

BOTANISCHES MUSEUM  
der k. k. Universität.

J. No 12487

B

136/41

Kernell

WICKELUNGSGESCHICHTE

DER

BLÜTHE VON GUNNERA CHILENSIS, LAM.

INAUGURAL DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOCTOR-WÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT  
DER UNIVERSITÄT ZÜRICH.

VORGELEGT VON

WILLIAM A. KELLERMANN,

AUS

OSHKOSH, WISCONSIN, NORD-AMERIKA,

MAI, 1881.

Begutachtet von den Herren Prof. Dr. O. HEER und Prof. Dr. DODEL-PORT.





DIE ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

DER

BLÜTHE VON *GUNNERA CHILENSIS*, LAM.

INAUGURAL DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOCTOR-WÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT  
DER UNIVERSITÄT ZÜRICH.

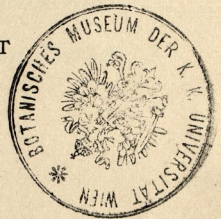
VORGELEGT VON

WILLIAM A. KELLERMANN,

AUS

OSHKOSH, WISCONSIN, NORD-AMERIKA,

MAI, 1881.



---

Begutachtet von den Herren Prof. Dr. O. HEER und Prof. Dr. DODEL-PORT.

THE UNIVERSITY OF CHICAGO  
DEPARTMENT OF CHEMISTRY

PHYSICAL CHEMISTRY

RESEARCH REPORT

BY

WILLIAM W. KELLEY, M.D.

CHICAGO, ILLINOIS

1950

Published by the University of Chicago Press

NACHSTEHENDE Arbeit wurde im Laufe des Jahres 1880 in dem pflanzen-physiologischen Institut der Universität in Göttingen ausgeführt.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. J. REINKE, meinen herzlichsten Dank auszusprechen, für die Unterstützung, die er mir bei der Ausführung dieser Arbeit zu Theil werden liess.

Das physikalische Verhalten der Materie wird durch die Gesetze der Physik beschrieben. Die Erhaltungssätze der Energie, der Masse und des Impulses sind die Grundlage der physikalischen Theorien. Die Relativitätstheorie erweitert die klassische Mechanik auf hohe Geschwindigkeiten und die Quantenmechanik beschreibt das Verhalten der Materie auf der atomaren Ebene. Die moderne Physik versucht, diese Theorien zu vereinen und ein einheitliches Bild der Natur zu schaffen.

# SYNOPSIS.

---

	SEITE.
I. HISTORISCHES, . . . . .	7
II. LITERATUR, . . . . .	8
III. MATERIAL UND UNTERSUCHUNGSMETHODE, . . . . .	9
IV. MORPHOLOGIE UND ENTWICKELUNG, . . . . .	10
V. SYSTEMATISCHE STELLUNG, . . . . .	17
VI. RÉSUMÉ, . . . . .	18
VII. ERKLÄRUNG DER FIGUREN, . . . . .	21





# DIE ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DER BLÜTHE VON GUNNERA CHILENSIS, LAM.

## I. HISTORISCHES.

Die Gattung *Gunnera* wurde von Linnaeus im Jahre 1767, gestützt auf Exemplare einer einzigen Art vom Cap der Guten Hoffnung (*G. perpensa*) aufgestellt.\* Jene Art hat man schon vor einigen Jahren in den Leydener Garten eingeführt, von wo sie in andere europäische Gärten ihren Weg fand. Pluckenet lieferte eine Abbildung einer Pflanze, ehe Linnaeus die Pflanze beschrieben hatte, und stellte sie wegen der Aehnlichkeit des Samens mit demjenigen von *Blitum*-Arten in die letztgenannte Gattung. Diese Aehnlichkeit der Samen von *Blitum* und *Gunnera* hatten früher Ray und Morison angedeutet. Linnaeus gab sowohl eine rohe Abrissabbildung, als auch eine Beschreibung der Pflanze, die jedoch merkwürdigerweise sehr incorrect waren. Er stellte die Stamina dar, als wären sie ausserhalb der Kelchzähne eingefügt, und hielt die Blüthe für zweihäusig, obwohl er selbst Zweifel hierüber nicht verschwieg. Er stellte die Pflanze in seine Classe *Gynandria*. Im gleichen Jahre beschrieb Burmann die Pflanze unter dem Namen *Perpensum blitispermum*, und reihte sie in die Classe *Monoecia* ein. Jussieu nahm die Linné'sche Diagnose der Gattung *Gunnera* an zweifelte aber, dass sie wirklich verschieden von der monoecischen *Misandra* Commerson's sei. Eine hermaphroditische Pflanze, *Panke*, die vor 75 Jahren von Fieullée beschrieben und abgebildet worden ist, fügte Jussieu der Gattung *Gunnera* als weitere Art zu. Die nämlichen Pflanzen prüfte später Lamark, welcher die Gattungen *Misandra* und *Panke* mit *Gunnera* vereinigte. Die erstere Art nannte er *Gunnera magellanica*, und die zweite *G. chilensis*. Indem er sie für diöcisch hielt, stellte

\*Bennet in Horsf. pl. rar. jav.

er sie in die Classe *Dioecia*. Ruiz und Pavon beschrieben im Jahre 1790 nochmals die *Panke* Fieullée, und vertauschten den Lamark'schen Namen (*Gunnera chilensis*) mit einem anderen, nämlich *Gunnera scabra*, indem sie bemerkten, dass die Pflanze sowohl in Peru als auch in Chili vorkommt; sie reichten die Gattung in die Classe *Dianthria* ein. Vahl adoptirte im Jahre 1804 diesen Namen und diese systematische Stellung. Willdenow aber im folgenden Jahre stellte die Gattung wiederum in die Classe *Gynandria*. Im Jahre 1817 beschrieb Kunth *Gunnera scabra* aus der Sammlung von Humboldt und Bonpland, ebenso eine Abart derselben unter dem Namen *G. pilosa*. Es wurden später noch Formen gefunden und als Species aufgestellt, bis endlich die Zahl derselben fünfzehn erreichte, wovon Süd-America und die benachbarten Inseln neun, Afrika eine, Java eine, Van Dieman's Land eine, Neu Zealand zwei, und die Sandwich Inseln eine Species lieferten.

Die Gattung hat eine ähnliche Schwankung in der natürlichen Classification erlitten. Jussieu brachte sie unter Genera urticis affinia, und Bartling unter Artocarpeae. Indem Kunth sie mit den Urticeae vereinigte, hielt er es für wahrscheinlich, dass sie eine Verwandtschaft mit den Piperaceae hätte. Sie wurde von Endlicher in Urticaceis aff. Gunneraceae, von Lindley in Araliacearum gen., von Blume in Halorageae subordo Gunneraceae, von La Maout et Decaisne, auch von Baillon in eine besondere Familie, nämlich Gunneraceae gestellt. Bentham und Hooker bringen sie (in Gen. plant.) zu den Halorageae; dieselbe Stellung adoptirt Eichler in seinem Werk, Die Blüthendiagramme.

## II. LITERATUR.

Die Literatur ist, soweit sie die Frage der systematischen Stellung von *Gunnera* betrifft, ziemlich voluminös geworden, Manches freilich nur auf flüchtige Untersuchungen der floralen Charactere gegründet. Luppe und Mikroskop kamen bei jenen oberflächlichen Untersuchungen nicht zur Anwendung. Die Blüthen-Charactere haben, da sie stark unterdrückt sind, wenige

Anhaltspunkte gewährt, um die genetische Affinität und die richtige Stellung in der Systematik unzweifelhaft darzuthun, daher die obengenannten Schwankungen. Die Morphologie wurde erst von Reinke\* genau studirt. Seine Resultate zeigen, dass die *Gunnera*-Arten viel vom normalen dicotyledonischen Typus abweichen, und sich dem monocotyledonischen Typus, noch mehr aber den Farnen nähern. Die Blattnervatur ist dicotyledonischer Natur, der Verlauf der Fibrovasalstränge des Blattstieles und der Schäfte aber von monocotyledonischem Typus. Die Fibrovasalbündel sind "geschlossene", und stellen ein unregelmässiges Netzwerk dar. Die Blattstellung ist spiralgig, wie bei den meisten Dicotyledonen; sie beginnt mit den opponirten Cotyledonen und hebt sich allmählig bis zu einem hohen Grad von complicirterer Divergenz, so dass an der ausgewachsenen Pflanze in verschiedenen Höhen verschiedene Blatt-Divergenzen beobachtet werden. *Gunnera chilensis* besitzt im Stamme eine Menge von Drüsen, die endogen frühzeitig aus dem Plerom entstehen, und die Knospen mit Gummischleim erfüllen. Eine Alge (*Noctoc Gunnerae*) nimmt ihren Wohnplatz in den Drüsen ein. Reinke† bemerkt ferner: "Die Blüten entbehren der Tragblätter, dieselben fehlen absolut; nicht einmal innere Zelltheilungen deuten auf ihre Anlage hin." Das hat meine Untersuchung bestätigt.

