

# Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae*.

Von

**Eduard Schmid.**

---

## Einleitung.

Die entwicklungsgeschichtliche Forschung der letzten Jahre zeigt vielfach die ausgesprochene Tendenz, nach Einrichtungen zu suchen, welche zur Ernährung der in der Phanerogamensamenknospe sich entwickelnden proembryonalen und teilweise auch embryonalen Generation dienen sollen. Es ist namentlich das Verdienst Goebel's und seiner Schule, in dieser Richtung bahnbrechend vorgegangen zu sein. Allein vielfach scheint es, als ob einzelne Autoren in ihrem Bestreben, solche „ernährungsphysiologisch“ tätige Organe aufzufinden, zu weit gegangen seien. Wer die Literatur diesbezüglicher Fragen sorgfältig und ohne voreingenommen zu sein durchgeht, erhält nicht selten den Eindruck des allzu Gesuchten und Hypothetischen. Es ist fraglich, ob in all jenen Fällen, wo in der Umgebung der Eizelle oder des Embryos besonders gestaltete, auffällige Organe sich bemerkbar machen, es sich wirklich um solche, irgend eine ernährungsphysiologische Funktion ausübende Einrichtungen handle, oder ob man es nicht mit bloßen, durch die reiche Nahrungszufuhr zum Embryo und Endosperm bedingte Hypertrophieen zu tun habe. Damit ist freilich nicht gesagt, daß sie nicht auch von etwelchem Nutzen sein könnten, und würde dieser auch nur in einer größern und schnelleren Nahrungsleitung bestehen. Westermaier (90) war einer der ersten, der den Antipoden eine besondere ernährungsphysiologische Funktion zuschreiben wollte, und nach ihm haben eine Menge von Forschern sich von diesem Gedanken beeinflussen lassen und den Gegenfüßlerapparat, wo er eine etwas hervortretende Entwicklung einschlägt, als im Dienste der Ernährung stehend aufgefaßt, so M. Goldflus (19), Ikeda (40), Lloyd (48), Lötscher (49), M. Oppermann (58) usw. Allein auch an gegenteiligen Angaben ist kein Mangel, und neuestens hat die Frage durch die eingehenden Untersuchungen von H. Huss (38) wieder eine Beantwortung erhalten, die gegenüber der ernährungsphysiologischen Auffassung zum

mindesten schwere Zweifel aufkommen läßt. — Treub zeigte 1879 (83), daß in gewissen Fällen der Embryoträger ebenfalls eine haustoriale Funktion annehmen könne und dann dazu diene. „d'absorber des matières nutritives“. Lloyd (48) gibt für gewisse Rubiaceen an, daß Embryoträgerzellen zu großen Schläuchen auswachsen. Auch bei *Sagittaria* und *Alisma* sind durch die Untersuchungen Schaffner's (66, 67) merkwürdig vergrößerte Embryoträgerzellen mit stark hypertrophierten Kernen bekannt geworden, und nach Goebel (17) soll auch den Ribesiaceen ähnliches Verhalten zukommen. Die auffallendsten, im Dienste der Ernährung des Embryos und Endosperms stehenden Einrichtungen sind aber unzweifelhaft die Haustorien, auf die namentlich Balicka-Iwanowska (5) und Billings (8) in ihren grundlegenden Arbeiten aufmerksam gemacht haben. Ihr Vorkommen scheint kein beschränktes zu sein, wenigstens deuten, wie wir später noch sehen werden, manche Angaben in der Literatur darauf hin, daß sie in den verschiedensten und oft weit auseinander stehenden Familien auftreten können. Ob aber, wie Goebel (17) glaubt, auch dem Auswachsen der zweiten Archesportochterzelle bei vielen Loranthaceen, den in den Funiculus einwachsenden sterilen Makrosporen von *Casuarina* oder den überzähligen Embryonen der Abietineen ebenfalls haustoriale Bedeutung zukomme, scheint mir zweifelhaft. Entschieden zu weit gegangen ist es aber, wenn Balicka-Iwanowska (5) dem gegen die Eizelle wandernden primären Endospermkern gewisser Scrophulariaceen eine in Beziehung zur Eizelle stehende ernährungsphysiologische Rolle zuschreibt. Ich werde im Laufe der Untersuchung Gelegenheit haben, darauf näher einzutreten. — Arnoldi (2) hat auch für Gymnospermen Beziehungen zwischen der Eizelle und den umgebenden Schichten aufgedeckt, indem er nachwies, daß aus den Deckschichtzellen Eiweißkörper und Hofmeister'sche Körperchen in das Ei eindringen. Nach J. S. Smith (73) sollen auch die Eizellen von *Zamia* durch ihre großen Poren „haustoria-like processes“ in die umgebenden „jacket cells“ treiben. — Eine noch viel umstrittene Frage ist die nach der Bedeutung der sogen. „Tapetenschicht“, welche den Embryosack der meisten Sympetalen, sowie einiger Archichlamydeen umhüllt und nach der Ansicht Goebel's und seiner Schüler eine „verdauende Funktion“ ausüben und mit der Ernährung des Embryosacks ebenfalls in Zusammenhang stehen soll. Fast alle Arbeiten, welche sich näher mit diesem Problem abgegeben, haben sich mit der Darstellung gewisser Stadien in der Entwicklungsreihe begnügt; die vollständige Entwicklung ist jedoch meines Wissens noch nicht genauer verfolgt worden, und doch scheint mir gerade diese für die Auffassung der Rolle dieser Zellschicht von Bedeutung zu sein. Diese Lücke wenigstens für die Scrophulariaceen auszufüllen, soll ein Teil der Aufgabe der vorliegenden Arbeit sein. Es soll aber auch die Entwicklung der interessanten Haustorienbildung näher verfolgt und, gestützt auf die sich ergebenden Resultate, ein Versuch zur Lösung der Frage nach ihrer phylogenetischen Ableitung und ihrer Bedeutung gemacht werden. —

Die Familie der Scrophulariaceen wurde bereits um die Mitte des vorigen Jahrhunderts Gegenstand lebhafter Untersuchung und daran sich schließender Polemik. Namentlich waren es die Verhältnisse bei der Embryobildung, von denen zu jener Zeit des Kampfes zwischen der Schleiden-Schacht'schen Schule einerseits und Hofmeister und Tulasne andererseits die Anhänger der erstern glaubten, sie als Beweismittel für ihre Lehre verwenden zu können. Der Umstand, daß nach der Befruchtung ein langer Embryoträger, der in seinem obern Teil nicht von Endospermzellen umgeben wird, entsteht, sowie die ungefähr gleichen Dimensionen des Pollenschlauches, schienen für eine durchgehende Kontinuität zwischen dem letztern und dem Embryoträger zu sprechen (siehe Hofmeister 33). Hofmeister und Tulasne bewiesen dann in ihren klassischen Arbeiten, daß eine solche nicht existiere, sondern daß die Keimbläschen bereits vor Ankunft des Pollenschlauchs angelegt seien und eines derselben nachher zum Embryoschlauch auswachse. Hofmeister hat sich mit einer ganzen Anzahl Scrophulariaceen einläßlich abgegeben, so namentlich mit den Gattungen *Lathraea* und *Pedicularis*, und hat auch bereits eine schöne Reihe von Entwicklungsstadien klargestellt, so vor allem die Anlage des Endosperms und der Haustorien oder „Aussackungen“, wie sie von Schacht genannt wurden. Auf die frühesten Stadien ist freilich weder er, noch Tulasne zurückgegangen. Letzterem gebührt auch das Verdienst, die morphologische Wertigkeit der Tapetenschicht richtig erkannt zu haben. Von spätern Untersuchungen ist diejenige Chatin's (11) zu nennen, die sich aber im allgemeinen auf eine bloße äußere Beschreibung der Samenanlagen und Samen beschränkt. Ein eingehendes Studium der Beschaffenheit der Samenschale und der Veränderungen, die mit den einzelnen Zellreihen vorgehen, verdanken wir erst Bachmann (4). Einen Versuch, die Entwicklung des Embryosackes festzustellen, machte Vesque 1878 (88); derselbe läuft jedoch, wie noch so manche andere Untersuchungen dieses Autors, auf eine vollkommen falsche Beobachtung und Deutung hinaus und der „grave erreur“, den er Hofmeister vorwirft, begangen zu haben, findet sich nicht bei diesem, sondern, wie wir sehen werden, bei Vesque selber. Eine grundlegende und in vielen Beziehungen bahnbrechende Arbeit hat Balicka-Iwanoska (5) geliefert, die ihr Hauptaugenmerk auf die Bedeutung der Haustorien und der Tapetenschicht gerichtet hat. Was von weitem Untersuchungen, die zu der vorstehenden Arbeit in Beziehung stehen, etwa noch zu nennen wäre, wird im Laufe der Darstellung berücksichtigt werden.

### Methodisches.

Das aus den verschiedensten Gegenden der Schweiz stammende Material zu der vorliegenden Untersuchung wurde insgesamt mit absolutem Alkohol fixiert. Die Fixierung erwies sich im allgemeinen als eine gute, doch konnte nicht vermieden werden, daß namentlich

das zarte Gewebe des jungen Endosperms oft stark kontrahiert wurde. Bei einem Teil der Pflanzen, so bei *Lathraea*, kam des weitern hinzu, daß die Objekte sich stark schwärzten und nachher nur mit Mühe einigermaßen aufgehellt werden konnten. Die Einbettung in Paraffin geschah in bekannter Weise, doch mußte statt Xylol Benzol und bei ganz jungen Stadien Chloroform verwendet werden, da ersteres sich vielfach unbrauchbar erwies. Die Dicke der Mikrotomschnitte richtete sich nach dem Alter der zu schneidenden Stadien, von 6  $\mu$  bei ganz jungen Knospen bis zu 15  $\mu$  bei Früchten. Große Schwierigkeiten bereitete die Färbung, wohl wegen besonderer Inhaltkörper des Plasmas. Am meisten gebrauchte ich Delafield'sches Hämatoxylin; doch waren z. B. in den Anthesestadien nur schwer schöne Resultate damit zu bekommen, da das Cytoplasma meist zu stark Farbstoffe speicherte und seine, sowie die Struktur der Kerne alsdann nicht mehr erkennen ließ. Nur bei Knospen und Samen ließ es sich mit Vorteil verwenden. Auch das Flemming'sche Verfahren wurde ausprobiert und ergab teilweise schöne Färbungen, abgesehen von der chromatischen Substanz, die selten violett erhalten werden konnte. Der Vorteil dieser Methode lag hauptsächlich darin, daß das Plasma sich nur schwach färben und so die Kerne deutlich hervortreten ließ. Gute Resultate wurden auch, namentlich an Schnitten durch junge Knospen, mit Methylenblau-Fuchsin (letzteres in 50% alkohol. Lösung) oder Methylenblau-Saffranin (desgleichen) mit nachherigem Entfärben in absol. Alkohol und Nelkenöl erzielt. Eine allgemeine Regel über die Dauer der Einwirkung der Farbstoffe konnte ich nicht gewinnen, die Methoden mußten sozusagen bei jeder Gattung besonders ausprobiert werden.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen gebe ich in zwei Teilen wieder, von denen der „spezielle“ eine mehr oder weniger detaillierte Darstellung der Entwicklungsgeschichte einer jeden der untersuchten Arten enthält, während der „allgemeine“ mehr zusammenfassender Natur ist und eine Reihe von Fragen, die mir von größerem Interesse erscheinen, zu besonderer Erörterung bringen soll. Die Reihenfolge der zu besprechenden Gattungen ist die von von Wettstein im Engler'schen System aufgestellte.

## Spezieller Teil.

### 1. *Verbascum montanum* Schrad.

Die anfangs als kleine Höcker an der scheidewandständigen Placenta auftretenden zahlreichen Samenanlagen zeigen alsbald die für anatrophe Ovula charakteristische Krümmung, welche jedoch nicht bei allen nach der gleichen Richtung erfolgt, sondern die Samenknospen in eine ziemlich ungleichmäßige Lage bringt. Schon bevor die Umbiegung stattfindet, zeigen sich am Scheitel des Nucellushöckers 1 oder 2 subepidermale Zellen, die sich vor den anderen durch ihre Größe, umfangreichern Kern und Nucleolus, sowie durch stärker färbbares Cytoplasma auszeichnen; es sind die Archesporezellen, die bald in Ein-, bald in Zweizahl angelegt werden. Immer

aber entwickelt sich nur eine derselben weiter, indem sie sich stark zu strecken beginnt, bekleidet von einer Schicht Nucellusgewebe.

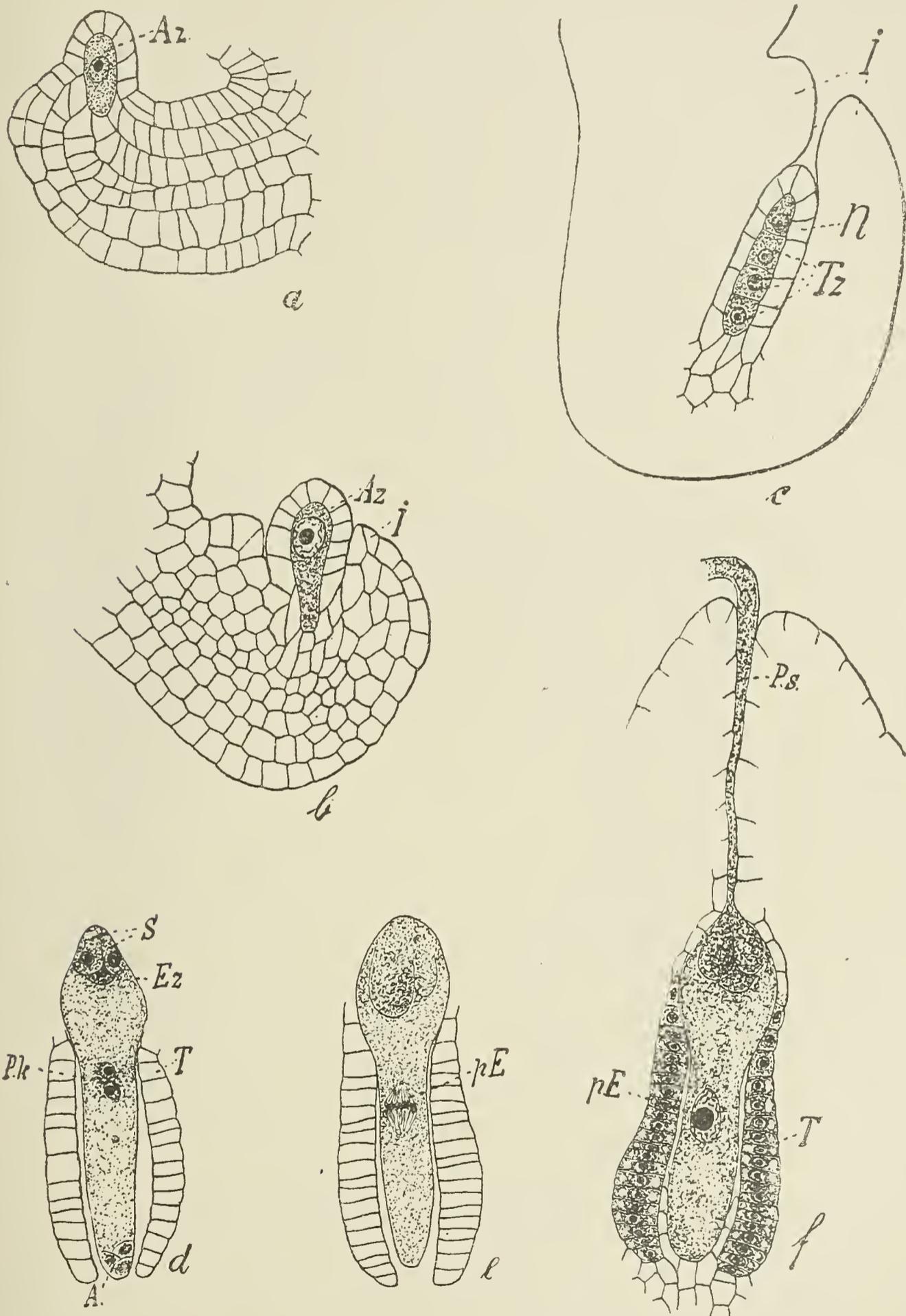


Fig. 1. a) Junge Samenanlage. — b) Samenanlage vor der Teilung der Archesporezelle. — c) Samenanlage im Tetradenstadium. — d) Embryosack bei der Polkernverschmelzung. — e) bei der ersten Teilung des prim. Endosp.-Kerns. — f) kurz nach der Befruchtung. — Vergr. 400.

