b—c. 4-kernige Embryosäcke mit verschiedener Kernlage. d—f. Verschiedene Stadien der Ausbildung des »Schlauches«. g. Die letzte Kernteilung im Embryosack. h. Befruchtungsreifer Embryosack. i—m. Die Kernverschmelzungsprozesse im basalen Teil des Embryosacks. Die frühere Entwicklung des Embryos und des Endosperms. n. Unter dem Endosperm zurückgebliebene Basalkerne.

Abb. 1

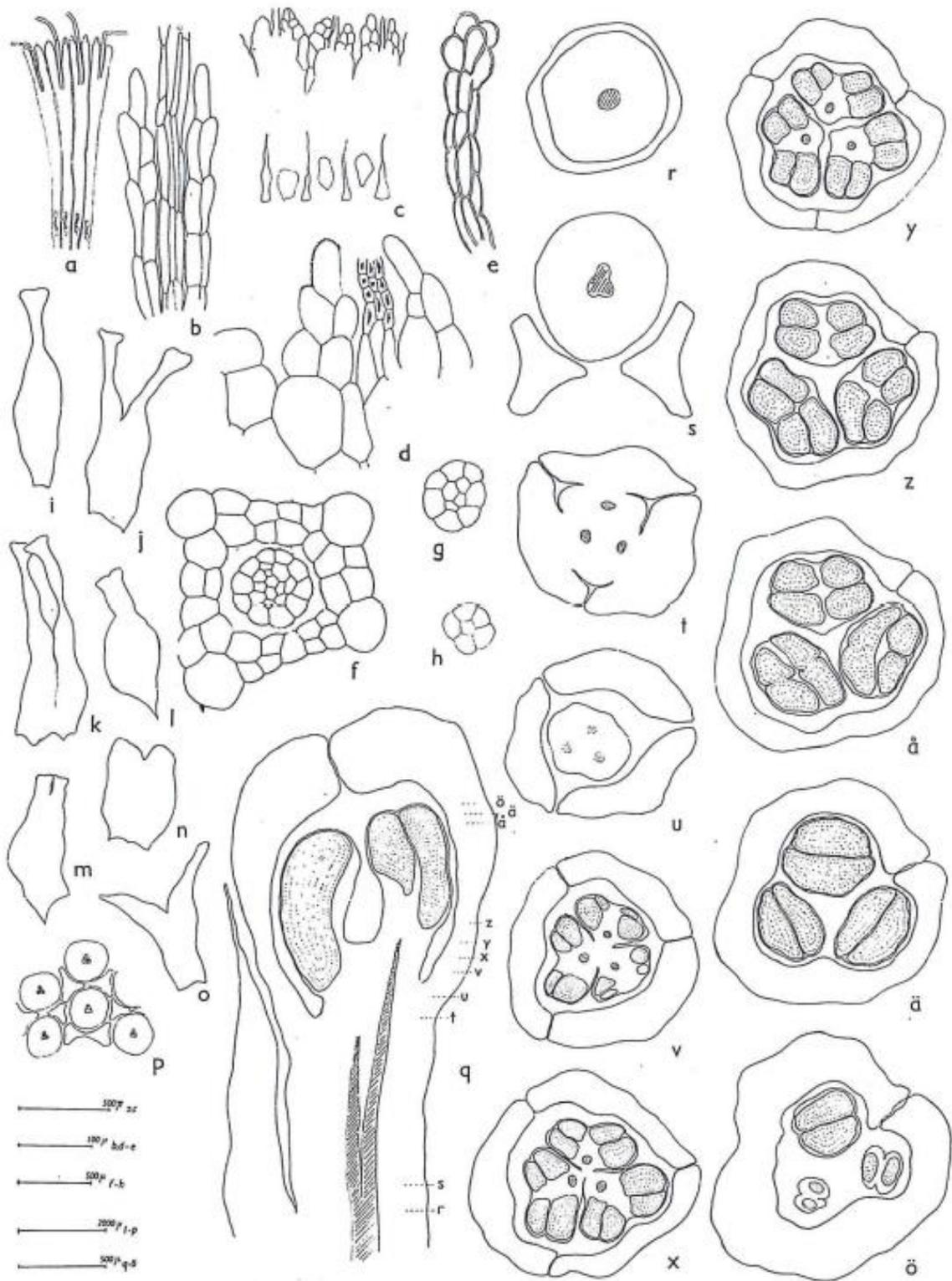


Abb. 2