### III. MATERIAL UND UNTERSUCHUNGS-METHODE.

Das Material zu meiner Untersuchung stammte von *Gunnera chilensis*; ausserdem stand mir noch ein einziges mikroskopisches Präparat von *G. magellanica* zur Disposition, welches eine genaue Analogie mit gleichentwickelten Exemplaren von *Gunnera chilensis* zeigte. Nebst reichlichem alcoholischen Material standen mir noch lebende Exemplare zur Verfügung. Das Gewebe von *Gunnera chilensis* ist ganz von Gerbstoff durchtränkt, welcher Umstand für die Lösung der Aufgabe eine grosse Schwierigkeit verursachte, da die Untersuchung mancher Theile, namentlich die Entstehung und Entwicklung des

\* Morphologische Abhandlung, 1873. †l. c.

Pollens, des Embryosackes und des Embryos durch die Anwesenheit grosser Gerbstoff-Mengen wegen der Verdunkelung der Gewebe fast unmöglich wird. Die Entstehung des Pollens und des Embryosackes zu erforschen ist mir trotzdem thatsächlich gelungen, wie es im folgenden gezeigt werden wird. Die unmittelbaren Folgen der Befruchtung und die Entwicklungsstadien des Embryos habe ich nicht verfolgt wegen der grossen Menge hindernden Gerbstoffes, welche die betreffenden Objecte einer diesbezüglichen Untersuchung fast unzugänglich machen. Durch Anwendung grosser Quantitäten Kalilauge wurden die Gewebe der betreffenden Organe durchsichtig genug, um die gewünschten Beobachtungen anstellen zu können. Sämmtliche Figuren wurden mit Hülfe des Prismas gezeichnet. Von den über 150 Zeichnungen will ich nur wenige beilegen, genügend jedoch, um die ganze Arbeit in jenem Umfang zu illustriren, soweit sich neue Befunde ergeben haben. Figuren, welche die Entwicklung der Pollenmutter-Zellen aus zwei oder drei Periblemschichten und die Entwicklung des Embryosackes zeigen, sind nicht beigegeben, da solche Abbildungen schon von Warming<sup>1</sup> und Strasburger<sup>2</sup> herausgegeben worden.

#### IV. MORPHOLOGIE UND ENTWICKELUNG.

*Gunnera chilensis*, Lam. besitzt einen dicken, fleischigen, unterirdischen Stamm und grosse gelappte, mit langen Stielen versehene Blätter. In dem Blattwinkel steht eine grosse zusammengesetzte Aehre mit centripetaler Blütenentwicklung. Die Seitenspindeln (Aehrchenspindeln) sind fleischig, oblong und von einem als grosse Drüse fungirenden Deckblatt umhüllt. Die zahlreichen Fibrovasalbündel in der Aehrchenspindel sind zerstreut wie das Schema Fig. 1, und die Querschnitte Fig. 2 und 3 andeuten. Sie treten in ziemlicher Zahl aus der Hauptspindel in die Seitenspindel ein (Fig. 2), verzweigen sich und nehmen einen schlangenartigen Verlauf, bilden mit einander Anastomosen, vereinigen sich mitunter nur sehr lose, um sich

1. Hanstein's Botanische Abhandlungen. 2. Die Angiospermen und Gymnospermen.

bald wieder zu trennen, so dass das ganze Gewebe von einem unregelmässigen Netzwerk durchzogen erscheint (Fig. 1.) Zweige der peripherischen Stränge treten in die untersten Blüten ein, die des Centrums dagegen verzweigen sich vorwiegend nach oben zu, und gehen endlich in die obersten Blüten über. Jede Blüthe zeigt in ihrer Insertionsstelle nur einen einzigen Strang (Fig. 4, a), welcher sich alsbald in vier Zweige theilt, wovon zwei die Kelchblätter durchlaufen (Fig. 4, sp.), die zwei anderen dagegen die Staubgefässe durchziehen (Fig. 4, st.) sofern solche vorhanden sind. Wenn ein Staubgefäss unterdrückt bleibt, so erscheint auch der entsprechende Fibrovasalstrang rudimentär, und in dem Falle, wo beide Staubgefässe abortiren, bleiben die betreffenden Stränge am Grunde der Blüthe auch klein. Das Ovulum wird von einem kleinen Seitenzweig des Staminalstranges versehen (Fig. 4, ov.). Das einzelne Fibrovasalbündel erscheint im Querschnitt rundlich und wie bei den Monocotyledonen concentrisch, das heisst, ringsum geschlossen. Der Xylem-Theil nimmt das Centrum ein und besteht aus ringförmig, spiralig und gelegentlich auch leiterförmig verdickten Gefässen (Fig. 4, an., sp.), auch finden sich dünnwandige Parenchymzellen (Fig. 5, p.). Letztere besitzen protoplasmatische Inhalte und eigenthümliche langgestreckte oder ovale Zellkerne. Der peripherische Theil des Bündels, das Phloëm, besteht aus dünnwandigen, ebenfalls mit Kernen versehenen Zellen (Fig. 6, p.); selten finden sich auch Siebröhren. Die äusserste oder die zwei oder drei äusseren Zellschichten des Phloëms haben prosenchymatische Natur und sind mit stark verdickten und getüpfelten Wänden versehen (Fig. 5 u., 6, b.). Die Tüpfel sind gelegentlich einfach, meist aber haben sie sich kreuzende Spalten (Fig. 7, p.). Auffallenderweise ist immer ein in die Länge gezogener Kern in den Phloënzellen vorhanden (Fig. 7, n.), eine Erscheinung, die wir anderswo bei stark verdickten Zellen in der Regel umsonst suchen. Die Stränge liegen in grosszelligem Grundgewebe; nach aussen befindet sich, einige Zellschichten mächtig, Collenchym mit schwach verdickten Kanten; die über letzterem liegende Epidermis ist kleinzellig. Die Entwicklung der Blüten an der Aehrchenspindel

ist eine "basipetale" (Fig. 8), indem die obersten Blüten zuerst zur Anthese gelangen; die nächsten tiefer stehenden folgen gleich darauf, und so schreitet die Evolution von der Spitze bis zur Basis fort. Für die Inflorescenz als Ganzes, d. h. als zusammengesetzte Aehre, ist die Reihenfolge entgegengesetzt, nämlich centripetal, die Blüten der untersten Aehrchen gehen in ihrer Entwicklung den oberen voraus. Die Blüten entbehren gänzlich der Deckblätter, es ist, wie Reinke gefunden hat, auch keine Andeutung derselben durch innere Zelltheilungen vorhanden.

Mediane und transversale Ebenen treffen nicht immer gleiche Theile in den verschiedenen Blüten. Eine Darstellung dieser Verhältnisse geben die Figuren 9, 9 a, 9 b und 9 c. Normal sollten die Kelchblätter transversal sein und die Staubgefäße median. Die einzelnen Blüten sind aber, mit kaum einer Ausnahme, mehr oder weniger gedreht (Fig. 9 a, 9 b), bisweilen sogar um 90 Grad. Dabei nehmen die Kelchblätter eine mediane statt einer transversalen Stellung ein (Fig. 9 c). Diese Unregelmässigkeit, die Unterdrückung der Kelchblätter begleitend, könnte zu der Vermuthung Anlass geben, dass die schwankende Stellung der einzelnen Blüten zur Aehrchenspindeleine Folge unterdrückter Entwicklung der Deckblätter sei, d. h. mit anderen Worten: es könnte vermuthet werden, dass die Stellung der Blüten zur Spindel eine constante und gesetzmässige sein würde, wenn die Deckblätter vorhanden wären. Uebrigens bekunden auch die meisten Blüten eine Tendenz zu regelmässiger Stellung, indem die Drehung bei den meisten eine schwache ist. Ich erkläre die Unregelmässigkeit lieber als eine Folge Fleischigwerdens der Aehrchenspindele. Freilich zeigt das jüngste Entwicklungsstadium der Bülthe, auf welchem die Bestimmung der Ebene ermöglicht wird, dass die Drehung schon stattgefunden hat; allein es ist zu bedenken, dass auf jenem Stadium sowohl die Spindel als auch die Blüten eine ziemliche Grösse schon erreicht haben, also Drehungen sehr leicht stattgefunden haben können, ehe man die Stellung der Einzelblüthe zu ermitteln im Stande ist.