Einzelne lateral gelegene Zellen derselben gliedern alsbald durch tangentielle Wände neue Zellen ab (Fig. 1a), und zwar erfolgen

diese Teilungen, soviel ich beobachten konnte, zuerst auf der äußern Seite. Nach und nach bildet sich ein Wall um den Nucellus — die Anlage des Integuments —, der rasch nach vorn wächst und den primären Wulst zu überwuchern beginnt. Noch bevor er indessen die Spitze des Nucellushöckers erreicht hat, fängt der unterdessen beträchtlich gewachsene Kern der Archesporzelle an, sich zur Teilung vorzubereiten; sein Kernfaden wird deutlich (Fig. 1 b). Die zwei ersten Teilungen, deren Spindelfiguren in der Längsachse der Zelle liegen, erfolgen rasch hinter einander und sind von Zellteilungen begleitet, sodaß eine axile Reihe von 4 Tochterzellen entsteht, deren unterste zum Embryosack heranwächst (Fig. 1 c). Die bei diesen Teilungen auftretende Chromosomenzahl betrug, soweit sie bei der Kleinheit der Objekte festgestellt werden konnte, 16. Wie Fig. 1, Taf. I/II zeigt, sind die Chromosomen äußerst kurz und relativ dick. Während der Tetradenbildung beginnt sich das Integument an der Spitze zum Mikropylengang zu schließen und eine Strecke weit über den Nucellus hinauszuwachsen. Schon in den jüngsten Stadien des Embryosackes bemerkt man, daß die Zellen der innersten Integumentschicht, da wo sie den Nucellus begrenzen, sich von den übrigen Integumentzellen durch ihre regelmäßige Form und Anordnung, wie auch stärkern Plasmagehalt und dementsprechende intensivere Färbbarkeit deutlich abheben. Während anfangs deren nur wenige sind, können zur Zeit, da der Embryosack fertig gebildet ist, auf Längsschnitten etwa 12—15 gezählt werden (Fig. 1 d); es hat also in dieser Region der Samenanlage eine ziemlich starke Teilung stattgefunden, entsprechend der Vergrößerung des Embryosackes, der nach und nach die ihn bekleidende Nucellusschicht durchbrochen, deren Zellen zerdrückt und sich vor dem Tapetum etwas erweitert hat (Fig. 1 d). Die Ausbildung des Eiapparates und der Antipoden bietet nichts bemerkenswertes. Letztere sind sehr klein und bereits zur Zeit der Befruchtung nicht mehr zu sehen. Auch der Eiapparat ist nur von geringer Größe; die Eizelle überragt die beiden Synergiden, deren Kerne analog den namentlich durch Strasburger (74, 75) eruierten zahlreichen andern Beispielen, gegen die Ansatzstelle zu gelagert sind und keinen deutlichen Nucleolus erkennen lassen, nur wenig. Die beiden Polkerne, welche gegenüber den andern Embryosackkernen größere Dimensionen aufweisen, wandern gegen einander und verschmelzen in der Mitte des Sackes zum primären Endospermkern, der sich zur Zeit der Befruchtung in die Nähe des Eiapparates begibt. Das Eindringen des Pollenschlauches kann mit Leichtigkeit beobachtet werden, nicht aber der Übertritt und die Verschmelzung der Kerne, teils der schlechten Färbbarkeit des Eiapparates nach der Pollenschlauchentleerung, teils der Kleinheit der Kerne wegen. Sobald die Befruchtung vollzogen ist, wandert der primäre Endospermkern wieder in die Mitte des Embryosackes zurück und schickt sich dort sofort zur ersten Teilung an, indem er bedeutend an Größe zunimmt und dünne Chromosomen herausdifferenziert (Fig. 1 f und e). Rasch nach einander entstehen zwei Querwände, welche den Embryosack in drei Etagen zerlegen, deren jede alsbald durch zwei längs verlaufende, genau rechtwinklig

auf einanderstehende Teilungsebenen in 4 Zellen zerfällt (Fig. 2 a, b). Die ganze Weiterentwicklung des Endosperms erfolgt nun, wie man sich durch genaue Verfolgung der Teilungen und durch Messung der einzelnen Regionen leicht überzeugen kann, nur in der mittlern Etage, indem die 4 Zellen derselben sich zu strecken beginnen und sukzessive neue Querwände anlegen, die in benachbarten Zellen jedoch nicht in genau gleicher Höhe verlaufen. Während dessen erweitert sich der mittlere Teil des Endosperms beträchtlich, indem seine Zellen auch in der Querrichtung an Größe zunehmen, sodaß der Embryosack bald mit einer Vase oder Flasche verglichen werden kann, deren oberer Teil von den 4 Zellen der ersten der anfänglich

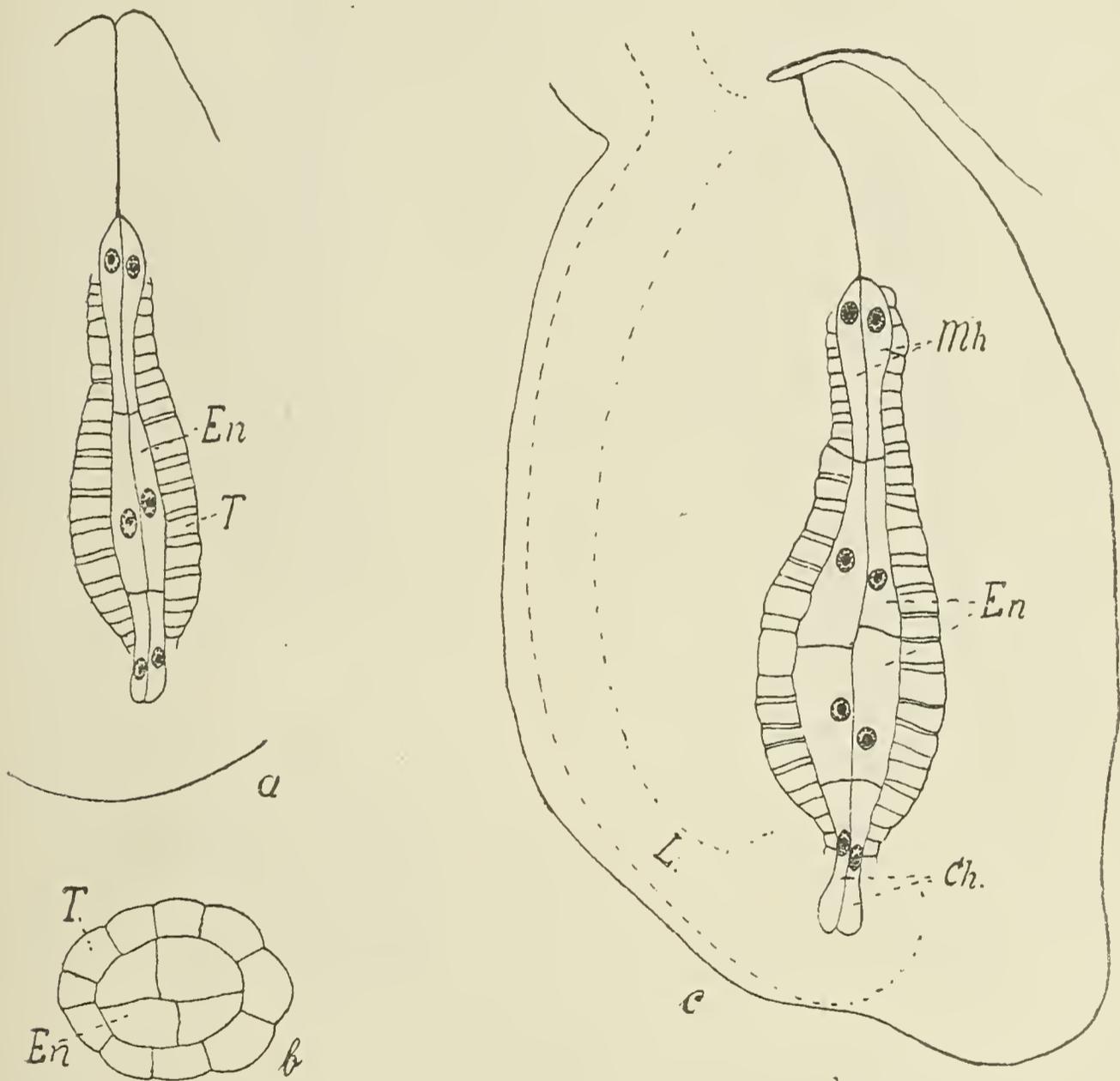


Fig. 2. a) Junges Endosperm im Längsschnitt. — b) im Querschnitt. — c) Samenanlage mit jungem Endosperm. — Vergr. 210.

in Dreizahl vorhandenen Endospermzelllagen eingenommen wird, während die 4 Zellen der dritten den Fuß zusammensetzen.

Während bis anhin das Teilungsbild ein streng regelmäßiges war, treten in der Folge die neuen Längs- und Querwände in den einzelnen Zellen zu ungleicher Zeit auf (Fig. 3b). Es findet dabei ein ebenso intensives Dicken- als Längenwachstum statt, sodaß das Endosperm zuletzt einen mehr oder weniger cylindrischen, aus polyedrischen Zellen aufgebauten Körper darstellt, von dem sich

jedoch der Hals- und Fußteil der ursprünglichen Vase streng abheben (Fig. 4a, 5a). Die 4 Zellen dieser zwei Etagen teilen sich während der ganzen Endospermentwicklung nicht weiter, erhalten aber von Anfang an ein von den übrigen Nährgewebszellen verschiedenes Aussehen, das sowohl durch ihr dichtes und stark färbbares Plasma, als auch durch ihre Form bedingt ist. Die untere Zelle hat sich zudem gleich bei Beginn der Entwicklung etwas in das Chalazagewebe eingesenkt, ist also dem Nährstrom, der durch

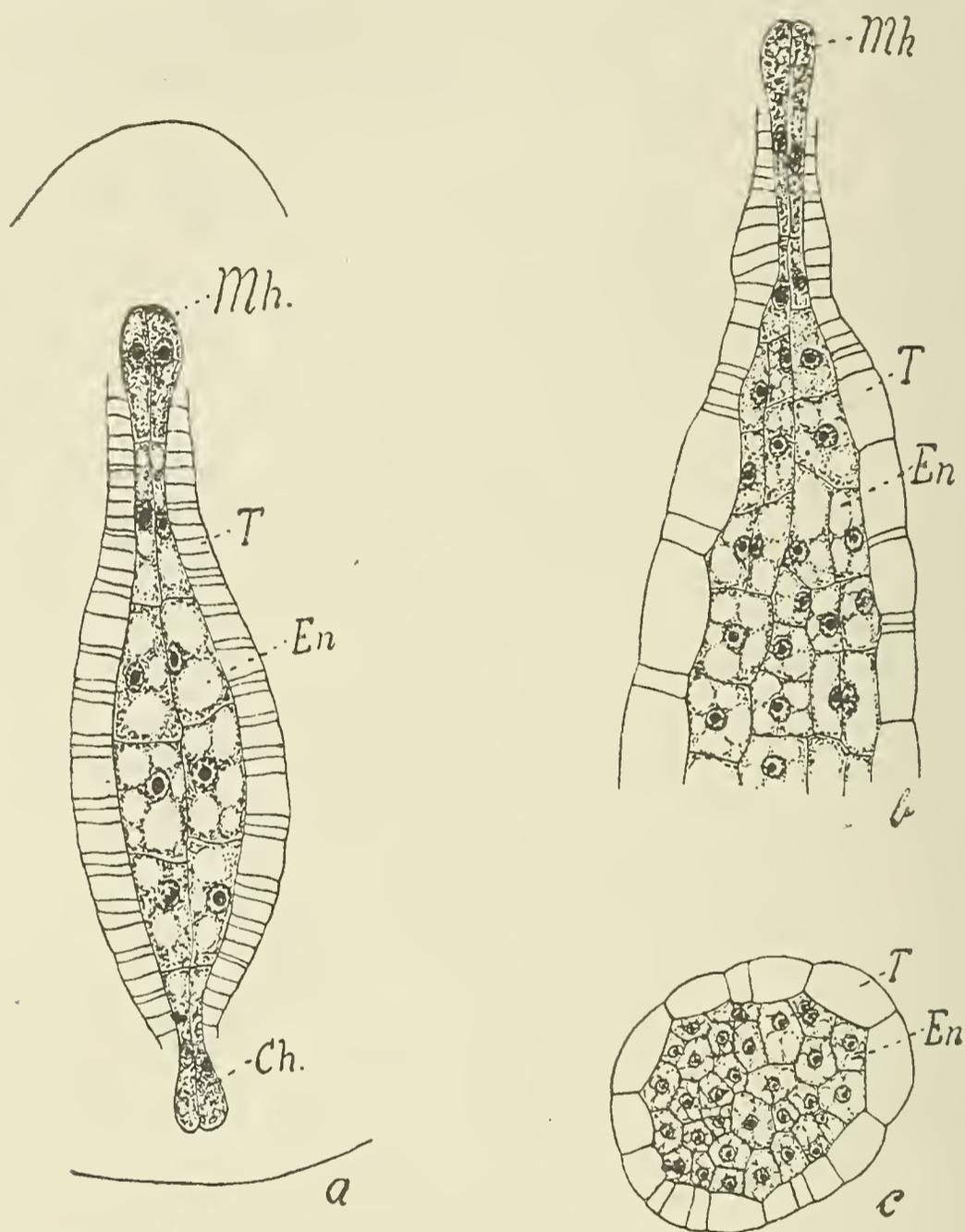


Fig. 3. a) Endosperm. — b) Mikropylpartie des Endosperms. — c) Querschnitt durch das Endosperm. — Vergr. a, b = 210; c = 70.

den Leitungsstrang des Funiculus und der Raphe in die Chalazagegend gelangt, entgegen gewachsen. Daraus, sowie aus dem Umstande, daß auch die diesen Teilen unmittelbar angrenzenden Endospermzellen ähnliche Plasmastruktur besitzen, müssen wir schließen, daß wir es hier mit typischen Haustorialzellen zu tun haben, wie solche von ganz ähnlicher Form durch die Untersuchungen Balicka-Iwanoska's auch für andere Scrophulariaceen bekannt geworden sind. Sowohl um die Chalaza-, als auch um die Mikropylhaustorialzellen kann man stärker färbbare, dichter mit Plasma erfüllte Integumentzellen bemerken, die offenbar ein „Nährgewebe“

repräsentieren, um so mehr, als sie direkt an den Leitungsstrang anschließen.

Verfolgen wir nun die Entwicklung der innersten Integumentschicht, des sogen. „Tapetums“. Zur Zeit der Befruchtung können auf Längsschnitten durch die Samenanlage ca. 12—15 schmale, quer zum Embryosack gestreckte Zellen mit ziemlich dichtem plasmatischem Inhalt unterschieden werden, die sich alsbald lebhaft zu teilen beginnen, entsprechend dem Wachstum der mittlern der drei ersten Endospermetagen. Mit dieser Teilung, die jedoch in der obersten und untersten Region nicht oder fast nicht erfolgt, ist zugleich eine starke Dehnung der Zellen verbunden. Man kann nun bemerken, daß ziemlich regelmäßig isodiametrische mit plattenförmigen Zellen abwechseln und zwar derart, daß in der Regel zwischen zwei großlumigen zwei schmale Zellen liegen (Fig. 3 a). Doch können auch solche Bilder angetroffen werden, wo die schmalen Zellen sich bereits so stark gestreckt haben, daß sie den großen an Ausdehnung fast nahe kommen. Dieses abwechselnde Vorkommen

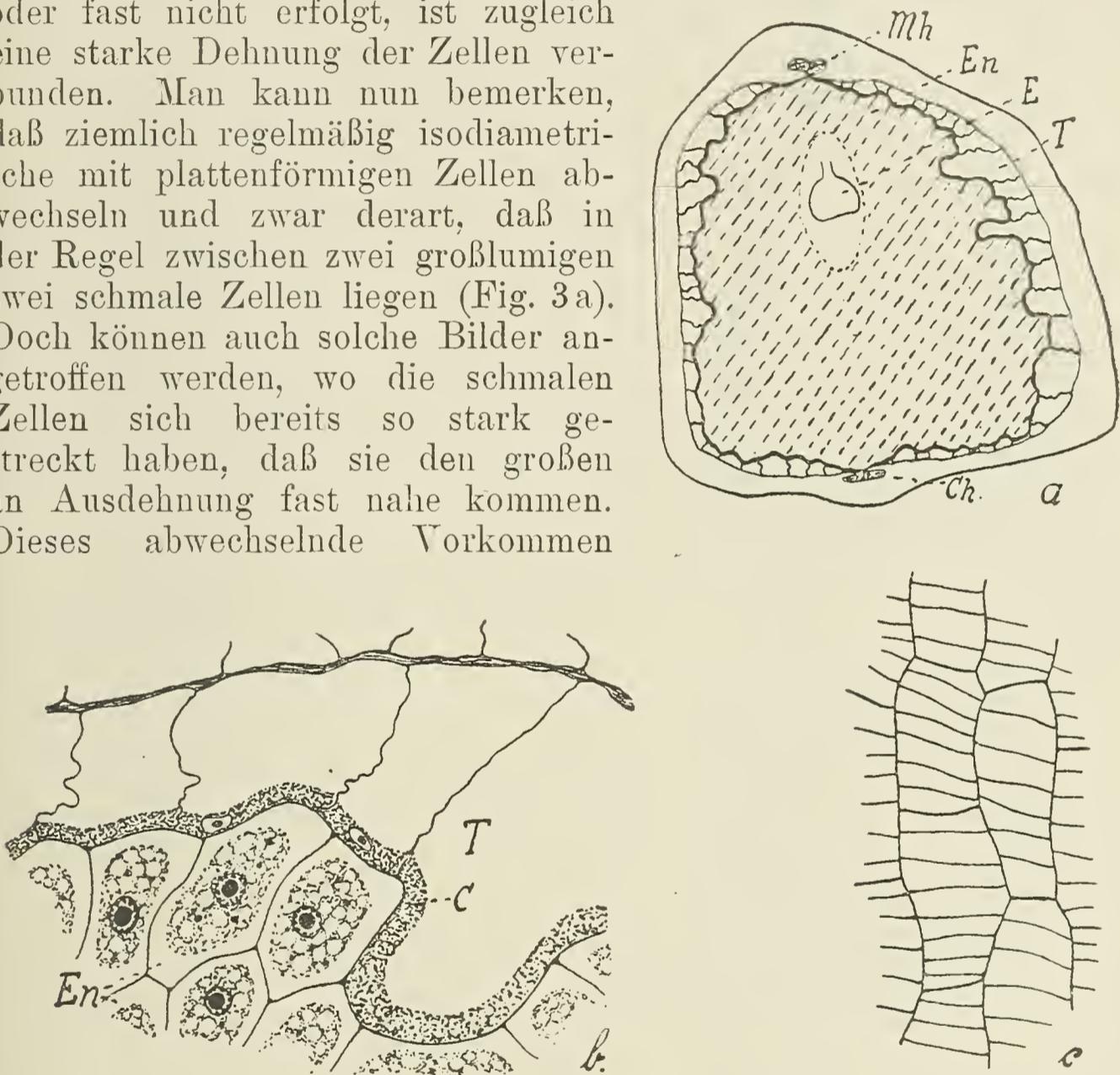


Fig. 4. a) Same. — b) Periphere Endospermpartie und Tapetenzellen mit Celluloseschicht C. — c) Epidermiszellen von der Fläche gesehen. — Vergr. a = 70; b, c = 400.

großer und kleiner Zellen ist also wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß neben einander befindliche Tapetenzellen sich abwechselnd teilen und strecken. Die den schmalen Hals und Fuß bekleidenden Zellen zeigen, da sie sich ja nicht weiter teilen, dieses Verhalten nicht. Die Kerne der Tapetenzellen sind in der Regel etwas größer als die der übrigen Integumentzellen, ebenso ihre Nucleolen. Während sie zur Zeit der Befruchtung, wenn die Zellen noch tafelförmig sind, in der Mitte derselben liegen und in einem deutlich abgegrenzten Plasmaband eingebettet sind, sodaß oft durch

die ganze Länge des Tapetums ein einziger Plasmastrang mit regelmäßig eingelagerten Kernen sich zu ziehen scheint (Fig. 1f), nehmen sie in gleichem Maße, als die Zellen sich vergrößern und im Zelllumen große Vacuolen auftreten, eine wandständige Lage ein. Auf Stadien, wie Fig. 3b, kann man bereits bemerken, daß die stark

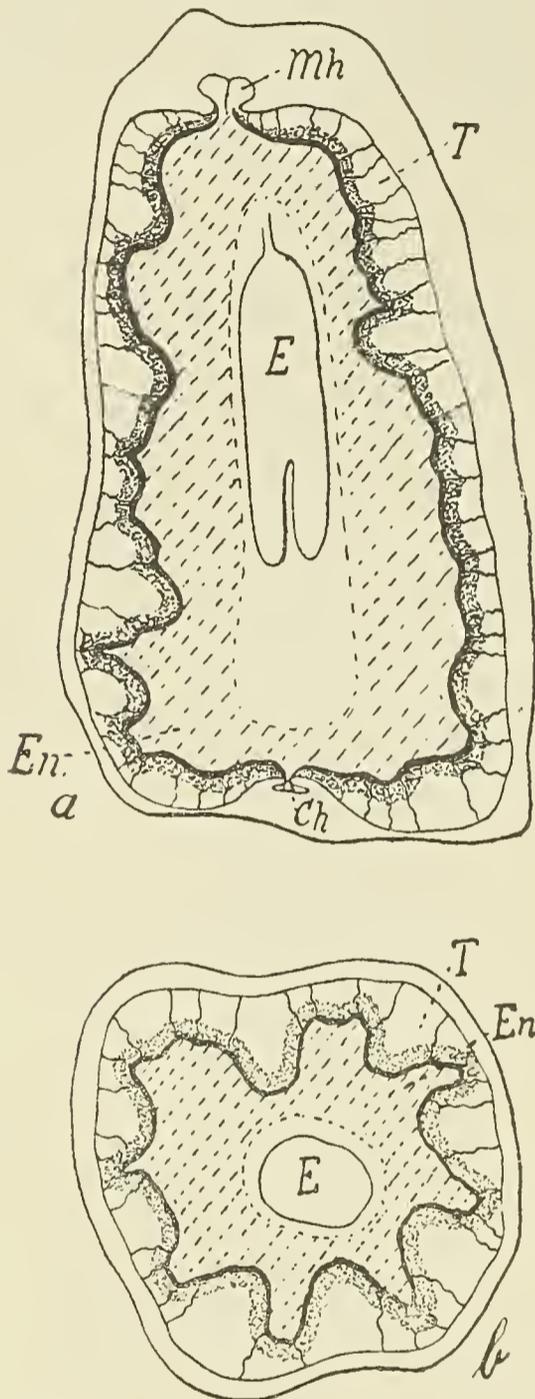


Fig. 5. a) Same im Längsschnitt. — b) im Querschnitt. — Vergr. 70.

gedehnten, nun bald alle übrigen an Größe übertreffenden Zellen sich gegen das Endosperm auszubuchten beginnen, während die dazwischen liegenden schmalen ihre Breite langsamer verändern. Die Teilungen hören, wie man sich durch Zählen der auf Längsschnitten sichtbaren Zellen überzeugen kann, auf, und die übrigen Veränderungen erfolgen nunmehr ausschließlich durch Dehnung. Dadurch, daß Zellen der Tapetenschicht sich abwechselnd gegen das Endosperm vorwölben, also jedenfalls einen mächtigen Turgor besitzen, erhält dieses in der Folge eine mehr und mehr hervortretende hügelige Oberfläche, bei welcher die Täler in der Regel nur von einer einzigen großen, die Hügel dagegen von mehreren kleinern Tapetenzellen bekleidet werden. Wichtige Veränderungen treten nun im Inhalt der sich immer mehr ausdehnenden Zellen der innersten Integumentschicht auf. Das Plasma bekleidet die Außen- und Seitenwände, welche letztere allmählich gefaltet werden, nur noch als schmale Schicht, während es auf den Innenwänden deutlicher hervortritt und diese als kontinuierlicher Überzug bedeckt. Dabei verändert sich seine Struktur allmählich; es wird körniger und nimmt auch andere chemische Beschaffenheit an, wie schon die Färbungen

mit Hämatoxylin zeigen. In einer hellviolett sich färbenden Grundmasse können deutlich dunklere Körner wahrgenommen werden, die an Zahl immer mehr zunehmen und so ein Dickerwerden der ursprünglichen Plasmaschicht bedingen; denn daß wir es nun nicht mehr mit einer Plasmaschicht zu tun haben, geht aus den Reaktionen mit  $J + H_2 SO_4$  und Chlorzinkjod unmittelbar hervor: es ist eine typische Umwandlung von Protoplasma in Cellulose erfolgt (Fig. 4b, 5a und b). — Auch der Kern geht bemerkenswerte Umwandlungen ein. Während er anfangs von ziemlicher Größe und

sehr chromatinreich war und einen großen Nucleolus enthielt, nimmt sein Chromatingehalt im letzten Stadium der Tapetenzellen stark ab, und der Nucleolus wird zu einem kleinen, sich dunkel färbenden Kügelchen. Schließlich wandert alles noch vorhandene Chromatin gegen die Peripherie, sodaß das Innere des Kerns vollständig leer erscheint.

Das Integument besteht zur Zeit der Befruchtung aus ca. 8 Schichten, deren parenchymatische Zellen nach und nach plasmaleer werden, ausgenommen die Zellen der beiden „Nährgewebe“. Mit dem fortschreitenden Wachstum des Endosperms werden die dem Tapetum unmittelbar angrenzenden Schichten mehr und mehr zusammengedrückt. Diesem Schicksal fällt schließlich das ganze zwischen Tapetum und Epidermis liegende Gewebe anheim. Nur die Epidermis erhält sich noch, da ihre Zellen mehr oder weniger parallel verlaufende Verdickungsleisten anlegen (Fig. 4c). Die Schale des reifen Samens besteht aus 3 deutlich unterscheidbaren Teilen: 1. aus der stark aufgetriebenen Tapetenschicht, deren radiale Wände jedoch nach und nach teilweise zusammengedrückt worden sind, mit der durch Umwandlung aus dem Plasma entstandenen, einen dicken, kontinuierlichen Mantel bildenden Celluloseschicht; 2. aus einer Lage vom „Zwischengewebe“ herstammender Zellmembranen und 3. aus der mit Membranverdickungen versehenen Epidermis. Dazu kommen aber noch die als mechanisches Gewebe funktionierenden äußersten Schichten des Endosperms, dessen Membranen sich allmählich verdickt haben. Namentlich die Endospermepidermis zeigt eine deutlich geschichtete starke Außenmembran, indes die zentral gelegenen Endospermzellen nur schwache Verdickungen aufweisen, da sich die resorbierende Tätigkeit des heranwachsenden Embryos mehr und mehr geltend macht. Auf diesen ältern Stadien treten auch zahlreiche Einschlüsse von Stärke und Aleuron im Endosperm auf. Beachtenswert ist das abweichende Aussehen der Zellen an den Stellen, wo der Nährstrom in das Gewebe eintritt, d. h. da, wo sie an die Haustorien stoßen. Sie stehen hier den übrigen Endospermzellen an Größe und Vacuolenreichtum bedeutend nach, sind dafür mit dichtem, stark färbbarem Plasma erfüllt. Um den normal entwickelten Embryo sind die Nährgewebszellen in Auflösung begriffen.

## 2. *Verbascum nigrum* L.

Die Entwicklung von *Verbascum nigrum* zeigt gegenüber *V. montanum* nur geringe Abweichungen. Auch hier geht der Embryosack aus einer subepidermalen Zelle hervor, welche durch succedane Teilung in 4 Tochterzellen zerfällt, deren unterste zum Embryosack auswächst. Die bei den atypischen Kernteilungen auftretenden Teilungsfiguren sind so klein (Fig. 6a), daß eine Zählung der Chromosomen nicht vorgenommen werden konnte. Der fertige Embryosack stimmt in seiner Form und Größe stark mit der vorhergehenden Art überein (Fig. 6b). Der durch Verschmelzung der beiden Polkerne entstandene primäre Endospermkern legt sich vor

Ankunft des Pollenschlauches dem Eiapparat an, um nach vollzogener Befruchtung wieder in die Mitte des Embryosackes zurückzukehren. Die Synergidenkerne sind gegen die Basis zu gelagert,

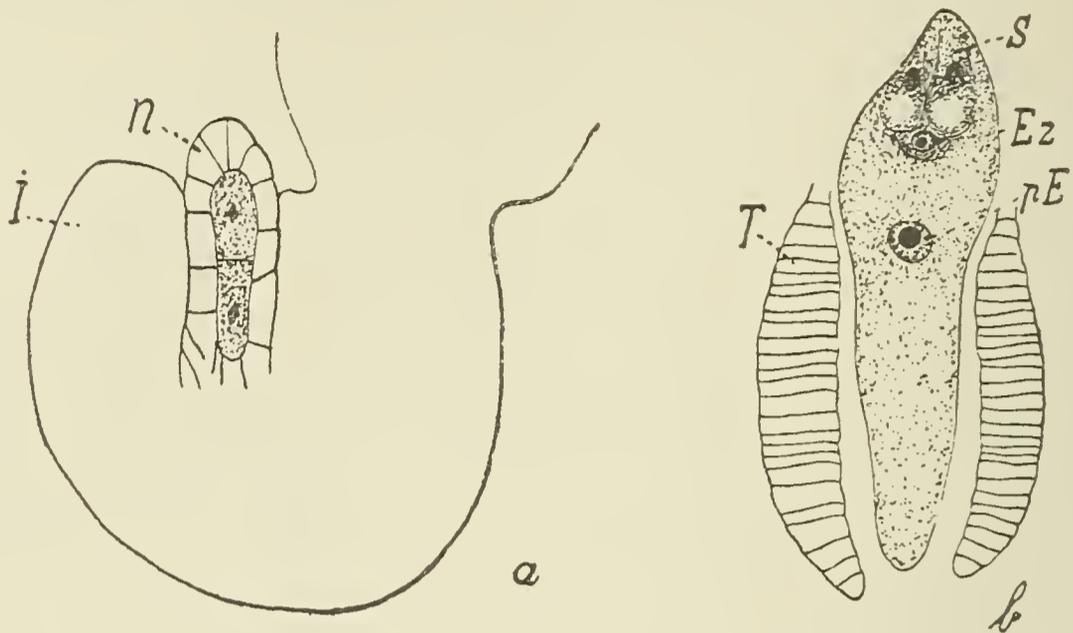


Fig. 6. a) Samenanlage mit Archesporzelle bei der zweiten Teilung. —  
b) Embryosack vor der Befruchtung. — Vergr. 400.

indes der Eikern die Spitze der Eizelle einnimmt. Antipoden konnte ich beobachten; doch erreichen sie weder hier, noch bei *V. montanum* solche Größe, wie sie Buscalioni (9) für *V. phlomoides*

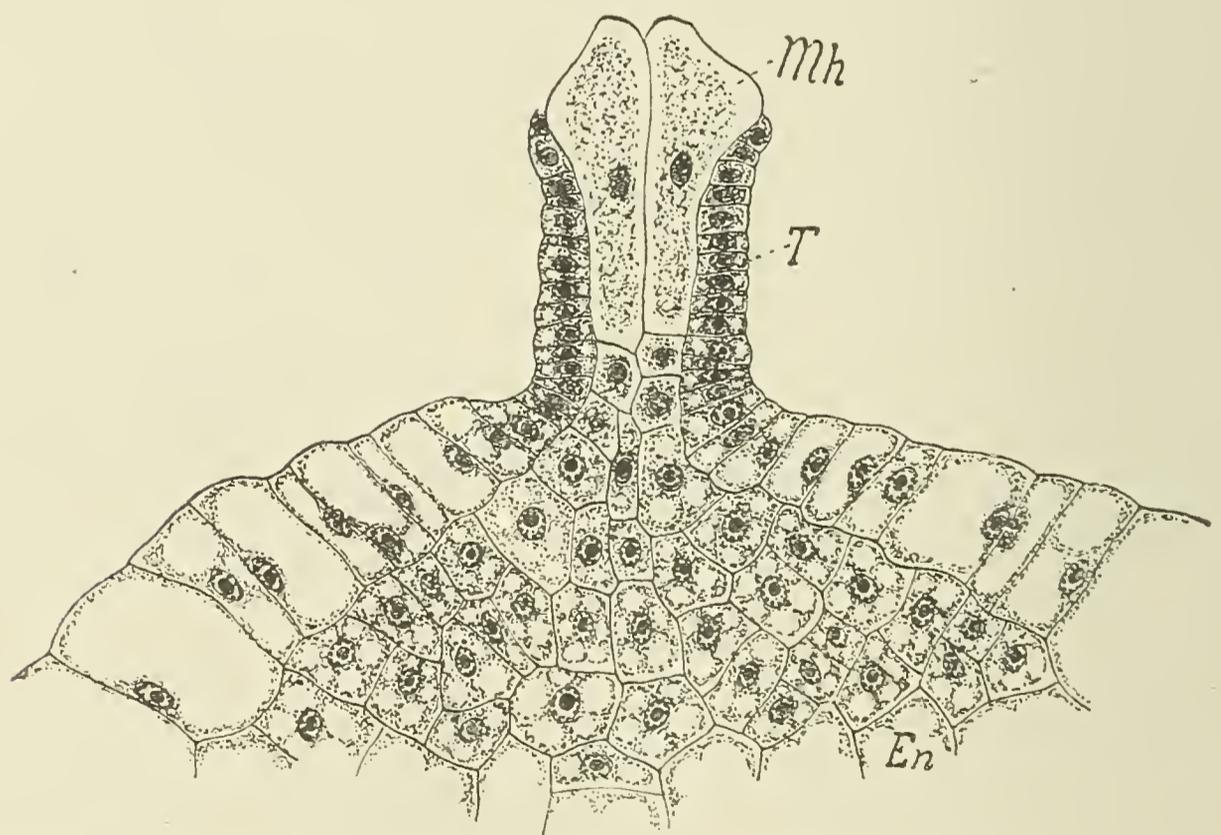


Fig. 7. Mikropylpartie des Endosperms mit Haustorien und Tapetum. —  
Vergr. 400.

abbildet, und sind immer schwer von den angrenzenden Nucelluszellen zu unterscheiden, verschwinden auch früh. Auf die erste Teilung des primären Endospermkerns, die wiederum von einer Zellteilung gefolgt ist, die den Embryosack in eine obere und eine

untere Hälfte zerlegt, folgen meistens zwei Längsteilungen und erst nach diesen wieder Querwände, welche oben und unten die 4 charakteristischen Haustorialzellen abgliedern. Des Weiteren entwickeln sich wieder nur die beiden mittlern Etagen zum eigentlichen Endosperm, indem sie sich zu strecken beginnen und neue Querwände anlegen, sich auch in die Breite dehnen, wodurch der Embryosack die typische Vasenform erhält. Die Tapetenzellen entfalten nach der Befruchtung eine lebhafte Teilungstätigkeit; ihre Kerne liegen anfänglich wie bei *V. montanum* in einem in der Längsrichtung verlaufenden Plasmaband, zu dessen Seiten Vacuolen sich finden, die mit dem Dehnen der Zellen an Größe zunehmen und das Plasma mit dem Kern schließlich auf einen Wandbeleg zurückdrängen. Die Teilungen erfolgen abwechselnd in benachbarten Zellen, sodaß ganz gleiche Bilder zu stande kommen, wie bei *V. montanum*; doch schien es, daß einzelne Zellen früher ihre