Die Blüten sind polygamisch, an der Spitze der Aehrchenspindele findet man sämmtliche staminale Blüten, weibliche und

hermaphroditische kommen an der ganzen Länge der Spindel vor; auch nehmen weibliche Blüten exclusiv den untersten Theil des Aehrchens ein. Das Perigon besteht aus zwei frühzeitig abfallenden mit drei unregelmässigen Lappen versehenen Kelchblättern (Fig. 10). Das Gewebe der Perigonblätter ist gross- und lockerzellig und wie dasjenige der Deckblätter drusig secernirend. Es vertrocknet frühzeitig und das Perigon fällt ab, ehe die Pollenkörner und Griffel zur Reife kommen, daher sind die Perigonblätter als Schutzorgane von untergeordneter Bedeutung. Die drüsenartigen Deckblätter der Aehrchenspindel aber sind länger als letztere und umhüllen die Aehrchenspindel in der Weise, dass sie für die jungen und zarten Theile den nöthigen Schutz gewähren. Ein hervorragender Höcker, sich inwendig am Grunde jedes Kelchblattes (Fig. 11, 12. n) befindend, macht beim ersten Blick den Eindruck, als vertrete er einen unterdrückten Blattkreis, welcher mit den Kelchblättern vereinigt wäre; jener unterdrückter Blattkreis könnte die Krone darstellen, oder auch rudimentäre Staubblätter. Im letzteren Fall würde der Staminalkreis von vier Gliedern sein, wie jetzt der Kelchkreis (da zwei rudimentäre Kelchblätter vorhanden sind). Die epispale Stellung der Staubgefässe würde dadurch erklärt werden, dass man die spurlose Unterdrückung eines Corollakreises, dessen Glieder mit denen des Kelches alterniren, annähme. Wäre dies wirklich der Fall, so könnte man wohl eine bisweilen eintretende Entwicklung jener Höcker zu normalen Staubgefässen erwarten. Obschon ich Tausende von Exemplaren untersuchte, konnte ich jedoch keine solche Missbildung finden. Dahingegen scheint die Morphologie der fraglichen Objecte jener Annahme entgegen zu sein; sie erinnert vielmehr an eine andere Kategorie von Gebilden, nämlich Nectarien. Die Epidermis des Höckers (Fig. 13, e) ist reichlich mit Spaltöffnungen versehen, ähnlich wie solche an vielen Nectarien anderer Pflanzen vorkommen, wo sie den Austritt des Nectars vermitteln. Jene Spaltöffnungen könnten zu Gunsten der Pflanze die übliche Function der Stomata gar nicht vollziehen, da kein Chlorophyll im darunter liegenden Gewebe vorhanden ist. Spaltöffnungen in der Epidermis von anderen

Theilen der Blüthe, z. B. von Staubgefässen, Kelchblättern, Ovarien, kommen nicht vor, was wiederum dafür spricht, dass jene Stomata des fraglichen Höckers die obengenannten Functionen übernommen haben. Das Gewebe dieser Organe (Fig. 13, n. t.) besteht aus isodiametrischen Zellen, die kleiner als die Zellen des benachbarten Gewebes sind, doch unter sich selbst an Grösse variiren. Diese Zellen sind auch dicht mit metaplasmatischem Inhalte erfüllt. Ich halte dafür, dass jener Höcker als Nectarium zu taxiren ist, und benenne ihn auch dem entsprechend. Der Fibrovasalstrang des Kelchblattes endigt unmittelbar hinter dem Nectarium (Fig. 13, b.). Er ist am Ende ein wenig verbreitert (Fig. 14), aber mit keiner deutlichen Verzweigung ausgestattet, die etwa gelegentlich in das Nectarium abginge, und demnach dafür sprechen könnte, dass im Nectariumhöcker ein trennbares Glied, also ein Blütenblatt (Staubblatt oder Kronblatt) vorhanden sei. Das Gebilde kann daher mit Sicherheit in Behrens\* vierte Kategorie der Nectarien eingereiht werden, wo nämlich der Nectar durch Spaltöffnungen ausgeschieden wird.

Die Corolla fehlt in den untersuchten Species gänzlich, Eichler† aber giebt das Vorhandensein von Petalen in anderen Species an, z. B., *G. pensata*, *G. bracteata*, et cet.

Die Zahl der Staubgefässe ist entweder eins—der gewöhnliche Fall (Fig. 15)—oder aber zwei, die dann zwischen den zwei entwickelten Kelchblättern, also zu den rudimentären opponirt stehen (Fig. 16). Das Filament ist kurz und besitzt einen Fibrovasalstrang, der unweit des oberen Connectivendes aufhört. Die Anthere ist oblong, quadrilocular, die Wand zur Reifezeit mit einer einzigen, unter der Epidermis liegenden fibrösen Schicht (Fig. 17, c.) versehen. Durch longitudinale Risse an den Staubbeuteln werden die kleinen tetraëdrischen Pollenkörner (Fig. 18) befreit.

Das Ovar ist unterständig, einfächerig, einsamig, und besitzt zwei papillöse Griffel. Das Ovulum ist hangend, anatrop, mit zwei Integumenten versehen, wovon nur das Innere die Micro-pyle bildet. Das äussere erscheint nämlich viel später, so dass

\* Die Nectarien der Blüten. † Blüthendiagramme.



der grösste Theil des Micropylarendes von demselben nicht erreicht wird.

Die Entstehung und Entwicklung der Blüten ist in den Figuren 20—38 dargestellt. Die erste Andeutung derselben erscheint als vermehrte Zelltheilung der Periblemzellen unter der Epidermis der Aehrchenspindel (Fig. 20). Darauf entwickelt sich ein oblonger, stumpfer Höcker (Fig. 21), dessen Rand ein wenig emporgewölbt wird, so dass am Scheitel eine kleine schüsselförmige Vertiefung entsteht (Fig. 22 und 23). An vier Punkten findet das Wachstum viel rascher statt, so dass dort kleine Höcker entstehen, welche die Anfänge der Kelchzipfel sind (Fig. 24, 25, s). Die gleiche Entstehungsweise habe ich bei einem Exemplare von *Gunnera magellanica* gesehen (Fig. 26). Indem der Schüsselrand dicker und höher wird, erreichen zwei der Kelchzipfel eine ziemliche Länge, die anderen aber bleiben rudimentär (Fig. 16, r. s.), und werden durch nachträgliches Wachstum anderer Theile unsichtbar. Keine Spur von Corolla ist, wie schon oben bemerkt, vorhanden. Jetzt erscheinen die Staubgefässe als kleine vor den rudimentären Sepalen stehende Höcker (Fig. 27, 28, st). Es ist nicht nöthig, bezüglich der ferneren Entwicklung der Staubblätter Weiteres mitzutheilen, mit Ausnahme dessen, was die Pollenmutterzellen betrifft. Die Entwicklung der letzteren kann man am besten auf Querschnitten der jüngsten Entwicklungsstadien studiren, nämlich wo die Staubgefässe erst als kleine Höckerchen erscheinen. Auf solchen Querschnitten sieht man leicht, dass nicht nur die äussere Periblemschicht, sondern auch die nach innen zu folgenden zwei oder drei Zellschichten rasche Zelltheilungen erleiden und an der Formation der Pollenmutterzellen theilnehmen. Die innersten Zellschichten erzeugen bekannterweise durch Viertheilung die Pollenkörner, von den äussersten wird endlich die fibröse Schicht (Fig. 17, b.) gebildet. Warming\* hat gezeigt, dass bei den grössten und wichtigsten Familien, z. B., Compositae, Leguminosae, Labiatae, Borraginaceae, Rubiaceae, Malvaceae, et cet., die Pollenmutterzellen-Schicht nur die äussere Periblemschicht ist. In selte-

\*Hanstein's Botanische Abhandlungen II.

neren Fällen aber, z. B. bei *Tropaeolum*, vielleicht mehreren Monocotyledonen und anderen, fand er, dass nicht nur eine, sondern zwei oder drei Periblemschichten die Erzeugung der Pollenmutterzellen übernehmen. *Gunnera chilensis* reiht sich diesen Ausnahmen an. Der raschen Zelltheilung wegen bekommt das Staubgefäss frühzeitig den fertigen Umriss und nachher streckt sich das Filament bis zur endgültigen Länge. Inzwischen fährt das starke Wachstum des Schüsselrandes fort, und es bleibt endlich nur eine kleine cylindrische Höhlung übrig (Fig. 29, von oben gesehen, Fig. 30 und 31 Längsschnitte). Die Art und Weise, wie sich der Fruchtknoten entwickelt, erhellt am besten aus den Fig. 29—37. Da die Höhlung, welche den Anfang zur Ovarium-Höhlung bildet, kreisrund erscheint, und nicht etwa oblong ist, auch nie eine Theilung in zwei Portionen andeutet, so besteht das Ovarium, der Angabe Eichlers entgegen, aus einem einzigen Carpell. Weiterfolgende Stadien stellen Fig. 32 und 33 dar. Hier erscheint die erste Andeutung des Ovulums, als ein stumpfer Höcker, der in Folge einer raschen Zellvermehrung in den Schichten unmittelbar unter der Epidermis entsteht. Dieser stumpfe Höcker liegt an der Naht vor dem Staubgefäss; wenn letzteres fehlt, so liegt der Ovulum-Höcker vor dem rudimentären Kelchblatt. Er wächst nun nach unten (Fig. 34 und 35), sein abwärts gekehrter Scheiteltheil biegt allmählig um, so dass die Micropyle zur Befruchtungszeit endlich nach oben gerichtet ist. Das innere Integument umhüllt ganz das Ovulum, das äussere entsteht sehr spät (Fig. 38. in 2) und bleibt mehr oder weniger rudimentär.