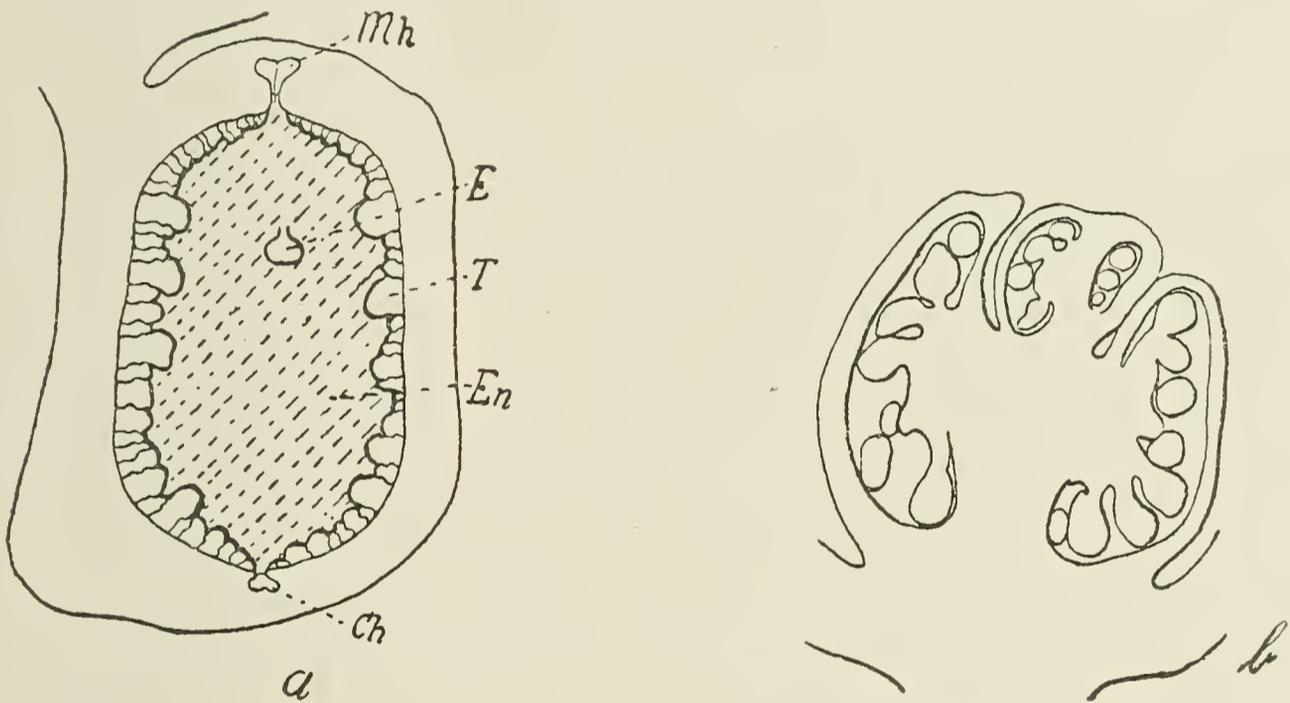


Fig. 8. a) Samen. Vergr. 70. — b) Abnormale Ausbildung eines Fruchtknotens. Vergr. 15.

Teilungsfähigkeit einbüßen, als andere. Hand in Hand mit der Vergrößerung der Tapetenzellen und dem stärkern Vorwölben einzelner derselben geht die hügelige Ausbildung des Endosperms, das zu einem massigen Körper heranwächst, dessen innerste Zellen jedoch früh vom vorwachsenden Embryo resorbiert werden. In der Nähe der mit dichtem, stark tingierbarem Inhalt erfüllten Haustorialzellen zeigt das Endospermgewebe kleinere, aber plasmareichere Zellen. Mit der Reife des Samens wird Stärke und Aleuron im Nährgewebe gespeichert. — An seiner Innenseite bildet das Tapetum die typische Celluloseschicht aus, indem das Plasma eine körnige Struktur annimmt und sich in Cellulose verwandelt. Doch erreicht die Schicht nicht solche Mächtigkeit, wie bei *V. montanum*.

Ein Fall von eigentümlicher Bildung der Fruchtblätter mag noch erwähnt werden (Fig. 8b). Dieselben haben sich oben einwärts gestülpt und einen zweiten, kleinern Fruchtknoten gebildet, der ca. 12 nicht bis zu voller Entwicklung gelangte Samenanlagen

enthält, indes die in dem vom untern Teil der Fruchtblätter gebildeten Ovarium gelegenen Samenanlagen bereits befruchtet sind und ein etwa 16 zelliges Endosperm enthalten. Wodurch diese merkwürdige Bildung verursacht wurde, kann nicht entschieden werden. —

Die Entwicklungsgeschichte der Gattung *Verbascum* ist bereits von Warming (89) und Bachmann (4) in Angriff genommen worden. Ersterer untersuchte *V. phoeniceum* und fand auch richtig, daß der Embryosack aus einer subepidermalen Zelle hervorgehe. Wenn er jedoch sagt (S. 208): „C'est cette cellule unique (nämlich die Archesporzelle) qui soulève peu à peu l'épiderme et constitue tout le nucelle“, so kann ich ihm nicht beipflichten, da als Nucellus der ganze Gewebehöcker, der die Archesporzelle (resp. Archesporzellen) liefert, aufgefaßt werden muß. Warming beobachtete auch die Teilung der Archesporzelle, gibt jedoch noch keine bestimmte Zahl der Tochterzellen an. Bachmann hat in sehr eingehender Weise die Entwicklung der Samenschale einiger *Verbascum*-arten verfolgt und ist meines Wissens der erste, der die interessante Umwandlung der Tapetenschicht beobachtet hat, obschon auch er nicht alle Punkte klarlegen konnte, namentlich was die Bildung der Celluloseschicht betrifft. Zwar hatte schon Chatin (11) *V. thapsus* untersucht, die eigenartige Entwicklung des Tapetums ist ihm aber entgangen. Bachmann beschreibt die Celluloseschicht wie folgt (S. 25): „Weit entfernt, homogen zu sein, besitzt sie ein so originelles Aussehen, daß sie kaum mit etwas anderem verglichen werden kann; selbst unter ziemlich hoher Vergrößerung bekommt man nur den Eindruck einer äußerst feinen Punktierung, bestehend in unzähligen kleinen, braunen Punkten, welche, dicht neben einander stehend, mit hellern abwechseln.“ Er erwähnt ferner, daß diese Punkte am Rande in Linien übergangen, welche Einschnürungen, Anschwellungen und Verzweigungen zeigten, was ich jedoch nicht bestätigen kann, da die von mir untersuchten Arten stets eine homogene, dichte Masse aufwiesen, die nur gegen das Zellumen hin lockerer wird und allmählich in Plasma übergeht, solange solches überhaupt noch vorhanden ist; denn in spätern Stadien ist meist alles Plasma der Innenwand in Cellulose verwandelt. Buscalioni (9) hat den Vorgang der Umwandlung von Plasma in Cellulose in den Tapetenzellen von *V. phoeniceum* einer sehr genauen Untersuchung unterworfen, deren Einzelheiten aber von meinen Befunden teilweise abweichen. Trotz eingehendster Betrachtung mit der stärksten mir zur Verfügung stehenden Vergrößerung,<sup>1)</sup> gelang es mir nicht, eine solche Zusammensetzung der Schicht herauszufinden, wie sie Buscalioni für gewisse Stadien angibt, wenn er sagt (9, S. 20—21): „In contatto coll'albumine vi ha una membrana fondamentale esile e priva di struttura; succede a questo lo strato dei granuli regolarmente disposti e dei reticoli trasformati; di poi noi incontriamo lo mucilaginoso plasmico pure a struttura reticolare, e finalmente vi ha lo strato dei grumi plasmici che limitano la cavità centrale.“ Buscalioni hebt auch, im Gegensatz zu Bachmann, besonders

<sup>1)</sup> Zeiß, homog. Immers. 2 mm Apert. 1,30.

hervor, daß keine Cuticula vorhanden sei, was ich des bestimmtsten widerlegen muß, da eine solche schon vor der Bildung der Celluloseschicht nachgewiesen werden kann. Sodann konnte ich nie Bilder antreffen, wie sie seine Figur 14 und 15 wiedergeben, namentlich, was die Größe und Anordnung der Körner des innern Teils der Schicht anbetrifft. Auch kann nicht ein Teil der Celluloseschicht einfach als Abdruck des Plasmanetzes aufgefaßt werden, da dieses während der ganzen Entstehung der Schicht seine Lage fortwährend verändert. Anfänglich bemerkt man nur einen ganz dünnen Wandbelag, dann beginnen Cellulosekörner aufzutreten, die allmählich an Zahl zunehmen und so die Schicht fortwährend dicker werden lassen. Während des ganzen Vorgangs bleibt das Plasma, das allerdings zum Teil netzige Struktur zeigt, gegen die Vacuole zu gelagert, sodaß beständig ein allmähliches Übergehen von der Plasmanschicht in die Celluloseschicht bemerkt werden kann. Es steht ohne Zweifel fest, daß die Cellulosekörner ihren Ursprung im Plasma nehmen und der Membran fortwährend angelagert werden und zwar vermute ich, daß dabei der Plasmabeleg der übrigen Wände nach und nach gegen die Innenwand wandert und dort die Microsomen in Cellulosekörner verwandelt werden; denn daß eine Ablagerung vom Endosperm her erfolge, muß wohl beim Vorhandensein einer Cuticula von vornherein ausgeschlossen werden. Hingegen scheint mir wahrscheinlich, daß zum Aufbau der Schicht außer dem Plasma auch Stoffe der Vacuole verwendet werden, da ersteres allein kaum ausreichen würde. Bei *V. montanum* kann man beobachten, daß während des ganzen Vorgangs das Plasma der radialen und Außenwände mehr und mehr verschwindet und schließlich nur noch als ganz dünne, wenige Körner aufweisende Schicht nachgewiesen werden kann, während bei *V. nigrum*, wo die Celluloseschicht, soweit ich sie verfolgen konnte, bedeutend geringere Mächtigkeit erlangt, die Seitenwände einen relativ breiten Plasmabeleg aufweisen, der indes nie Cellulosecharakter zeigt, entgegen den Angaben Buscalionis, nach welchen  $\frac{3}{4}$  der Seitenwände von Cellulosekörnern bedeckt sein sollen. Wohl aber kann man stets die Seitenwände als solche durch die Celluloseschicht hindurch bis zur Innenwand verfolgen. Sie zeigen zwar keine Verdickungen, wie Bachmann glaubte, der sie als mehr oder weniger breite Streifen beobachtet haben will.

### 3. *Linaria vulgaris* Mill.

Eine am Scheitel des Nucellushöckers gelegene subepidermale Zelle zeichnet sich früh vor den andern durch Größe und Plasma-gehalt aus (Fig. 9a) und beginnt sich zu teilen, sobald das Integument die Spitze des Nucellus erreicht hat. Von den 4 Tetradenzellen wächst die hinterste zum Embryosack heran, der im ausgewachsenen Zustand unten meist leicht gegen den Leitungsstrang gekrümmt ist. Die Polkerne vereinigen sich ziemlich früh in der Mitte des Sackes. Ob Antipoden angelegt werden, konnte nicht entschieden werden; zur Zeit der Befruchtung sind sie wenigstens nicht mehr sichtbar. Kurz vor Ankunft des Pollenschlauches

begibt sich der primäre Endospermkern in die Nähe des Eiapparates. Daß eine „Doppelbefruchtung“ vorkomme, konnte mit Sicherheit konstatiert werden. Da sich jedoch der Eiapparat nach der Entleerung des Pollenschlauches meist stark färbt, ist eine genauere Beobachtung des Vorgangs der Kernverschmelzung in der Eizelle unmöglich. In einem Falle konnte die Vereinigung mit dem primären Endospermkern schön verfolgt werden. Wie Fig. 32 Taf. III zeigt,

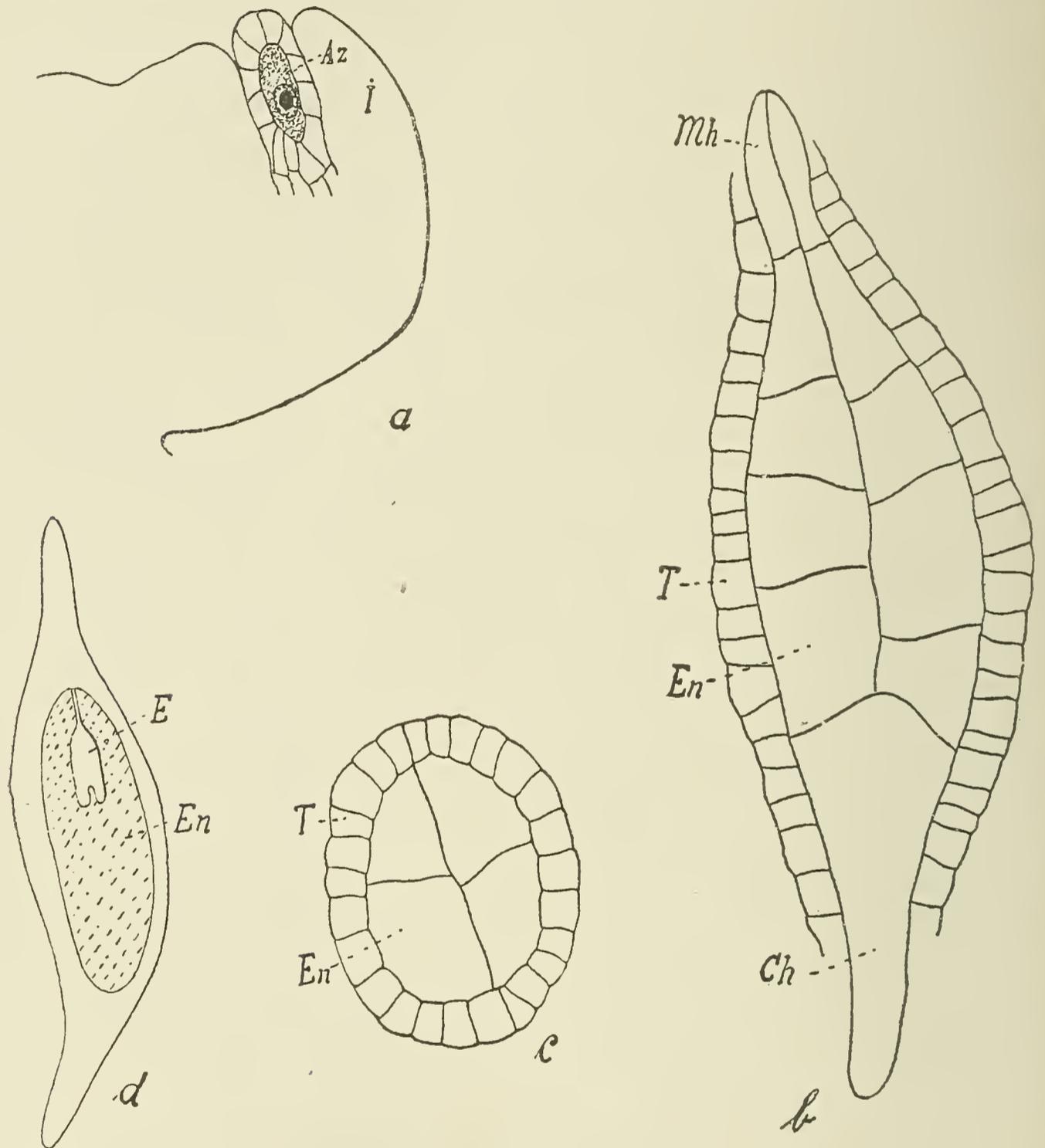


Fig. 9. a) Junge Samenanlage mit Archesporozelle. — b) Junges Endosperm im Längsschnitt. — c) Im Querschnitt. — d) Same. — Vergr. a, b, c = 400; d = 40.

ist der Spermakern leicht gekrümmt und liegt dem primären Endospermkern, der sich bereits eine Strecke weit vom Eiapparat entfernt hat, auf der Oberseite an; seine Struktur ist keine kompakte mehr, wahrscheinlich hat er sich bereits etwas vergrößert. Die erste Teilung zerlegt den Embryosack in zwei Hälften, von denen sich nur die obere zum Endosperm entwickelt, während in der untern zwar noch eine Kern-, aber keine Zellteilung mehr er-

folgt. Durch Teilung, Dehnung und intensive Streckung des obern Teils des Embryosackes entstehen rasch 4 Reihen von großen Endospermzellen (Fig. 9b, c), die sich zunächst nur durch neue Querwände vermehren, später erfolgt das Wachstum auch in die Breite, so daß schließlich ein ovoider, kompakter Nährgewebekörper hervorgeht. Die Zellen desselben enthalten, wie schon Doppelfärbungen mit Hämatoxylin-Eosin schön zeigen, zahlreiche Reserveeinschlüsse. Zu einer Zeit, da der Embryo kurze Cotyledonen gebildet hat, kann man sowohl Stärke, als auch Proteinkörner nachweisen, die in den einzelnen Parteien verschieden verteilt sind; in den Zellen in der Nähe des Embryo — unmittelbar um den Keimling sind die Nährgewebiszellen aufgelöst — können keine Speicherstoffe mehr nachgewiesen werden, da sie vom heranwachsenden Embryo bereits aufgezehrt sind; etwas weiter entfernt tritt nur Stärke auf; dann folgen Zellen mit 1—2 großen Eiweißkristallen, die zum Teil zusammengesetzt erscheinen, zum Teil sechseckige oder rhombische Tafeln darstellen und denen sich nach außen allmählich Proteinkörner hinzugesellen; zu äußerst finden sich nur noch solche, vermischt mit zahlreichen kleinen Stärkekörnern.

Schon früh zeigt die innerste Schicht des Integuments eine von den übrigen abweichende Bildung, indem ihre Zellen da, wo sie den Nucellus, solange dieser erhalten bleibt, und später den Embryosack bekleiden, nicht nur regelmäßiger geformt, sondern auch bedeutend plasmareicher sind. Die Zahl derselben nimmt mit dem Wachstum des Embryosackes beständig zu, besonders rasch nach der Befruchtung. Sie bekleiden das ganze Endosperm, ausgenommen eine kurze Strecke des Mikropyleteils und eine etwas längere der zellenleeren Chalazapartie. Nach innen sind sie durch eine deutliche Cuticula vom Endosperm getrennt. Während der ganzen Entwicklung verändern sie ihre Größe kaum merklich, sie bleiben auch bis zu dem Zeitpunkte, da sie zusammengedrückt werden, stets prall mit Plasma erfüllt und heben sich dadurch scharf von den weiter gegen die Peripherie gelegenen, zu Beginn der Endospermbildung schon ziemlich leer erscheinenden Integumentzellen ab. Nur die unmittelbar an sie grenzenden Zellen des Zwischengewebes lassen, wenigstens eine Zeit lang, ähnliche Eigenschaften erkennen, teilen sich auch ziemlich lebhaft mit dem Tapetum und Endosperm, während die entferntern nur wenig durch Teilung, mehr durch Streckung dem Wachstum Folge leisten. Die Samenknospe beginnt allmählich ihre Gestalt in charakteristischer Weise zu verändern, indem ihr Wachstum von einem gewissen Zeitpunkte an fast ausschließlich in der durch die Raphe und den Embryosack gehenden Ebene sich vollzieht, sodaß das Integument nach diesen Richtungen zu breiten Flügeln auswächst. Die Samen erhalten so ein flach zusammengedrücktes Aussehen. Die einzelnen Wachstumsvorgänge sind von Bachmann (4) in sehr ausführlicher Art beschrieben worden, sodaß ich hier nicht näher darauf einzutreten brauche; nur die Gestaltung der Epidermis möge noch erwähnt werden. Während ein Teil des Zwischengewebes allmählich zerdrückt wird, erhält sich die Epidermis und verdickt ihre Wände

stark. Doch kann schon an mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten ein verschiedenes Verhalten der einzelnen Wände wahrgenommen werden: die Außenwände sind überall gleichmäßig verdickt und färben sich schön violett, indes die Innenwände und teilweise auch die radialen keinen Farbstoff speichern, stark lichtbrechend erscheinen und von großen Tüpfeln durchsetzt sind. Reaktionen lassen deutlich erkennen, daß dieser Teil der Zellwände verholzt ist. Sie bilden so eine wirksame Schutzschicht um den Samen.

Wir haben gesehen, daß die durch die erste Querwand abgetrennte untere Partie des Embryosackes sich nicht weiter teilt, wohl aber zwei Kerne enthält. Sie beginnt alsbald sich eine Strecke weit in das Chalazagewebe einzusenken, wobei ihr Plasmagehalt bedeutend zunimmt. Wir haben es also mit einem typischen Haustorium zu tun, das dem von der Raphe und Chalaza herzufließenden Nährstrom entgegenwächst. Eine ähnliche Rolle spielen die obersten Endospermzellen, die sich bald von den übrigen Zellen des Nährgewebes durch ihren Plasmagehalt und die dadurch bedingte stärkere Färbbarkeit unterscheiden, also auch als Haustorialzellen aufgefaßt werden können.

#### 4. *Linaria alpina* (L.) Mill.

*Linaria alpina* gehört, wie *L. vulgaris*, zu den geflügelte Samen erzeugenden *Linaria*-arten und stimmt auch in der Entwicklung ganz mit jener überein. Der aus der untersten von 4 Archesportochterzellen hervorgehende Embryosack zeigt regelmäßig gestreckte Gestalt und ist schon vor der Befruchtung mit Stärke erfüllt. Fig. 10 a und b lassen sein Wachstum in der mittlern Zone deutlich erkennen. Der durch Verschmelzung der Polkerne entstandene primäre Endospermkern, der anfänglich in der Mitte des Sackes liegt, schmiegt sich zur Zeit der Befruchtung dem Eiapparat, dessen Zellen und Kerne die bei der Mehrzahl der Angiospermen übliche Lage einnehmen, dicht an, um nachher wieder zurückzuwandern und die erste Teilung einzugehen. Antipoden sind in Dreizahl vorhanden und können, wenn die Polkerne sich vereinigen, noch deutlich wahrgenommen werden (Fig. 10 b), sind indes bei der Ankunft des Pollenschlauches meist schon verschwunden. Balicka-Iwanowska (5) gibt auch für *L. cymbalaria* das Vorhandensein von Gegenfüßlerzellen an; sie sollen dort aber bis zur vollständigen Bildung des Haustoriums sichtbar sein. — Nach der ersten Teilung des primären Endospermkerns senkt sich der untere Teil des Embryosackes, der nur noch eine Kern-, jedoch keine Zellteilung mehr eingeht, ziemlich beträchtlich in das Chalazagewebe ein und beginnt, wie bei *L. vulgaris* als Haustorium zu funktionieren. Seine zwei Kerne liegen stets in dichtem, stark färbbarem Plasma und nehmen nach und nach beträchtlich an Größe zu (Fig. 11). In spätern Stadien erscheint ihre chromatische Substanz wie in einer hellern Flüssigkeit eingebettet und fein zerteilt.

Auch hier wird nur die obere der zwei ersten Endospermzellen (Fig. 10 c) zum Nährgewebe. Es werden zunächst zwei Längswände, die sich unter rechten Winkeln schneiden, hierauf in jeder der so

entstandenen 4 Zellen wieder Querwände angelegt, sodaß mehrere Etagen aus je 4 Zellen zustande kommen (Fig. 10d). Dann beginnen sich die in der Mitte des spindelförmigen jungen Endosperms gelegenen Zellen durch parallel verlaufende Wände längs zu teilen,

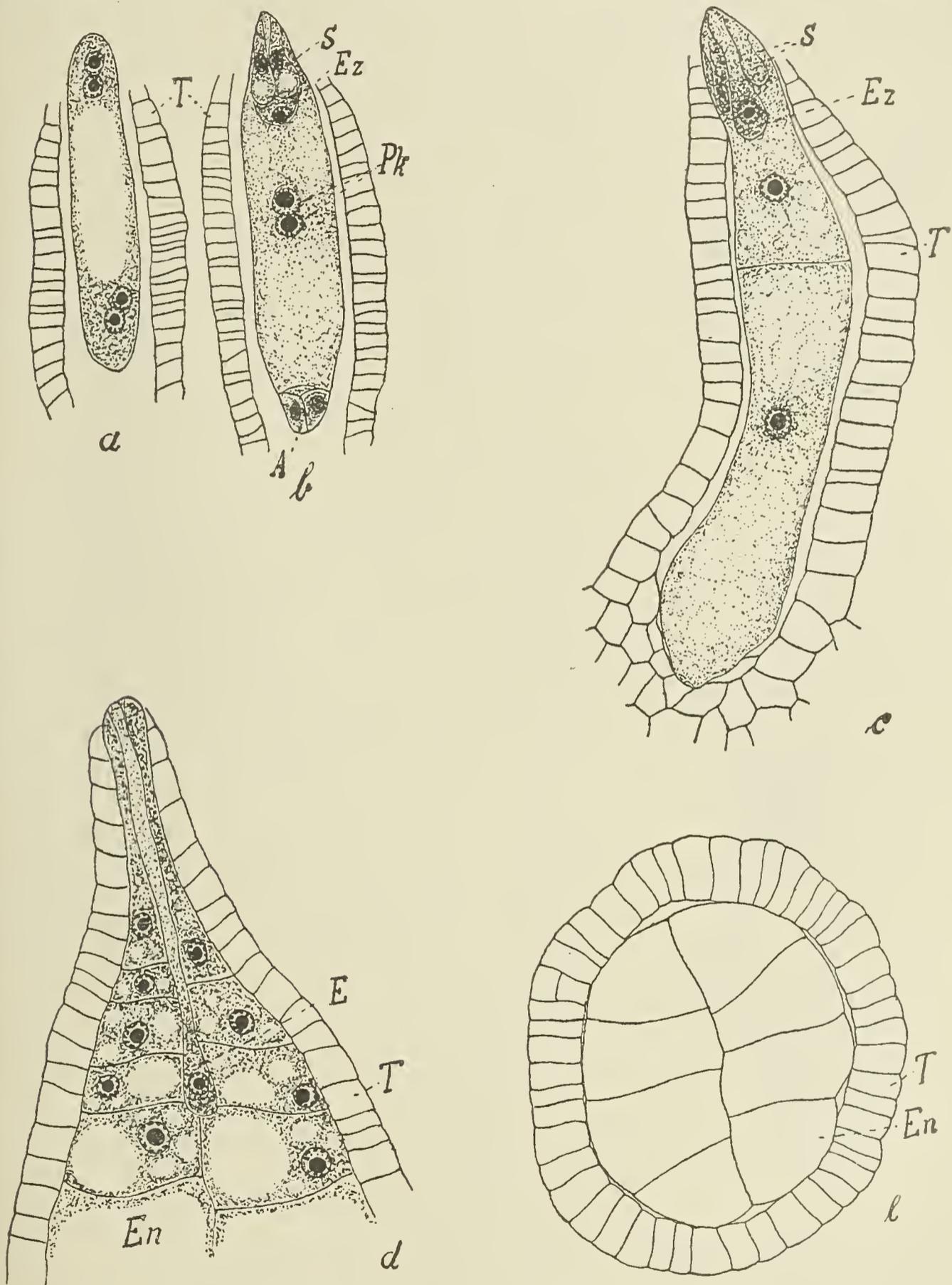


Fig. 10. *Linaria alpina*. a) Vierkerniger Embryosack. — b) Embryosack mit Polkernverschmelzung. — c) Erste Teilung des Embryosackes. — d) Mikropylpartie des Endosperms. — e) Endosperm im Querschnitt. — Vergr. 400.

es entstehen 8 zellige Lagen (Fig. 10e). Bereits fangen die obersten, der Mikropyle zunächst gelegenen Zellen an, sich von den andern durch ihren Plasmagehalt zu unterscheiden; sie enthalten nur wenige kleine Vacuolen, die in den auf sie folgenden Zellen an Größe

zunehmen, um schließlich den weitaus größeren Teil der Zelle auszufüllen (Fig. 10d). Auch die an das Chalazahaustorium angrenzenden Endospermzellen zeigen in bezug auf Plasmareichtum und Vacuolen dasselbe Verhalten. Es handelt sich also ohne Zweifel sowohl unten, wie oben um das Einströmen von Nahrung, während an der Peripherie, längs des Tapetums, nirgends etwas Gleichartiges beobachtet werden kann. Übrigens ist ja eine Nahrungszufuhr von dort her der Kutinisierung der Tapetenschicht wegen von vornherein ausgeschlossen.

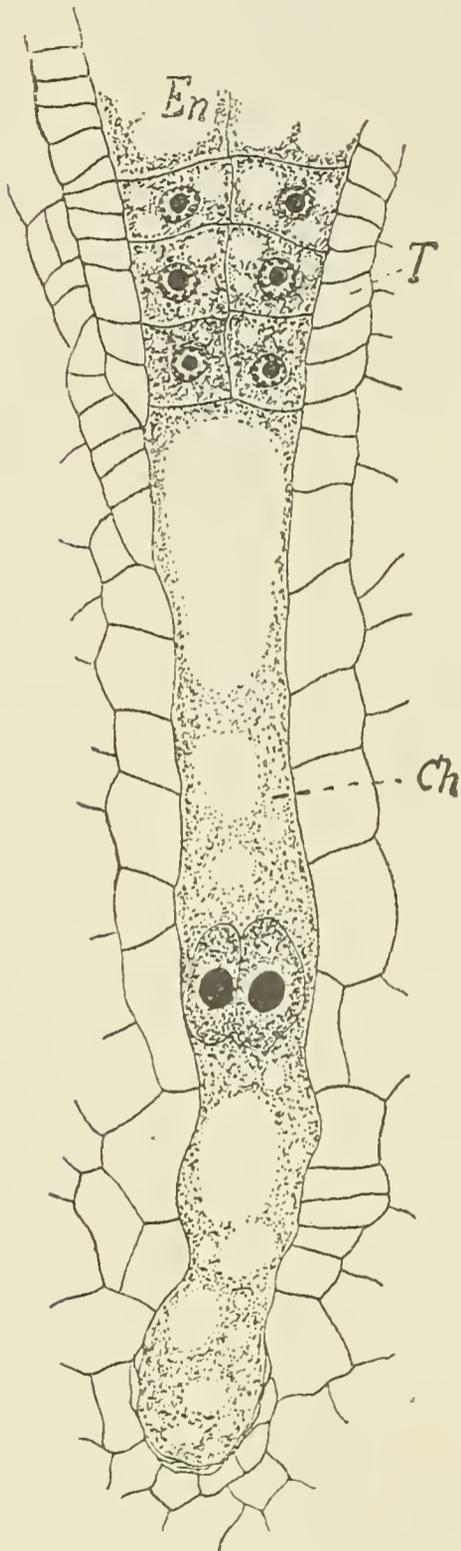


Fig. 11. *Linaria alpina*.  
Chalazateil des Endosperms  
mit Haustorium. —  
Vergr. 400.

Die Tapetenzellen, die schon auf ganz jungen Stadien deutlich erkennbar sind, behalten wie bei der vorher besprochenen Art ihre Teilungsfähigkeit während der ganzen Entwicklung des Embryosackes und des Endosperms ungeschmälert bei und gewähren bis zu ihrem Absterben den Anblick von stark mit Plasma erfüllten, in lebhafter Tätigkeit befindlichen Zellen, die auch, wenn sie schon zusammengedrückt sind, immer noch mit protoplasmatischem Inhalt vollgepfropft sind, dann zwar eine bräunliche Färbung aufweisen. Ihre Teilungen scheinen auch etwa tangential zu erfolgen. Die unmittelbar an sie anschließenden 2—3 Schichten des übrigen Integumentgewebes sind von ähnlicher Beschaffenheit: weiter nach außen treten jedoch größere, ziemlich leere parenchymatische Zellen auf, die alsbald teilweise zusammengedrückt werden. Das Auswachsen der Samenflügel erfolgt auf gleiche Art und Weise wie bei *L. vulgaris*.

*Linaria* zeigt somit in der Entwicklung der Samen gegenüber *Verbascum* bemerkenswerte Unterschiede, die sich nicht bloß auf die Entwicklung der Haustorien, als namentlich auch auf die Veränderungen in der Tapetenschicht und im Integument beziehen. Während bei *Verbascum* 4 bei den ersten Teilungen abgegliederte Endospermzellen, sowohl an der Chalaza, wie auch an der Mikropyle als Haustorien funktionieren, tritt bei *Linaria* an Stelle der 4 Chalazazellen eine einzige zweikernige. Balicka-Iwanowska (5) sagt zwar, daß bei *L. cymbalaria* das Chalazahaustorium sich später in „deux compartiments principaux“ teile. Ob dies aber eine wirkliche Zellteilung sei — die Verfasserin spricht sich nicht näher darüber aus —, möchte ich angesichts meiner Befunde bei *L. vulgaris*

und *alpina* und bei Betrachtung der Fig. 17 von Balicka-Iwanowska sehr bezweifeln, namentlich wenn bei genannter Figur die im selben „compartiment“ liegenden Kerne ins Auge gefaßt werden. — Auch das Mikropylhaustorium ist anders ausgebildet und erinnert weniger in der Form seiner Zellen, als in ihrem Inhalt an haustoriale Funktion. Ganz anders verhält sich die Tapetenschicht bei dieser Pflanze. Es zeigt sich keine Spur jener Vergrößerung der Zellen, wie wir sie bei *Verbascum* vorgefunden haben und damit hängt wohl auch zusammen, daß die Teilungsfähigkeit so lange erhalten bleibt, während sie bei *Verbascum* eine zeitlich beschränkte ist. Entsprechend dem verschiedenen Verhalten des Tapetums kommt es bei *Linaria* auch nicht zur Ausbildung der hügeligen Oberfläche des Endosperms; ebenso fehlt natürlich die Celluloseschicht. In bezug auf die eigentümliche Ausbildung des Integuments zu Flügeln verhalten sich nicht alle *Linaria*-arten gleich, so gibt Bachmann (4) z. B. für *Linaria minor* keine Flügelbildung bei den Samen an.