Die Entstehung des Embryosackes will ich nur kurz behandeln, da meine Untersuchung zu gleichen Resultaten führte, wie Strasburger\* sie bei anderen Pflanzen schon beschrieben und abgebildet hat. Eine unmittelbar unter der Epidermis liegende Zelle wächst viel mehr und wird grösser als die benachbarten; sie wird zur Embryosackmutterzelle, und schneidet durch eine horizontale Wand zunächst nach oben eine "Tapetenzelle" ab, welche sich gleich darauf in zwei Zellen theilt, indess die untere Zelle durch zwei weitere succedane Zweitheilungen in vier

\*Die Angiospermen und Gymnospermum.

über einander stehende Tochterzellen zerfällt, welche die bekannte *Axialreihe* der Samenknospe darstellen. Die *unterste* Zelle jener Reihe wächst stärker als die anderen, verdrängt dieselben und wird selbst zum Embryosack.

Die Ausbildung des Embryos habe ich, wie in der Einleitung bemerkt wurde, nicht verfolgt, und zwar aus dort angegebenen Gründen. Nach der Befruchtung nimmt der Embryosack stark zu, und resorbirt nicht nur die Zellen des Nucleus, sondern auch diejenigen der Integumente, so zwar, dass zuletzt nur eine ein- oder zweizellige Testa übrig bleibt. Der Embryo ist klein, herzförmig, und liegt in metaplasmareichem Endosperm eingebettet. Die zwei Cotyledonen sind nach den zwei convexen Seiten des Samens gerichtet, der Same selbst ist klein und linsenförmig. Die Wand des Fruchtknotens wird nur zum Theil fleischig; die Zellen der innersten drei oder vier Schichten werden nämlich dickwandig (Fig. 39), und zwar bis fast zum vollständigen Verschwinden des Lumens. Diese Steinzellen stellen das Endocarp, und die äusseren, fleischigen, das Exocarp dar.

## V. SYSTEMATISCHE STELLUNG.

Die richtige Stellung dieser Gattung im natürlichen System ist noch etwas zweifelhaft, da in Folge Unterdrückung mancher Blüthentheile nur wenige Charaktere vorhanden sind, die geeignet erscheinen, den genetischen Zusammenhang mit anderen Gattungen zu bestimmen. *Gunnera* hat viel Aehnlichkeit, besonders in der Ausbildung der Pollenkörner, mit den *Onagraceae*. Die Samen aber sind bei *Gunnera* endospermhaltig, bei der letzteren Familie ohne Endosperm. Der Entwicklungsgang der Blüthen ist einerseits nicht sehr von dem der *Umbelliferae* und *Araliaceae* verschieden, andererseits haben die *Ovula* dieser letztgenannten Familien nur ein einziges Integument, während *Gunnera chilensis* deren zwei hat. Man kann sie vielleicht am besten den *Haloragaceae* einreihen, und zwar als eine in der Blüthenregion sehr mangelhaft differenzirte Form, ähnlich der Gattung *Hippuris*. Am wahrscheinlichsten ist nach meiner Ansicht ihre richtige Stellung zwischen den ächten *Haloragaceae* und

der Gattung *Hippuris*. Wie bei den *Halorageae* so hat auch bei *Gunnera* das anatrophe Ovulum zwei Integumente, das äussere jedoch ist kaum mehr als rudimentär entwickelt, sozusagen eine Mittelstufe zwischen dem äusseren Integument bei den *Halorageae* und dem gänzlich unterdrückten entsprechenden Gebilde bei der Gattung *Hippuris* darstellend. Das Pollenkorn von *Gunnera* ist auch verschieden von demjenigen der *Halorageae*. Würden wir aber die Verwandtschaft von *Halorageae*, *Gunnera* und *Hippuris*, soweit sie die Aehnlichkeit der Pollenkörner betrifft, graphisch in Form einer Stufenleiter darstellen wollen, so käme *Hippuris* näher an die *Halorageae* zu stehen als *Gunnera*, während bei Berücksichtigung aller sonstigen Verhältnisse in der Entstehung und Entwicklung der Blüthe die Gattung *Gunnera* näher an die *Halorageae* zu setzen wäre als *Hippuris*. Der Pollen von *Gunnera* zeigt aber gleichzeitig dieselbe Gestalt und Entwicklung wie der Pollen der *Onagraceae*, welche Familie bekanntlich nach manchen Autoren in naher Verwandtschaft zu den *Halorageae* steht. *Gunnera* besitzt auch nur ein einziges Carpell wie die Blüthe von *Hippuris*. Bei der Voraussetzung, dass in der fertig gebildeten Blüthe sowohl ein Carpell als auch die Corolla total unterdrückt worden, kann man ein theoretisches Diagramm construiren, welches demjenigen einer dimeren Blüthe von *Halorageae* entspricht. Endlich bemerke ich, dass schon Bentham und Hooker der Gattung *Gunnera* die im obigen begründete Stellung angewiesen haben, ohne ihre Argumente auf entwickelungs-geschichtliche Untersuchungen stützen zu können.

## VI. RÉSUMÉ.

1. Der Verlauf der Fibrovasalstränge in den Inflorescenzaxen weicht sehr von dem dicotyledonischen Typus ab, und ist dem monocotyledonischen sehr ähnlich. Die Stränge sind zerstreut und bilden ein unregelmässiges Netzwerk.

2. Ein einziger Strang geht aus der Aehrchenspindele in jede Blüthe ab, verzweigt sich in vier Theile, wovon auf die Kelchblätter und auf die Staubgefässe je zwei kommen (für jedes die-

ser Organe nur ein Strang); ein Zweig von einem Staubblattstrang tritt in den Samenträger ein.

3. Das Bündel ist ein "geschlossenes," und besteht aus nur wenigen ringförmig, spiralig, sehr selten auch leiterförmig verdickten Gefässen, aus parenchymatischem Gewebe, und aus einer oder aus zwei Schichten dickwandiger Bastzellen.

4. Sowohl das Parenchym als auch die dickwandigen Bastzellen besitzen ovale oder spindelförmige Zellkerne. Die Bastzellen haben einfache Tüpfel; oft auch sind letztere mit zwei sich kreuzenden Spalten versehen.

5. Die Reihenfolge der Blütenentwicklung an der Aehrchenspindel ist basipetal; die Blüten der untersten Aehrchen aber kommen zuerst zur Entfaltung und es schreitet die Entwicklung der Aehrchen von der Basis der Hauptspindel successive gegen den Scheitel fort, die Evolution des Gesamtblüthenstandes (der zusammengesetzten Aehre) ist also eine acropetale.

6. Die Blüten entbehren der Deckblätter gänzlich; sie sind mehr oder weniger gedreht, dabei sind die Kelchblätter und Staubgefässe nicht genau transversal und median, sondern variiren in ihrer Stellung bedeutend. Diese unregelmässige Verschiebung ist vielleicht eine Folge des Fleischigwerdens der Axe.

7. Die Blüten sind polygamisch, die oberen vorwiegend männlich, die unteren nur weiblich. Das Perigon besteht aus zwei frühzeitig abfallenden mit drei Lappen versehenen Kelchblättern, welche als Drüsen fungiren, und nur in dem Sinne als Schutzmittel dienen können als sie ein schützendes Secret ausscheiden. Auch die Deckblätter der Aehrchenspindeln sind drüsiger Natur.

8. Ein hervorstehendes, das Secret durch Spaltöffnungen ausscheidendes Nectarium findet sich auf der Innenseite am Grunde jedes Kelchblattes, morphologisch ein Theil des letzteren, anatomisch dem gewöhnlichen Typus der Nectarien entsprechend.

9. Die Zahl der Staubgefässe ist gewöhnlich eins, bisweilen auch zwei; sie sind episepal, besitzen ein kurzes Filament, vier

Pollenfächer und öffnen sich in longitudinaler Dehiscenz. Die Pollenkörner sind sehr klein und tetraëdrisch.

10. Das Ovar ist unterständig und hat zwei Narben; es enthält ein einziges, hängendes, anatropes Ovulum mit zwei Integumenten, wovon das äussere rudimentär.

11. Das erste Entwicklungs-Stadium der Blüthe beginnt mit einer Vermehrung der Periblemzellen und darauffolgender Erhebung der Spindelepidermis. Das Höckerchen nimmt zu, der Rand wird emporgewölbt, eine kleine beckenartige Vertiefung herbeiführend; vier Punkte am Beckenrand erheben sich als Kelchzipfel, von denen jedoch nur zwei die volle Entwicklung erreichen. Ein stumpfer Höcker am Grund der Kelchblätter stellt den Anfang des Staubgefässes dar. Die fibröse Schicht des letzteren und die Pollenmutterzellen werden von ungefähr drei Periblemschichten erzeugt. Darauf folgt starkes Wachsthum der peripherischen Theile, in Folge dessen eine tiefe Höhlung entsteht, welche den Innenraum des einblättrigen Ovariums darstellt.