### 5. *Antirrhinum majus* L.

Die in der Mitte der Fruchtknotenscheidewand entspringende Placenta bildet in die beiden Höhlungen hinein starke Wucherungen, an welchen die zahlreichen, kleinen Samenanlagen sitzen. Die in Einzahl vorkommende Archesporezelle beginnt sich erst zu teilen, wenn das dicke Integument sich bereits geschlossen hat (Fig. 12a). Die hinterste der durch die zwei atypischen Kernteilungen gebildeten vier Tetradenzellen verdrängt alsbald die vordern und wächst zum Embryosack heran. Die dabei zu Tage tretenden Kernteilungsbilder sind, wie Fig. 12b zeigt, äußerst klein. Bereits im Zweikernstadium beginnt sich der Embryosack beträchtlich in das Chalazagewebe einzusenken und sich leicht dem Leitungsstrang entgegenzukrümmen. Daß das Wachstum desselben größtenteils Schritt hält mit dem Wachstum der Samenanlage, das in der durch die Tapetenzellen bezeichneten Zone erfolgt, zeigt deutlich ein Vergleich der Figuren 12b und c, bei welchen der Abstand der Embryosackpole von der Mikropyle und Chalaza annähernd derselbe bleibt. Nach der Befruchtung wandert der primäre Endospermkern in die Mitte des Embryosackes zurück und geht dort die erste Teilung ein, durch welche letzterer in zwei annähernd gleiche Zellen zerlegt wird (Fig. 12c). Der ersten Querwand folgt eine zweite im obern Teil, während der untere ungeteilt bleibt, doch meist noch eine Kernteilung folgen läßt. Durch wiederholte Längs- und Querteilungen entstehen wiederum 4 Reihen von großlumigen, wenig Plasma enthaltenden Endospermzellen, die sich namentlich in der mittlern Gegend ziemlich stark dehnen und so dem ganzen Endosperm ein spindelförmiges Aussehen verleihen, von dem sich nur der etwas erweiterte, ungeteilt gebliebene untere Teil abhebt, der in der Folge als Haustorium funktioniert, jedoch nicht weiter oder wenigstens nur ganz schwach in das Chalazagewebe eindringt (Fig. 13). Die mittlern Nährgewebezellen teilen sich in der Folge auch durch parallele Längswände, sodaß 8 zellige Etagen zustande kommen. Es scheinen jedoch

auch etwa Abweichungen von den ersten Teilungsfolgen aufzutreten, in dem Sinne, daß gleich auf die erste Querteilung eine Längsteilung der obern Zelle erfolgt. Das weitere Wachstum des Endosperms geschieht sehr langsam, wenigstens fand ich in stark entwickeltem Samen immer noch ein relativ kleines Nährgewebe. Auch der Embryo bildet auf diesem Stadium noch einen einzelligen Schlauch, der sich in die obersten Endospermzellen einsenkt.

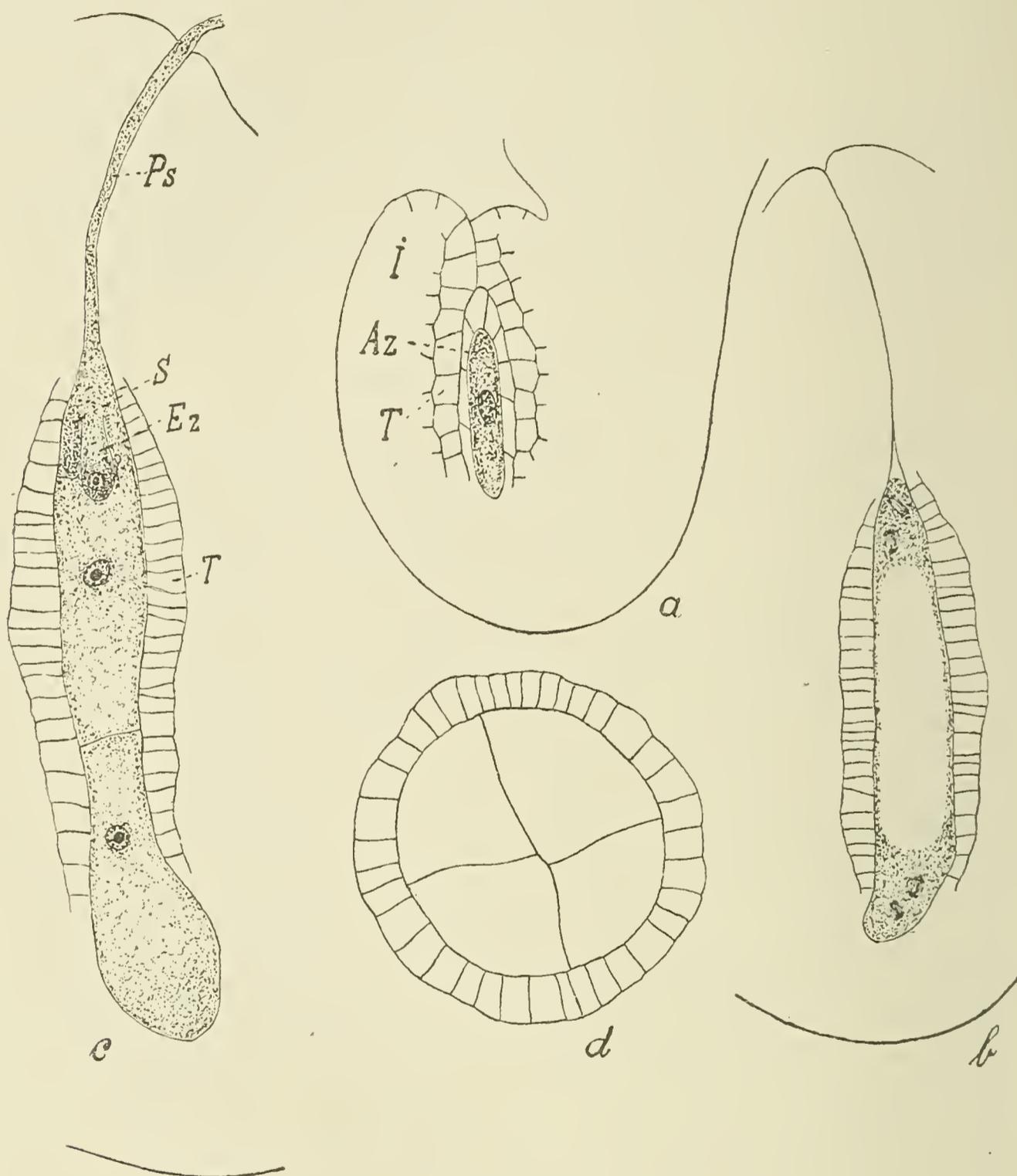


Fig. 12. *Antirrhinum majus*. a) Samenanlage mit Archesporzelle. — b) Embryosack bei der letzten Teilung. — c) Embryosack nach der ersten Endospermteilung. — d) Junges Endosperm im Querschnitt. — Vergr. 400.

Das Integument zeigt schon im Archesporstadium eine deutlich differenzierte Tapetenschicht, die den Nucellus bekleidet und anfangs aus nur wenigen Zellen besteht. Die Zahl derselben nimmt jedoch mit dem Wachstum der Samenanlage rasch zu, was deutlich darauf hin weist, daß die Streckung der Samenknospe hauptsächlich in

dieser Region erfolgt. Mit der Bildung der ersten Endospermzellen beginnen die Zellen des Zwischengewebes allmählich ihren Inhalt zu verlieren und sich zu dehnen, ausgenommen die zunächst dem Tapetum liegenden, die noch eine Zeit lang relativ plasmareich bleiben und der Entwicklung der Tapetenschicht ebenfalls durch Teilung folgen. Allmählich werden die mittlern Zellreihen zusammengedrückt und ihre Membranen zerissen. Eine eigenartige Entwicklung schlägt die Epidermis ein. Zur Zeit der Befruchtung sind ihre Zellen ganz vollgepfropft mit Plasma, ähnlich den Tapetenzellen, von denen sie sich jedoch durch geringere Höhe unterscheiden. Sobald das Endosperm mehrzellig ist, beginnen sie zu langen Papillen auszuwachsen, und zwar erfolgt dieser Wachstumsvorgang allemal bei einem größeren oder kleinern Zellkomplex derart, daß die mittlern Zellen sich am intensivsten strecken und die an sie sich anschließenden nach außen allmählich an Länge zurückbleiben (Fig. 13). Dadurch kommt eine hügelige Oberfläche des Samens zu stande. In den einzelnen Zellen treten zudem leichte Membranverdickungen auf in Form von feinen Leistchen. Ganz ähnliche Entwicklung der Epidermis wird von Bachmann für *Anarrhinum* angegeben, bei welcher Gattung ebenfalls „zapfen- und buckelartige Erhebungen“ der Oberfläche vorkommen.

*Antirrhinum* unterscheidet sich somit, wenn wir von der besondern Ausbildung der Integumentepidermis und dem Ausbleiben der Flügelbildung der Samen absehen, nicht wesentlich von *Linaria*.

## 6. *Scrophularia nodosa* L.

*Scrophularia* lehnt sich, was die Entwicklung der Samen anbetrifft, stark an *Verbascum* an. Auch hier konnten nicht selten zwei neben einander liegende Archesporenzellen beobachtet werden (Fig. 14a), von denen aber stets nur eine die charakteristische Teilung eingeht. Der aus der hintersten der 4 Tetradenzellen (Fig. 14b) hervorgehende Embryosack verbreitert sich bereits auf dem Vierkernstadium in seinem vordern Teil, indes das hintere Ende in der Regel schmal bleibt und noch eine Zeit lang von den mehr oder weniger zerdrückten Nucelluszellen umgeben wird. Diese verschiedene Ausbildung der Makrospore an ihren beiden Enden äußert sich auch in der Lagerung der Kerne, indem die zwei vordern meist neben, die hintern hintereinander zu liegen kommen (Fig. 15a). Im Stadium der Verschmelzung der Polkerne (Fig. 15b) können, allerdings oft nur schwer, 3 kleine Antipoden beobachtet werden, die aber zur Zeit der Befruchtung bereits degeneriert sind. Der

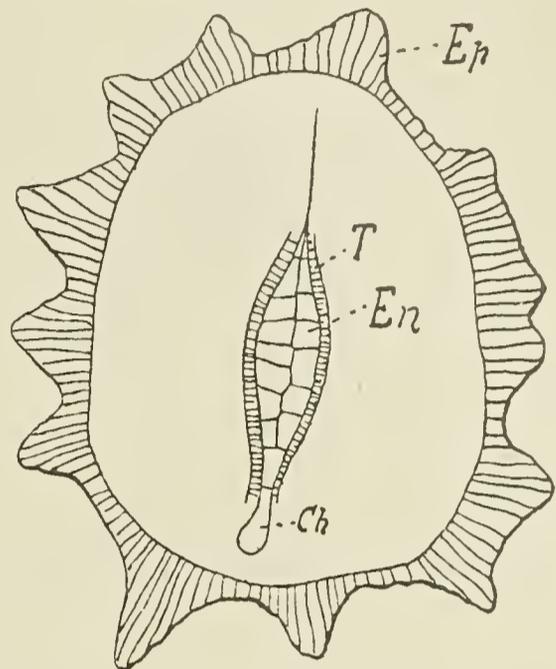


Fig. 13. *Antirrhinum majus*.  
Same. — Vergr. 70.

ausgewachsene Embryosack ist gerade gestreckt und mit Stärke erfüllt; sein Eiapparat zeigt normale Ausbildung. Vor der Ankunft des Pollenschlauches begibt sich der primäre Endospermkern in die

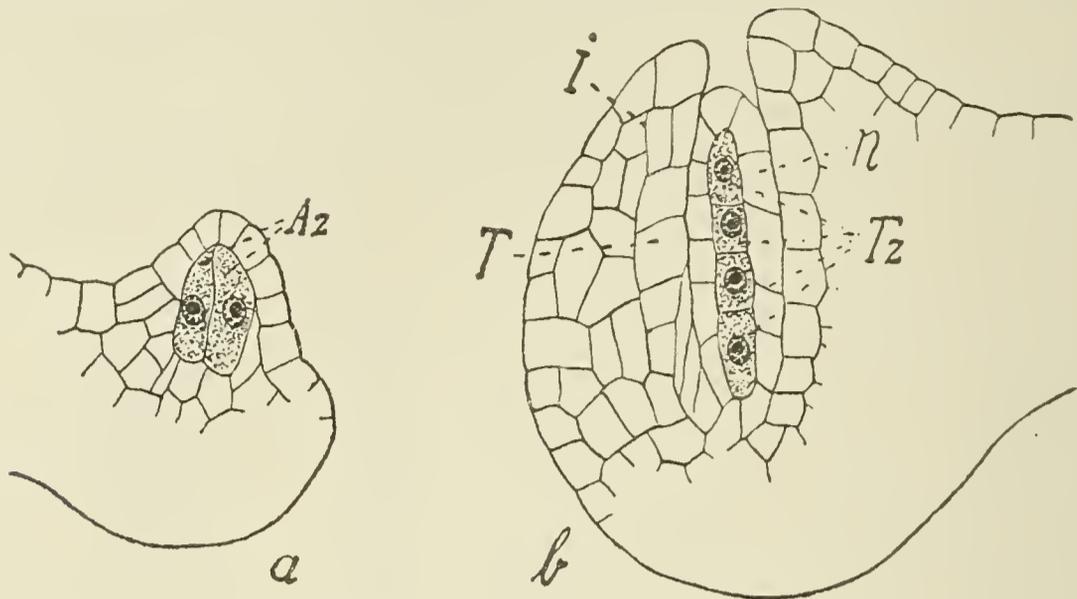


Fig. 14. *Scrophularia nodosa*. a) Samenanlage mit 2 Archiesporzellen. — b) Samenanlage mit 4 Tetradenzellen. — Vergr. 400.

Nähe der Eizelle; die Verschmelzung mit einem Spermakern konnte hingegen, da gute Färbungen auf diesem Stadium fast unmöglich sind, nicht gesehen werden. Die erste Teilung des primären Endo-

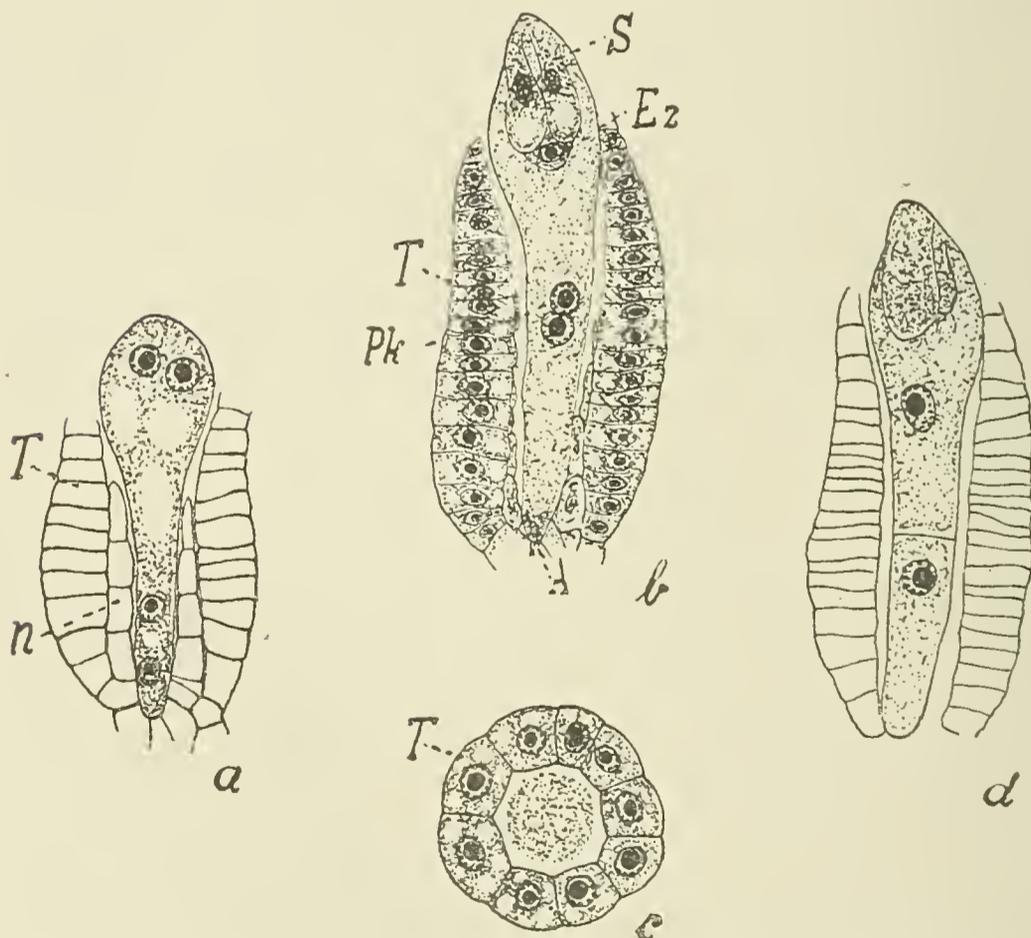


Fig. 15. *Scrophularia nodosa*. a) Vierkerniger Embryosack. — b) Embryosack bei der Polkernverschmelzung. — c) Desgleichen, quer. — d) Embryosack nach der ersten Endospermtteilung. Vergr. 400.

spermkerns zerlegt den Embryosack in zwei Hälften, worauf durch neue Quer- und Längsteilungen mehrere Etagen aus je 4 Zellen gebildet werden. Davon entwickeln sich, wie bei *Verbascum*, nur

die mittlern weiter zum eigentlichen Endosperm, während die obersten und untersten 4 Zellen von Anfang an eine besondere Gestalt sich aneignen und die Funktion von Haustorienzellen übernehmen. Es kommen so Bilder zu stande, wie ich sie für *Verbascum* gegeben habe. Balicka-Iwanowska bildet für *Scrophularia vernalis* ein baumartig verzweigtes Mikropylhaustorium ab, es scheinen also nicht alle Arten sich gleich zu verhalten. Sie spricht auch nur von zwei Chalazahaustorialzellen, doch halte ich es für wahrscheinlich, daß auch dort deren vier zu finden seien. — Der mittlere Teil des vasenförmigen Embryosackes baucht sich mit der Weiterentwicklung des Endosperms immer mehr aus und wird schließlich zu einem vielzelligen, homogenen Nährgewebekörper, dem an seinem obern und untern Ende noch die Haustorienzellen anhaften, die inzwischen mehr oder weniger zusammengedrückt worden sind, doch immer noch mit dichtkörnigem, braunem Plasma prall gefüllt erscheinen. Im ausgewachsenen Zustande enthält das Endosperm zahlreiche große Stärkekugeln, sowie auch Proteinkörner. Die Zellmembranen sind verdickt, namentlich entwickelt die äußerste Zellschicht eine überaus starke Außenmembran, sie übernimmt also offenbar die Rolle einer Schutzscheide.

Von Interesse ist die Entwicklung der Tapetenschicht. Schon wenn das Integument kaum die Spitze des Nucellushöckers überschritten hat, können mehrere Zellen seiner innern Epidermis deutlich von den andern unterschieden werden (Fig. 14b). Sie vermehren sich mit dem Wachstum des Embryosackes und nehmen an Plasmareichtum zu, beginnen auch allmählich sich quer zur Längsachse zu strecken, sodaß sie zur Zeit der Befruchtung schmal tafelförmiges Aussehen haben, den Embryosack hingegen nicht bis zur Spitze bekleiden (Fig. 15b). Bald nachdem das Endosperm eine Anzahl Zellen gebildet hat, beginnen sie sich zu dehnen und man kann nun genau dieselben Bilder antreffen, wie bei *Verbascum*; zwischen zwei größern befinden sich 1—2 schmalere Zellen. Die größern buchten sich allmählich gegen das Endosperm mehr und mehr aus, es kommt auch hier eine Hügelbildung zu stande. Mit dem Wachstum der Zellen verändert sich auch ihr Inhalt, eine große zentrale Vacuole tritt auf und verdrängt das Plasma auf einen dünnen Wandbeleg, der auch den Zellkern enthält. Zu einer Celluloseschichtbildung wie bei *Verbascum* kommt es nicht; doch wird die schon auf frühern Stadien bemerkbare Cuticula nach und nach dicker und erreicht beim ausgewachsenen Samen beträchtliche Dimensionen. Bachmann hat das gleiche Verhalten der Tapetenzellen auch bei andern Scrophulariaarten festgestellt.

Das Zwischengewebe wird mit der Samenreife nach und nach zusammengedrückt. Nur die Epidermis erhält sich länger, da ihre Zellen an den Innen- und Seitenwänden parallel verlaufende Verdickungsleisten anlegen. Schließlich kommt sie der Tapetenschicht nahe zu liegen und wird von dieser nur noch durch die vom Zwischengewebe herrührenden Membranüberreste getrennt. Auch die Tapetenschicht verschwindet nach und nach; die Seitenwände

ihrer Zellen werden gefaltet und schließlich ganz zusammengedrückt, sodaß die fertige Samenschale nur geringe Dicke erreicht.

### 7. *Veronica chamaedris* L.

Der Embryosack entwickelt sich aus der hintersten von 4 Tetradenzellen, welche von einer einzigen Nucellusschicht umgeben sind (Fig. 16a). Bereits auf dem Vierkernstadium beginnt er sich vorn zu erweitern, sodaß die Kerne hier neben einander, hinten in der Regel hinter einander liegend angetroffen werden (Fig. 16b). Im ausgewachsenen Zustand hat diese vordere Erweiterung ganz beträchtliche Dimensionen erreicht und die angrenzenden Integumentzellen teilweise zerdrückt (Fig. 16c). Der hintere Teil des mit Stärke dicht erfüllten Embryosackes ist hingegen schmal und noch von einer Schicht Nucellusgewebe bekleidet. Er hat sich unter leichter Krümmung eine Strecke weit in das Chalazagewebe eingesenkt und enthält drei relativ große, übereinander gelagerte Antipoden mit stark färbbarem Plasmainhalt. Im erweiterten oberen Teil befindet sich der wohl entwickelte Eiapparat. Der untere der beiden Polkerne wandert früh hinauf und legt sich entweder dem oberen dicht an, sodaß die zusammenstoßenden Wände abgeplattet erscheinen, wie Fig. 16c zeigt, oder bleibt in dessen Nähe frei liegen. Zu einer Verschmelzung der beiden kommt es aber nie; zur Zeit der Befruchtung liegen sie getrennt nahe dem Eiapparat. Sie übertreffen alle übrigen Embryosackkerne bedeutend an Umfang und sind auch, verglichen mit den Polkernen der oben besprochenen Pflanzen, auffallend größer als jene. In einem Fall, wo eben Befruchtung stattgefunden hatte, konnte ich neben dem großen Nucleolus eines Polkerns noch zwei kleinere beobachten. offenbar erfolgte hier ein Ausstoßen von Nucleolarsubstanz (Fig. 2 Taf. I/II). Es wäre denkbar, daß beim Vorhandensein so großer Nucleolen durch das Hinzutreten des Spermakerns ein Überschuß von Nucleolarsubstanz entstände, sodaß ein Teil an das umgebende Plasma abgegeben würde. Wir werden weiter unten noch ähnliche Fälle antreffen.

Durch die zwei ersten Teilungen entstehen nun zunächst zwei Querwände im oberen Teil des schmalen Abschnittes des Embryosackes. Dadurch zerfällt dieser in drei Etagen: in eine obere bauchig erweiterte, welche die Eizelle enthält, eine schmälere mittlere, die nicht ganz so lang als breit ist und eine schmale, ziemlich lange hintere. Die mittlere dieser drei Zellen entwickelt sich allein zum Endosperm. Sie erweitert sich zunächst gleichzeitig mit der untern und zerdrückt den sie bis anhin bekleidenden Nucellusrest, der alsbald vollständig resorbiert wird. Durch zwei Längswände, die sich unter rechten Winkeln schneiden, wird sie in 4 plasmareiche Zellen geteilt, die sich nun rasch zu strecken beginnen und wiederholte Querteilungen erfahren, sodaß das junge Endosperm schließlich mehrere Etagen aus je 4 Zellen darstellt. Es muß ausdrücklich hervorgehoben werden, daß dieses Wachstum des jungen Nährgewebes nicht als ein Hineinwachsen in die untere

oder obere der zuerst gebildeten drei Zellen aufzufassen, sondern lediglich auf eine fortgesetzte Streckung der mittlern Zone zurück-

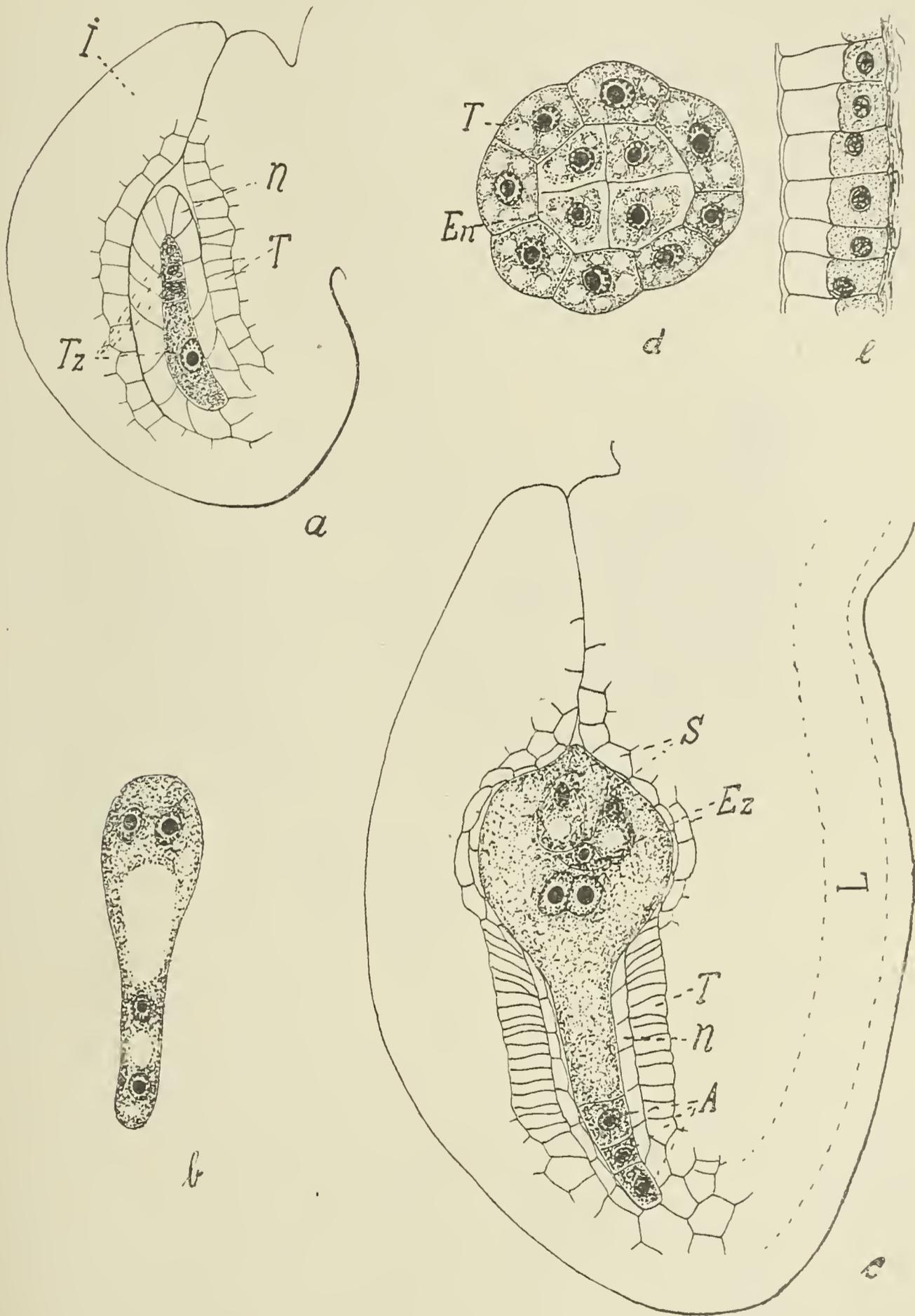


Fig. 16. *Veronica chamaedris*. a) Samenanlage mit vier Tetradenzellen, wovon die unterste sich bereits stark gestreckt hat. — b) Vierkerniger Embryosack. — c) Samenanlage vor der Befruchtung. — d) Junges Endosperm mit Tapetum im Querschnitt. — e) Epidermiszellen. — Vergr. 400.

zuführen ist. Inzwischen haben auch der untere und obere Teil des Embryosackes wesentliche Veränderungen erfahren. Ihre von den zwei ersten Kernteilungen herstammenden Kerne haben nochmals

Teilungen eingegangen, die aber von keiner Wandbildung gefolgt sind. Während oben in der Folge regelmäßig 4 Kerne angetroffen werden können, enthält der untere Teil immer nur 2. Hier sind die drei Antipoden inzwischen verschwunden, sie wurden von der großen Endospermzelle während ihres Wachstums gleichsam aufgefressen. Sowohl die obere, als auch die untere der zwei großen Zellen beginnt sich mit dem Endosperm beträchtlich zu strecken und teilweise auch in die Breite zu dehnen. Doch handelt es sich dabei wiederum weniger um ein Sicheinsenken in das Mikropyl-, respektive Chalazagewebe — ein solches ist zwar nicht zu leugnen und unten ziemlich beträchtlich — als vielmehr um eine Verlängerung

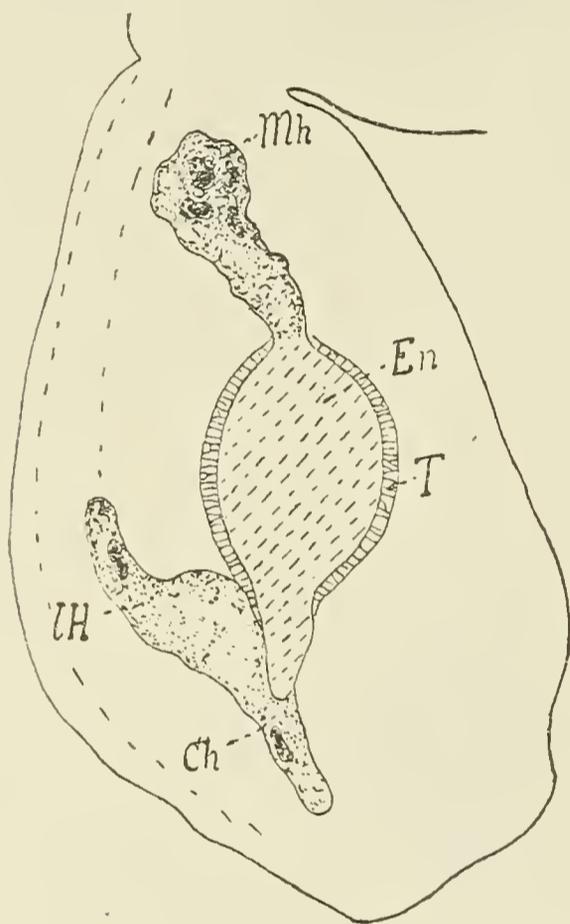


Fig. 17. *Veronica chamaedris*. Samenanlage mit Endosperm und Haustorien.  
— Vergr. 90.

zugleich mit den benachbarten Zellen der Samenanlage. Der anfangs mehr oder weniger kugelig erscheinende obere Teil erhält so nach und nach eine gestreckt kegelförmige Gestalt mit ziemlich unregelmäßiger Oberfläche, deren Spitze gegen das Endosperm, die Basis gegen die Mikropyle gerichtet ist (Fig. 3 Taf. I/II). In dem Maße, als die umgebenden Zellen des Integumentgewebes an Inhalt verlieren und teilweise zerdrückt werden, wächst der Plasmagehalt dieser großen Endospermzellen und nimmt auch an Färbungsvermögen zu. Sehr auffallende Wandlungen machen die Kerne durch. Während sie anfangs sich kaum von den Kernen des eigentlichen Nährgewebes unterscheiden, beginnen sie dieselben alsbald an Größe beträchtlich zu übertreffen, zu eigentlichen Riesenkernen auszuwachsen. Mit dem Zunehmen der Dimensionen ist ein solches der chromatischen Substanz und des Nucleolus verbunden. Erstere tritt in scharfen, relativ großen Körnern hervor, die äußerst begierig Farbstoffe speichern, indes der Nucleolus, wie übrigens auch der ganze Kern mehr oder weniger, ausgeprägt amöboide Form annimmt, abgerundete Fortsätze treibt und sich nicht selten ziemlich tief einschnürt (Fig. 3 Taf. I/II). Zugleich treten in seinem Innern zahlreiche kleinere und größere Vakuolen auf. Diese Veränderungen beziehen sich hauptsächlich auf die 4 Kerne der oberen Zelle, des Mikropylhaustoriums; denn daß es sich bei den beiden Zellen um Haustorien handelt, kann auf Grund der oben beschriebenen Vorgänge nicht mehr bezweifelt werden. Auch das Chalazahaustorium nimmt bald andere Form an und treibt unmittelbar unter den letzten Tapetenzellen einen starken seitlichen Auswuchs gegen die Raphe hin, der unter einem spitzen Winkel nach oben wächst, dem Leitungsstrang

entgegen (Fig. 17). Von den beiden Kernen wandert entweder nur der eine in diesen Seitenarm ein, indes der andere im primären Teil zurückbleibt, oder beide können in der Aussackung angetroffen werden, sei es gegen die Spitze hin oder weiter zurück an den Seitenwänden. Das in beiden Haustorien stark färbbare Plasma bietet während der ersten Entwicklung den Anblick einer dickflüssigen, stark körnigen Masse, die namentlich an der Peripherie intensiv Farbstoffe speichert. Auf späteren Stadien beginnt sich jedoch ihr Aussehen zu verändern. In der Mikropylpartie treten zahlreiche kleine Vakuolen auf, deren Zahl nach und nach zunimmt, bis die ganze Plasmamasse ein einziges, zierlich gebautes Maschenetz darstellt, dessen feine Stränge viele kleine Körnchen enthalten. Zugleich erfolgen wichtige chemische Umwandlungen: in den Plasma-