12. Das Ovulum entsteht aus dem oberen Theil des Ovariums; es ist hängend, anatrop, das äussere Integument bleibt rudimentär. Der Funiculus ist kurz und hat einen Fibrovasalstrang. Der Embryosack entsteht aus der untersten von vier Axialzellen; letztere (auch die "Tapetenzelle") sind Tochterzellen einer unter der Epidermis des Samennucleus liegenden Zelle, nämlich der Embryosack-Mutterzelle.

13. Der Embryosack verdrängt beim Wachsthum nach der Befruchtung das benachbarte Gewebe, dasselbe resorbirend, bis schliesslich nur eine dünne Testa übrig bleibt. Der dicotyledonische Embryo ist klein, herzförmig, in einem mit Metaplasma, besonders Fetten und Chrystalloiden, versehenen Endosperm liegend. Die reife Frucht besteht aus einem fleischigen Exocarp, und einem aus Steinzellen bestehenden, ungefähr drei Zellschichten mächtigen Endocarp.

14. Die Gattung *Gunnera* verräth der Entwicklung nach genetische Verwandtschaft mit den Umbelliferae und Araliaceae, ist bezüglich des Pollens den Onagraceae ähnlich, aber sie kann unter der plausiblen Hypothese von der Unterdrückung gewis-

ser Blüthentheile mit wenig Schwierigkeiten bei den Halorageen—zwischen den ächten Halorageae einerseits und *Hippuris* andererseits—untergebracht werden.

## VII. ERKLÄRUNG DER FIGUREN.

(Fig. 26 ist von *Gunnera magellanica*, alle anderen von *Gunnera chilensis*.)

FIG. 1. Schema des Verlaufes der Fibrovasalstränge in einem Aehrchen. Die Stränge sind schlangenartig hin und her gebogen und bilden ein Netz; jede Blüthe erhält einen Strang. *a* und *b* bezeichnen die Stellen, von wo die zwei folgenden Querschnitte genommen sind.

FIG. 2. Querschnitt durch *a*, Fig. 1. *f*, Fibrovasalstrang, in eine Blüthe eintretend.

FIG. 3. Querschnitt durch *b*, Fig. 1. Einige Stränge treten in Blüthen (*f*) ein.

FIG. 4. Schema des Verlaufes der Fibrovasalstränge in einer Blüthe. *a*, der Strang des Stielchens; *sp*, die Stränge der Perigonzipfel; *st*, die der Staubgefäße; *ov*, der Strang des Ovulums.

FIG. 5. Querschnitt durch einen Strang des Aehrchens. *d*, Spiralgefäße; *p*, parenchymatisches Gewebe; *b*, dickwandige Bastzellen, umgeben von Grundgewebe. (Vergr. 190.)

FIG. 6. Längsschnitt durch denselben. *an*, Ringgefäß; *sp*, Spiralgefäß, das linke locker, das rechte eng gewunden; *p*, parenchymatisches Gewebe mit ovalem Zellkern (*n*), und langgestrecktem Kern (*l*); *b*, Bastzellen mit einfachen Tüpfeln (*p*) und ovalem Kern (*o*). (Vergr. 580.)

FIG. 7. Eine Bastzelle im Längsschnitt mit gekreuzten Tüpfeln (*p*) und einem spindelförmigen Kern (*n*). (Vergr. 580.)

FIG. 8. Aehrchen unmittelbar vor der Blüthezeit. Im Basaltheil (*a*) die Blüthen noch im ersten Entwicklungsstadium, im mittleren Theil (*b*) viel weiter vorgerückt, und im obersten Theil (*c*) fast ganz reif. Die Inflorescenz ist daher basipetal. (Vergr. 46.)

FIG. 9, 9<sup>a</sup>, 9<sup>b</sup>, 9<sup>c</sup>. Diagramm der Blüthe und Schema der Orientirung derselben bezüglich der Aehrchenaxe. In Fig. 9 stimmt die Ebene der Staubgefäße mit der der Aehrchenaxe

überein, die der Perigonzipfel steht dazu rechtwinkelig. In *Fig. 9a* und *9b* sind die Ebenen derselben ein wenig rechts und links gedreht. In *Fig. 9c* sind sie schon 90 Grad gedreht, dabei fällt die Ebene der *Kelchzipfel* in die der Aehrchenaxe.

FIG. 10. Kelchblatt. *b*, Basaltheil mit dem Nectarium; *m*, medianer Lappen; *l, l*, Seitenlappen. (Vergr. 46.)

FIG. 11. Längsschnitt durch eine Blüthe. *f*, Fibrovasalstrang mit verbreitertem Ende (*a*) hinter dem Nektarium (*n*); *se*, Kelchzipfel; *st*, Griffel. (Vergr. 46.)

FIG. 12. Eine Blüthe mit stark entwickeltem Nectarium (*n*). (Vergr. 46.)

FIG. 12A. Querschnitt durch das Nectarium (*n*), die Fibrovasalstränge (*f*), und den verzweigten Griffel (*st*). (Vergr. 46.)

FIG. 13. Schnitt vom Nectarium. *e*, Epidermis mit einer Spaltöffnung (*st*); *nt*, Nectariumgewebe; *f*, einige Gefässe des Kelchstranges. (Vergr. 324.)

FIG. 14. Endigung des Stranges im Basaltheil des Kelchzipfels. *n n n* bezeichnen die Stelle des Nectariums. (Vergr. 190.)

FIG. 15. Längsschnitt einer monandrischen Blüthe. *st*, Staubgefäss; *p*, Griffel; *ov*, Ovulum mit dem inneren Integument; *r*, rudimentärer Strang eines Staubgefässes. (Vergr. 46.)

FIG. 16. Eine diandrische Blüthe. *an*, Anthere; *f*, Filament; *p*, Griffel. (Vergr. 46.)

FIG. 17. Wand eines Antherenfaches zur Reifezeit der Anthere. *a*, äussere Schicht; *b*, Endothecium. (Vergr. 580.)

FIG. 18. Pollenkorn; tetraëdrisch, ein wenig stachelig. (Vergr. 580.)

FIG. 19. Narbe mit stark entwickelten Papillen zur Zeit der Blumenbefruchtung. (Vergr. 46.)

FIG. 20. Ein ganz junges Aehrchen die erste Andeutung von Blüten zeigend.

FIG. 21. Junges Stadium einer Blüthe—nur ein stumpfer Höcker. (Vergr. 46.)

FIG. 22. Folgendes Stadium, der Rand ein wenig emporgehoben. (Vergr. 46.)

FIG. 23. Dasselbe stark vergrössert. (Vergr. 190.)



FIG. 23<sup>a</sup>. Dasselbe in Längsschnitt. (Vergr. 190.)

FIG. 24. Drittes Stadium, vier Zipfel (*s*) am Rande erscheinend, wovon zwei sich entwickeln und zwei abortiren. (Vergr. 46.)

FIG. 25. Dasselbe stark vergrößert. (Vergr. 190.)

FIG. 26. Ein Längsschnitt von *Gunnera magellanica* im gleichen Entwicklungsstadium, eben die vier Perigonzipfel zeigend. (Vergr. 190.)

FIG. 27. Längsschnitt von einer Blüthe im folgenden Stadium, also zur Zeit der Anlegung des Staubgefässes (*st*). (Vergr. 46.)

FIG. 28. Dieselbe Blüthe von oben gesehen. *st*, Staubgefäss; *se*, Perigonzipfel. (Vergr. 46.)

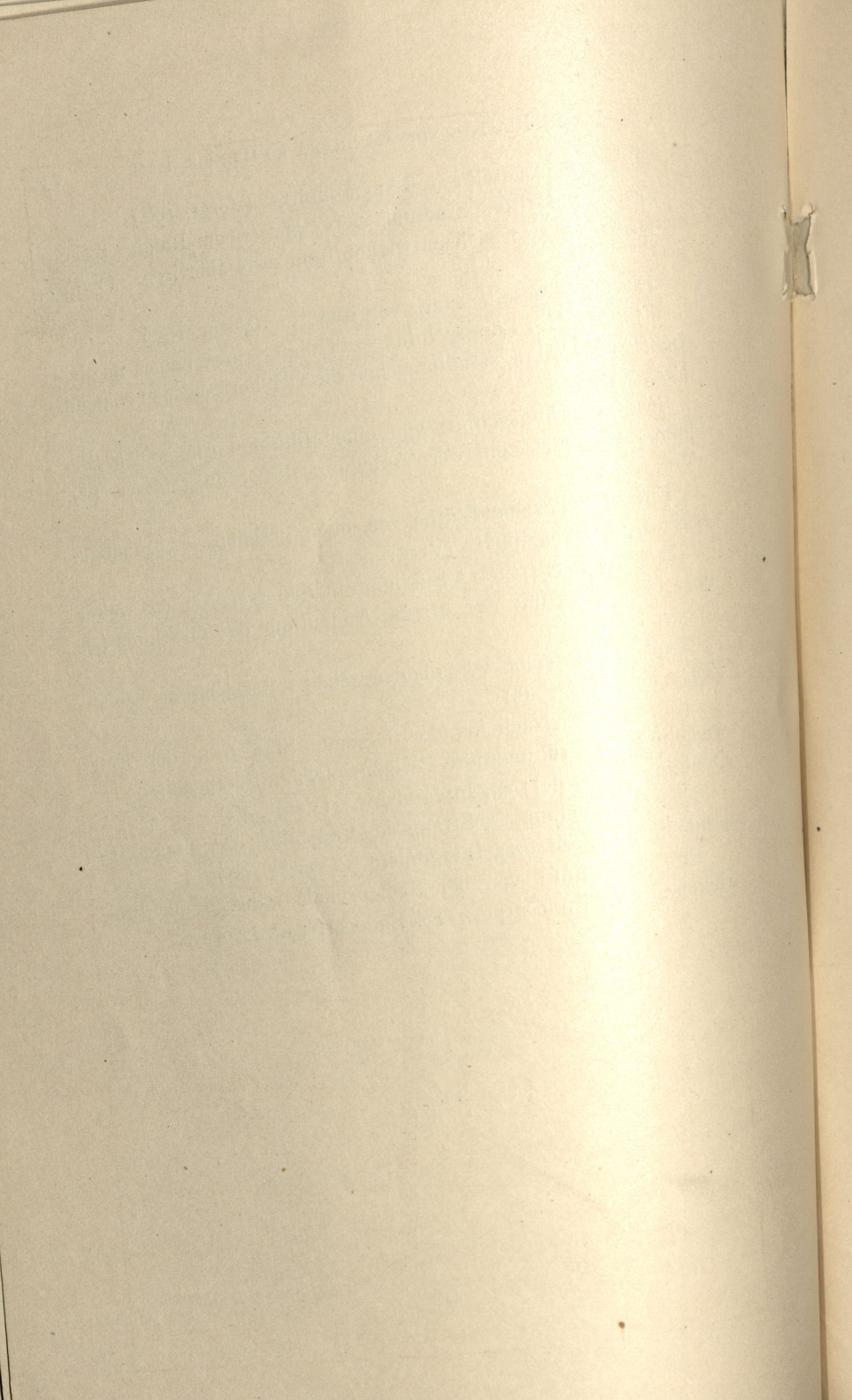
FIG. 29. Ein späteres Stadium mit Staubgefässen (*st*) weiter entwickelt, und mit der ersten Andeutung des Ovariums (*o*). (Vergr. 46.)

FIG. 30. Dasselbe von oben gesehen. Bezeichnung wie in *Fig. 29*. (Vergr. 46.)

FIG. 31—37. Nacheinander folgende Stadien in der Entwicklung. *rs*, rudimentäre Perigonzipfel; *st*, Staubgefässe; *ov*, Ovulum; *p*, Griffel; *in*, Integument. (Vergr. 46.)

FIG. 38. Ovulum. *f*, Strang des Funiculus; *in*<sup>1</sup>, inneres Integument; *in*<sup>2</sup>, äusseres Integument. (Vergr. 100)

FIG. 39. Schnitt von der Samenschale während der Entwicklung des Endocarpes. *en*, Endocarp; *ex*, Exocarp.



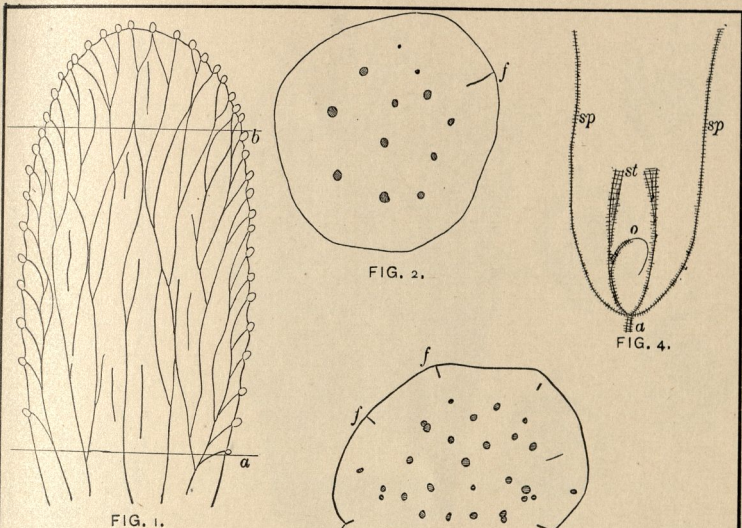


FIG. 1.

FIG. 2.

FIG. 4.

FIG. 3.

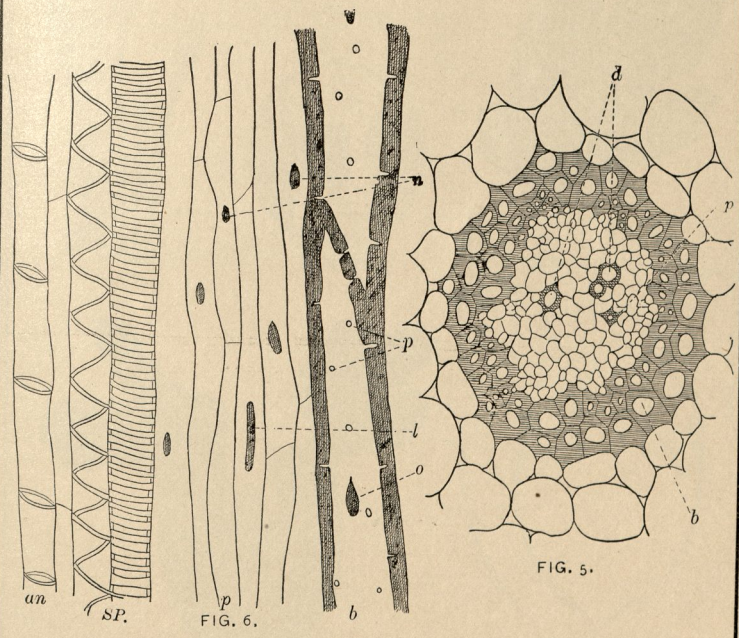
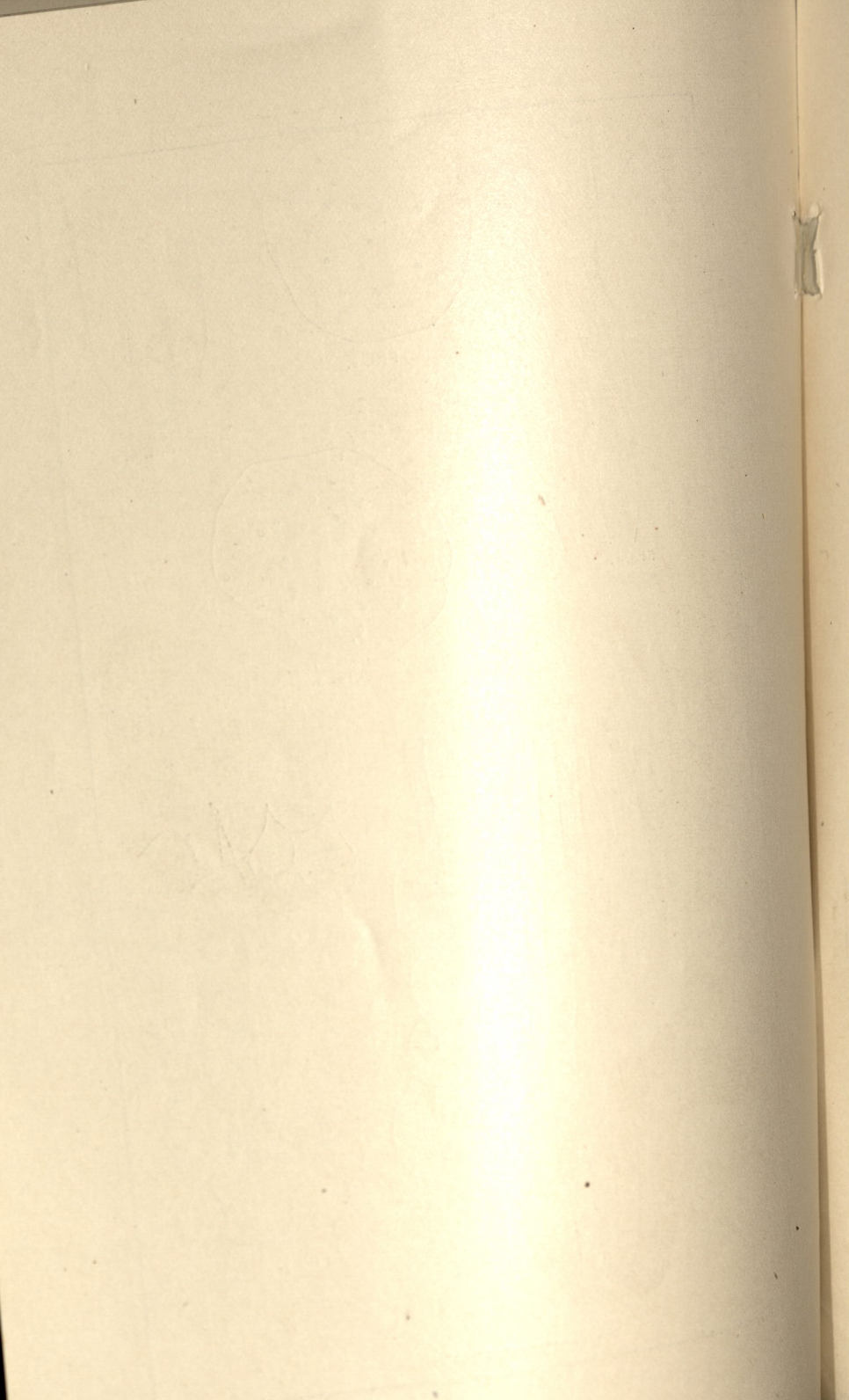


FIG. 5.

FIG. 6.



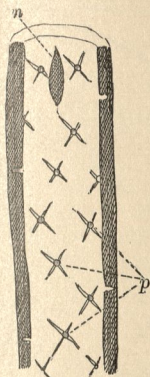


FIG. 7.

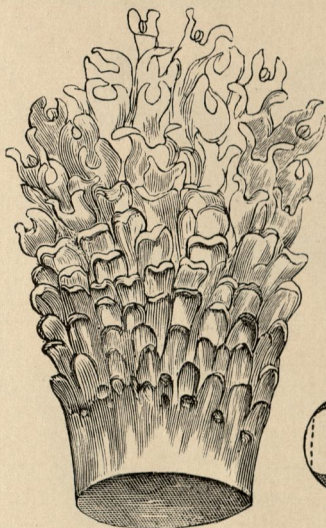


FIG. 8.

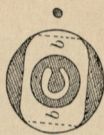


FIG. 9.

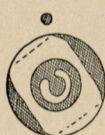


FIG. 9a



FIG. 9b

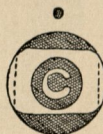


FIG. 9c

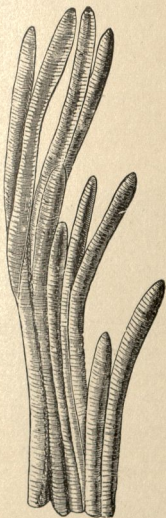


FIG. 14.

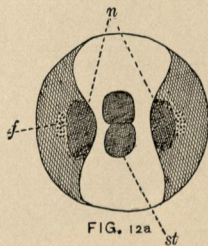


FIG. 12a

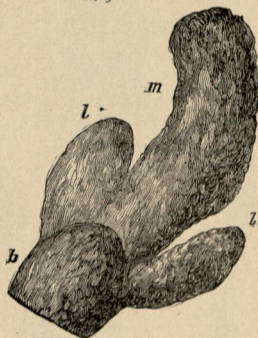


FIG. 10.

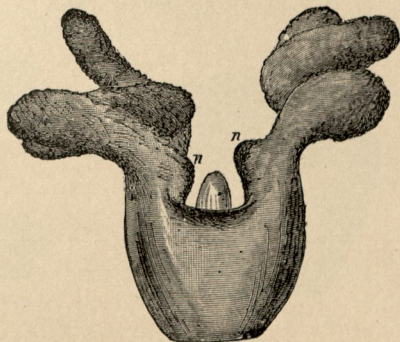


FIG. 12.

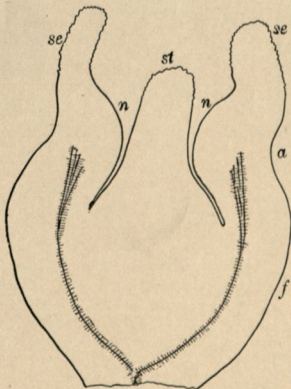
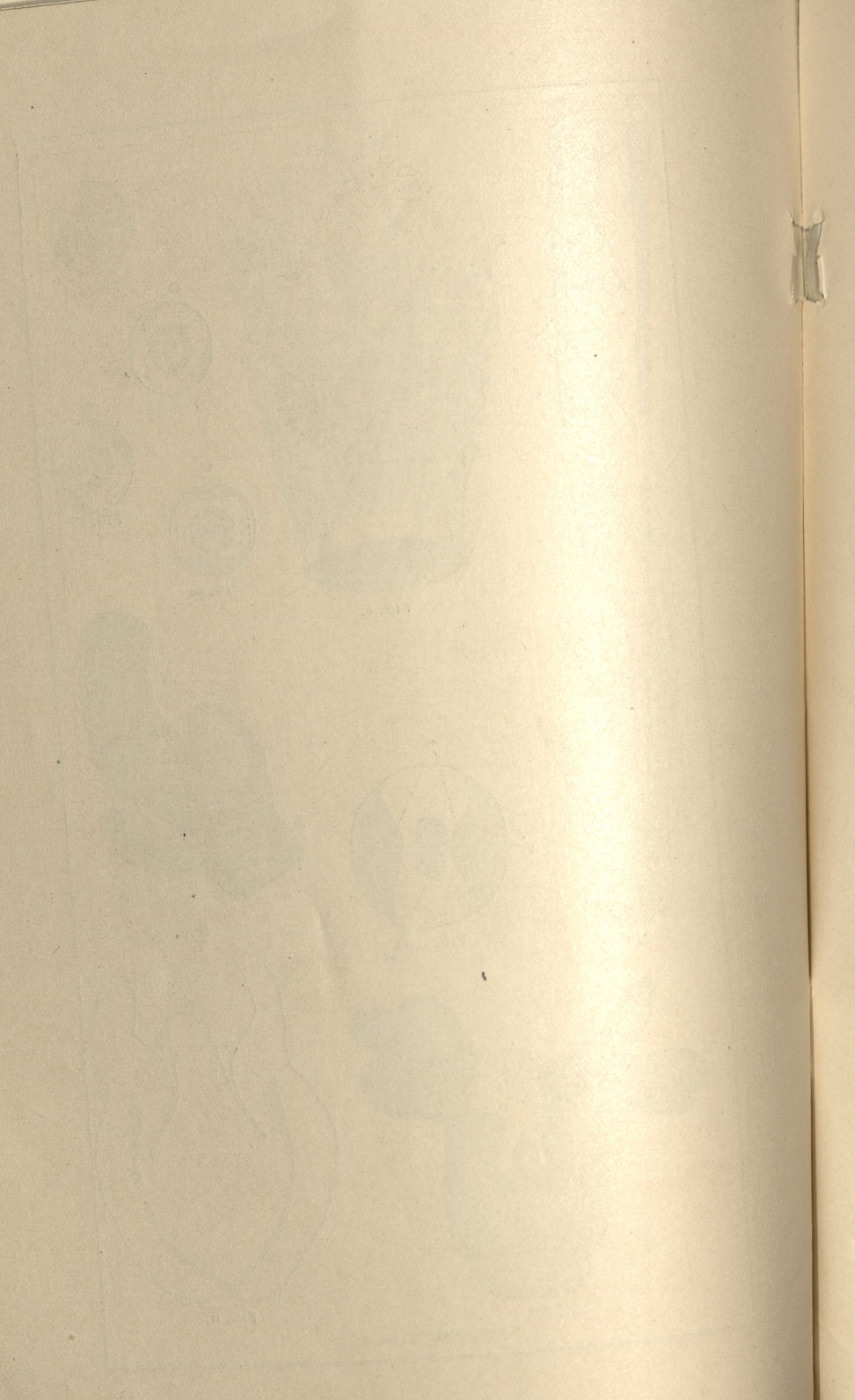


FIG. 11.



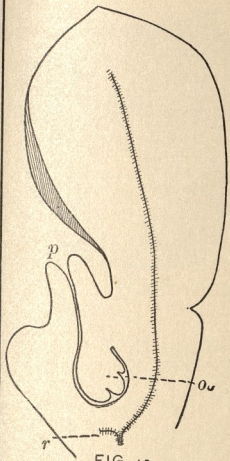


FIG. 15.

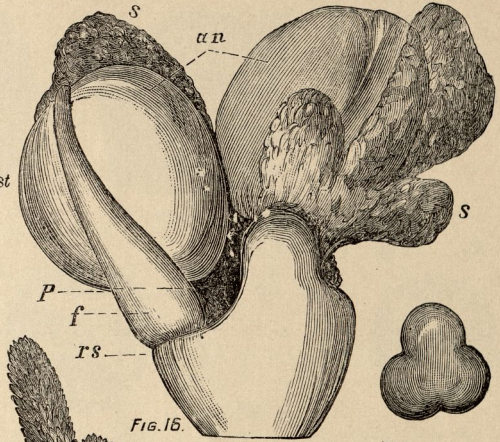


FIG. 16.



FIG. 18.



FIG. 19.

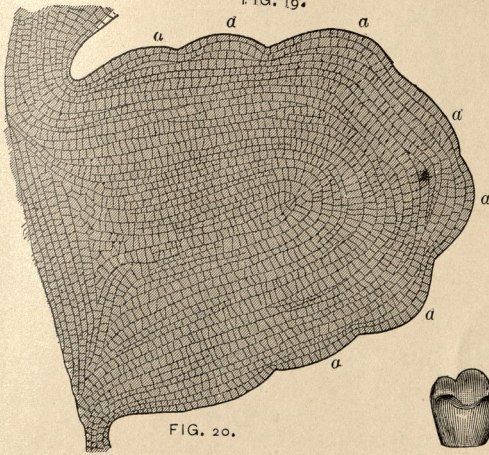


FIG. 20.

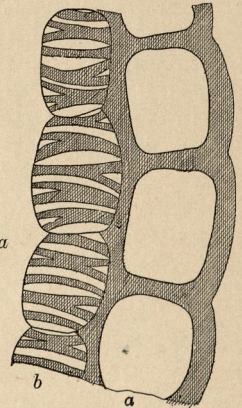


FIG. 27.



FIG. 24.



FIG. 21.



FIG. 22.

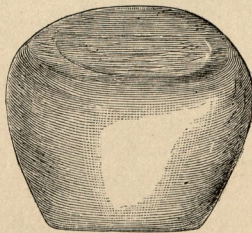


FIG. 23.

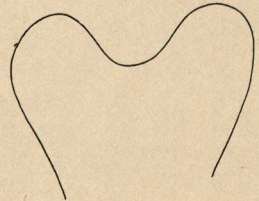
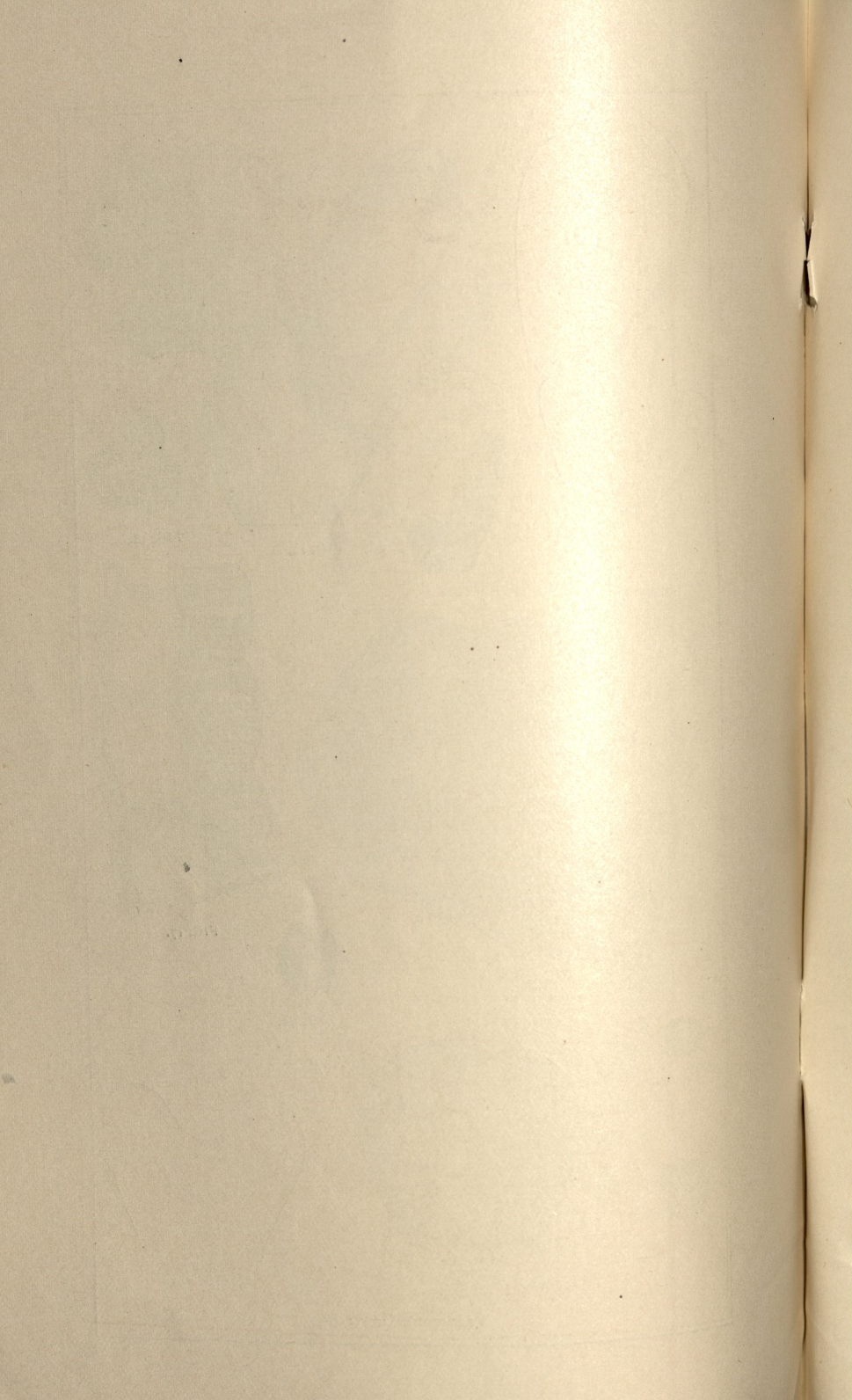
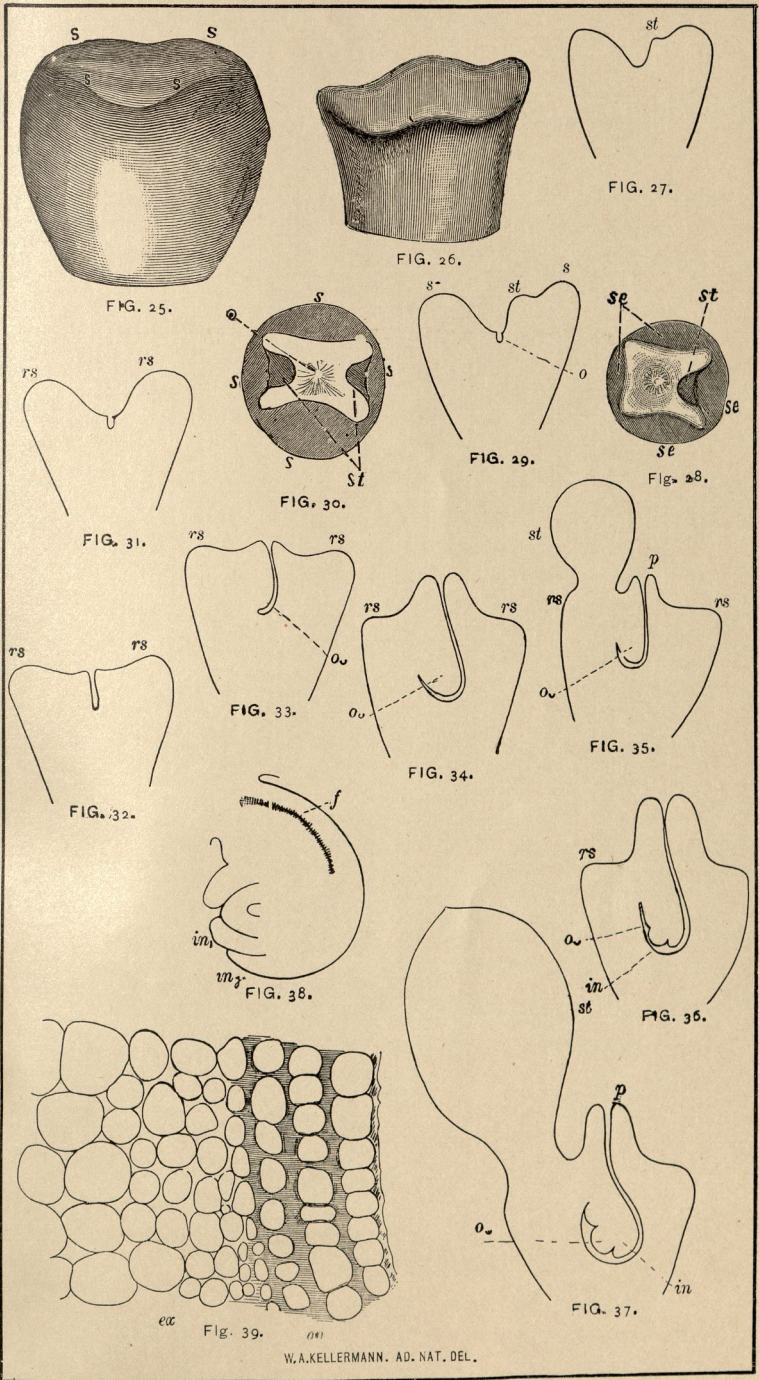


FIG. 23a







UB Wien



+AM505853000