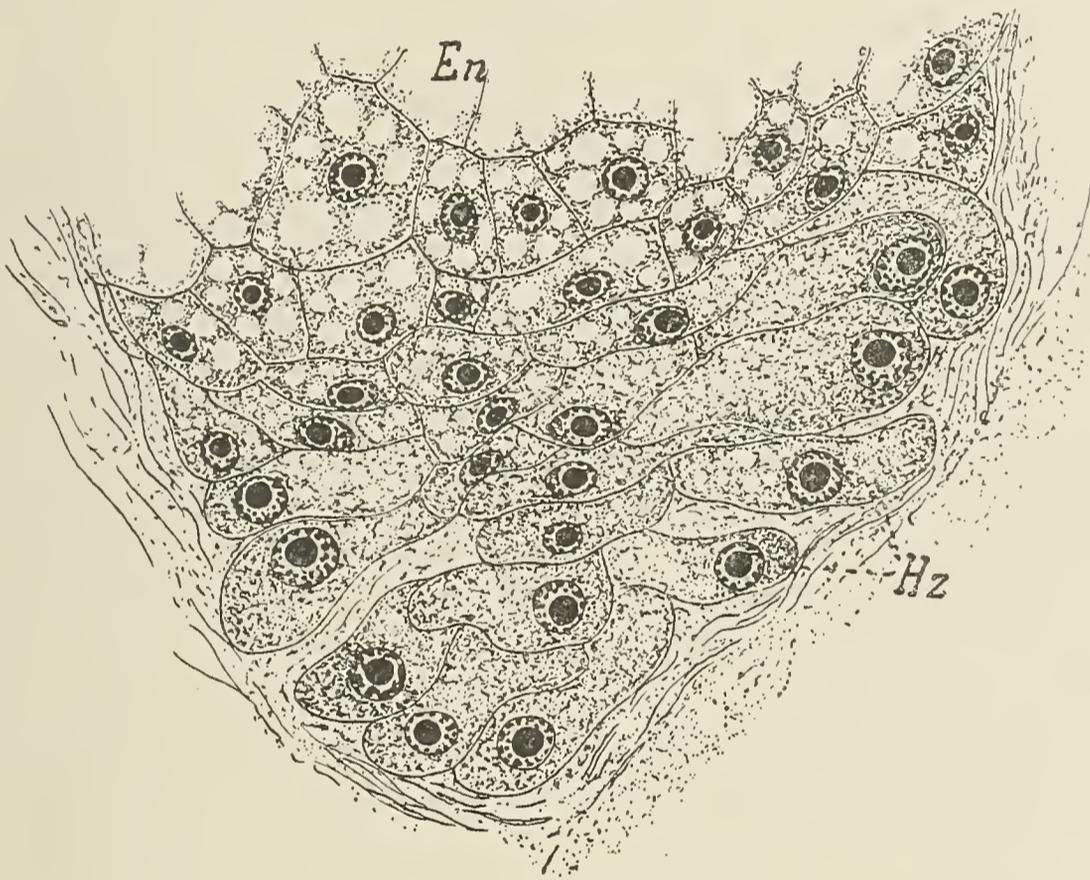


Fig. 18. *Veronica chamaedris*.

Chalazapartie des Endosperms mit Haustorialzellen. — Vergr. 400.

strängen beginnt sich allmählich ein feines Zellulosebalkennetz herauszubilden. Diese Veränderungen in der Struktur des Haustoriumplasmas finden aber nur in der Mikropylzelle statt, im Chalazahaustorium tritt hingegen bald eine Abnahme des Plasmas ein; es wird durch große Safräume ersetzt. Gleiche Unterschiede machen sich auf diesem Stadium auch in der Gestalt der Kerne geltend. Im Mikropylhaustorium nehmen diese eine Zeit lang noch ziemlich an Größe zu, doch ändert sich dabei das Aussehen der Chromatinkörner. Diese verlieren ihre scharfe Umgrenzung, nehmen mehr und mehr eine flockige Gestalt an und sammeln sich an der Peripherie der Kerne (Fig. 4 Taf. I/II). Die vorher amöbenartigen Rieskerne bekommen allmählich ein stark zerklüftetes, gelapptes Aussehen und zerfallen schließlich in mehrere Teilstücke. Schon vorher ist eine Fragmentation der Nukleolen eingetreten, derart, daß man

in einem Kern neben größeren, zahlreiche Vakuolen enthaltenden und oft die abenteuerlichsten Formen aufweisenden Kernkörperchen meist noch mehrere kleinere antreffen kann. Auch die Kerne des Chalazahaustoriums nehmen in späteren Stadien an Chromatingehalt ab und verlieren ihre starke Färbbarkeit. Doch zeigen sie keine auffallenden Formveränderungen und scheinen auch nicht zur Fragmentation zu schreiten.

Bald nachdem das Endosperm eine Anzahl vierzelliger Etagen gebildet hat, treten in denselben neue Längswände auf und es beginnt allmählich in einer mittleren Zone stärker in die Querrichtung zu wachsen und erhält so eine ellipsoidische Form. Bis dahin folgt es stets dem Wachstum der Tapetenschicht und wird überall von dieser bedeckt, ausgenommen zu oberst und zu unterst, wo die Haustorien abgehen. Die Zellen dieser Schicht, die von Anfang an nur den schmalen Teil des Embryosackes bekleideten (Fig. 16c), befinden sich fortwährend in lebhafter Teilung, und zwar erfolgt diese nicht nur in der Längs- und Querrichtung, sondern, wie es scheint, hie und da auch in der Richtung nach der Peripherie hin. Ihr Lumen nimmt dadurch nach und nach kleinere Dimensionen an. Auf einem gewissen Punkte der Entwicklung beginnt nun das Endosperm das Wachstum der Tapeten zu überflügeln und in das Chalazahaustorium hineinzudringen (Fig. 17). Bald nehmen seine untersten Zellen eine von den anderen abweichende Gestalt an: sie werden aufgetrieben, verlängern sich schlauchartig und drängen sich zwischen das umgebende, bereits stark degenerierte Gewebe ein. Dabei wachsen ihre Kerne ziemlich beträchtlich, erhalten größere und zahlreichere Chromatinstücke und auch umfangreichere Nukleolen und lagern sich nicht selten ganz gegen die Peripherie hin (Fig. 18). Auch das Plasma nimmt an Masse zu und färbt sich intensiver, indes die Vakuolen zugleich kleiner werden. All dies deutet darauf hin, daß es sich hier um Haustorialzellen handelt, wie sie Lang (46) für *Byblis gigantea* und Billings (8) für gewisse Globulariaceen nachgewiesen haben. Auch dort sprossen solche plasmareiche Endospermzellen an der Mikropyle und Chalaza nach allen Richtungen hyphenartig in das Gewebe ein. An der Mikropyle konnte ich freilich kein solches Phenomen beobachten, da das Endosperm sich nicht über die Tapeten hinaus verlängert und daher ein seitliches Auswachsen so wie so unmöglich ist, weil das kutinisierte Tapetum dem Endosperm einen namhaften Widerstand entgegensetzt. Allerdings wäre die Möglichkeit gegeben, daß oberste Endospermzellen sich in das Mikropylhaustorium hinein verlängern könnten; warum dies nicht erfolgt, kann nicht mit Sicherheit entschieden werden. Es wäre denkbar, daß die zu dieser Zeit bereits begonnene Zellulosebalkenbildung ein Hindernis bilden würde, und daß vielleicht, da die Nahrungszufuhr von dieser Seite her jedenfalls keine starke mehr ist, der, wie ich vermute, das Auswachsen der Zellen verursachende Reiz fehlt. —

Die Zellen des Integumentgewebes zeigen mit Ausnahme der Tapetenschicht und der Epidermis kein besonderes Verhalten. Sie strecken sich mit dem Wachstum des Endosperms und verlieren

mehr und mehr ihren Inhalt. Ihre Membranen beginnen zu kollabieren, das Zwischengewebe wird zusammengedrückt. Augenfällig verhält sich die Epidermis. Zur Zeit der Befruchtung bildet sie einen regelmäßig gebauten Gewebemantel, dessen Zellen ebenso inhaltsreich sind wie die Tapetenzellen, sich aber von diesen durch mehr isodiametrische Form unterscheiden. Sie teilen sich noch eine Zeit lang und beginnen sich dann etwas zu dehnen. Ihre Außenmembranen verdicken sich mehr und mehr und nehmen gallertartigen Charakter an, wobei eine Schichtung stets deutlich erkennbar ist. Diese Art der Membranverdickung der Epidermiszellen (Fig. 16e) scheint vielen Veronicaarten eigen zu sein; so gibt sie Bachmann für *V. triphyllus*, *crinita*, *gentianoides*, *prostrata*, *austriaca* und viele andere an, während eine ganze Anzahl Verdickungen in Form von Leisten auf den Innen- und Querwänden der Epidermiszellen aufweist.

### 8. *Veronica hederifolia* L.

*V. hederifolia* ist ihrer interessanten Entwicklungsgeschichte wegen schon oft Gegenstand der Untersuchung geworden. Bereits zu Anfang und in der Mitte des vorigen Jahrhunderts haben Aug. de St. Hilaire, Planchon, Schleiden<sup>1)</sup>, Tulasne (86) und Hofmeister (35) sich mit ihr mehr oder weniger intensiv beschäftigt. Eine eingehende Untersuchung widmeten ihr aber, nachdem Chatin (11) noch einen Versuch zur Klarlegung der bei der Entwicklung sich vollziehenden Umwandlungen, bei dem aber nichts Wesentliches herauskam, gemacht hatte, erst Bachmann (4) und Buscalioni (9). Nichtsdestoweniger wählte ich die Pflanze nochmals als Untersuchungsobjekt, von dem Gedanken ausgehend, daß angesichts der bei den einzelnen Autoren oft ziemlich auseinandergelassenen Ansichten eine Bestätigung oder Nichtbestätigung derselben nur erwünscht sein könne, und daß, wie ja die Erfahrung so oft lehrt, auch bei mehrmaliger Untersuchung immer wieder etwas Neues zu Tage gefördert wird. —

Zu einer Zeit, da das Integument bereits bis zur Spitze des Nucellushöckers vorgewachsen ist, findet man die Archesporozelle immer noch ungeteilt. Die beiden ersten, rasch aufeinander folgenden Teilungen zerlegen sie in eine Reihe von 4 Zellen, von denen die hinterste sich zum Embryosack entwickelt. Dieser ist schon vor der Befruchtung mit Stärke ganz vollgepfropft und unterscheidet sich von demjenigen der vorher besprochenen Art dadurch, daß dem zwar auch etwas breiteren vorderen Teil jene bauchige Erweiterung fehlt. Es kommt auch hier nicht zu einer Verschmelzung der großen Polkerne, diese liegen dicht nebeneinander und berühren sich etwa mit etwas abgeplatteten Seiten. Antipoden finden sich in Dreizahl im hinteren schmälern Ende des Embryosackes übereinander gelagert. Sie sind von relativ beträchtlicher Größe und reichlich mit Inhalt erfüllt, überdauern jedoch die Befruchtung nicht, sondern verschwinden kurz nach dem Auftreten der ersten Querwand. Der

<sup>1)</sup> Zitiert bei Bachmann (4).

unbefruchtete Embryosack ist fast vollständig von der Tapetenschicht bekleidet, nur die oberste Partie weist keine Tapetenzellen auf.

Nach der Befruchtung treten im mittleren Teil des Embryosackes rasch nacheinander 2 Querwände auf, welche den Embryosack in 3 Etagen zerlegen, von denen die mittlere die geringste Höhe besitzt. Diese liefert das Endosperm, welches zunächst aus mehreren Lagen von je vier Zellen besteht (Fig. 19). Die Tapeten

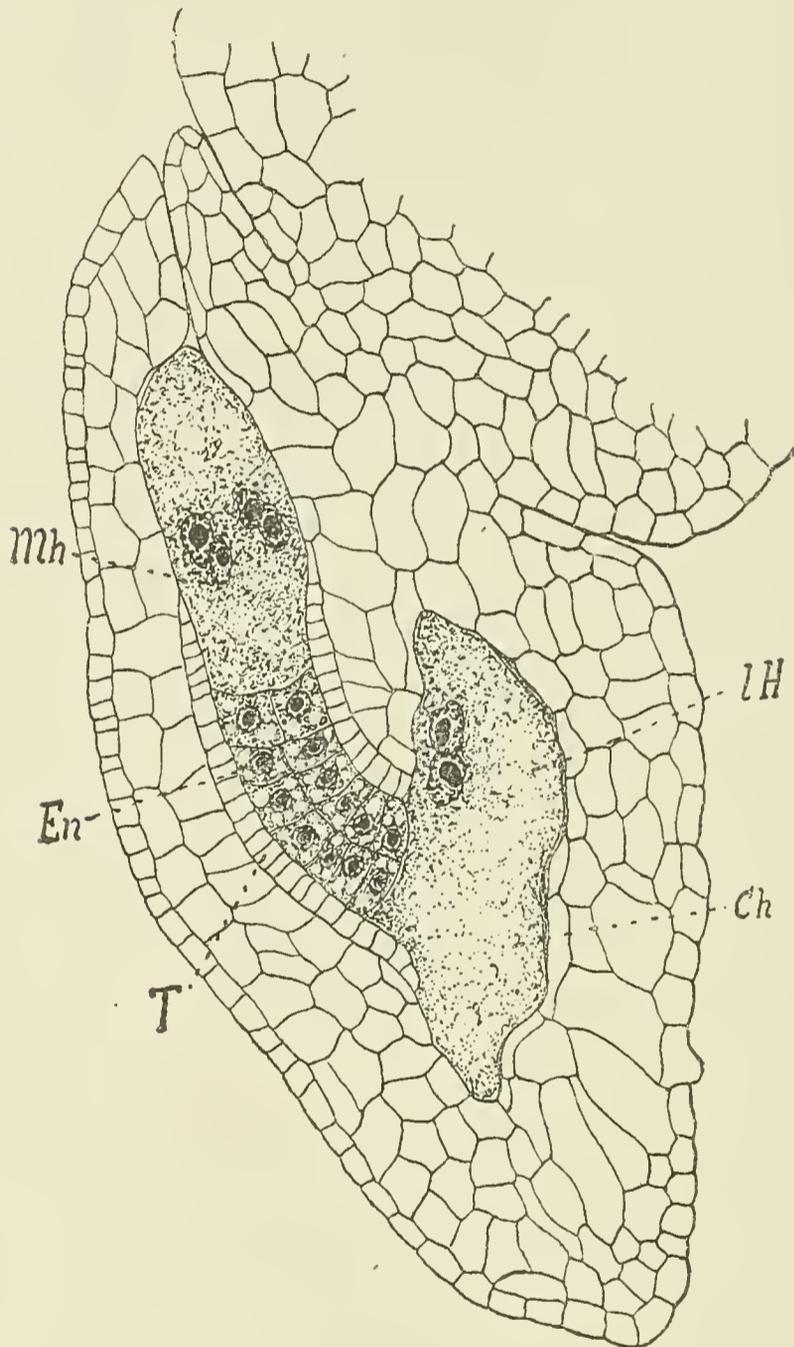


Fig. 19. *Veronica hederifolia*. Samenanlage mit jungem Endosperm. — Vergr. 210.

fangen mit Beginn der Endospermentwicklung an, eine sehr lebhaft Teilungstätigkeit zu entfalten, die jedoch auf den verschiedenen Seiten alsbald eine wesentliche Änderung erfährt, in dem Sinne, daß die der Raphe direkt gegenüberliegenden äußeren Tapetenzellreihen die inneren, der Raphe zugekehrten, alsbald an Zahl der Zellen übertreffen und dank ihrer fortgesetzten Teilungstätigkeit in kurzem mehr als doppelt so lang erscheinen als jene. Dieser intensiveren Teilungstätigkeit der Tapetenzellen der äußeren Seite folgen auch die zwei ihnen direkt anliegenden Zellreihen des Endosperms. Die Konsequenz dieser ungleichen Teilungen ist eine mehr und mehr zu Tage tretende Nachaußenkrümmung des Nährgewebes und damit des ganzen Samens, welche mit der weitergehenden Quer- und Längsteilung der Endospermzellen beständig zunimmt und schließlich

einen auffallend starken Grad erreicht (Fig. 20 a). Während dessen hat sich auch das Aussehen der obersten und untersten der drei ursprünglichen Endospermetagen verändert, beide haben den Charakter von Haustorien angenommen und sind keine weiteren Teilungen eingegangen. Die Zahl der Kerne ist eine verschiedene: während im Mikropylhaustorium ziemlich regelmäßig vier Kerne angetroffen werden, enthält das Chalazahaustorium immer nur deren zwei. Die Angaben Buscalionis über 1 Kern oder mehrere fragmentierte

sind also dementsprechend zu modifizieren. Das Mikropylhaustorium bleibt noch eine Zeit lang unverändert, streckt sich nur etwas mit dem Wachstum der begrenzenden Schichten.<sup>1)</sup> Das Chalazahaustorium dagegen treibt bald eine starke seitliche Ausbuchtung, die unmittelbar unter den Tapetenzellen ihren Ursprung nimmt und unter einem spitzen Winkel in der Richtung des Leitungsstranges nach oben wächst (Fig. 19). *V. hederifolia* verhält sich also bis dahin in Bezug auf die Haustorienbildung ganz gleich wie *V. chamaedris*. Nun tritt aber bald ein wesentlicher Unterschied gegenüber jener hervor. Das Mikropylhaustorium beginnt nämlich auf einem gewissen Stadium über die Mikropyle vorzustößen und sich dem Funiculus unter teil-

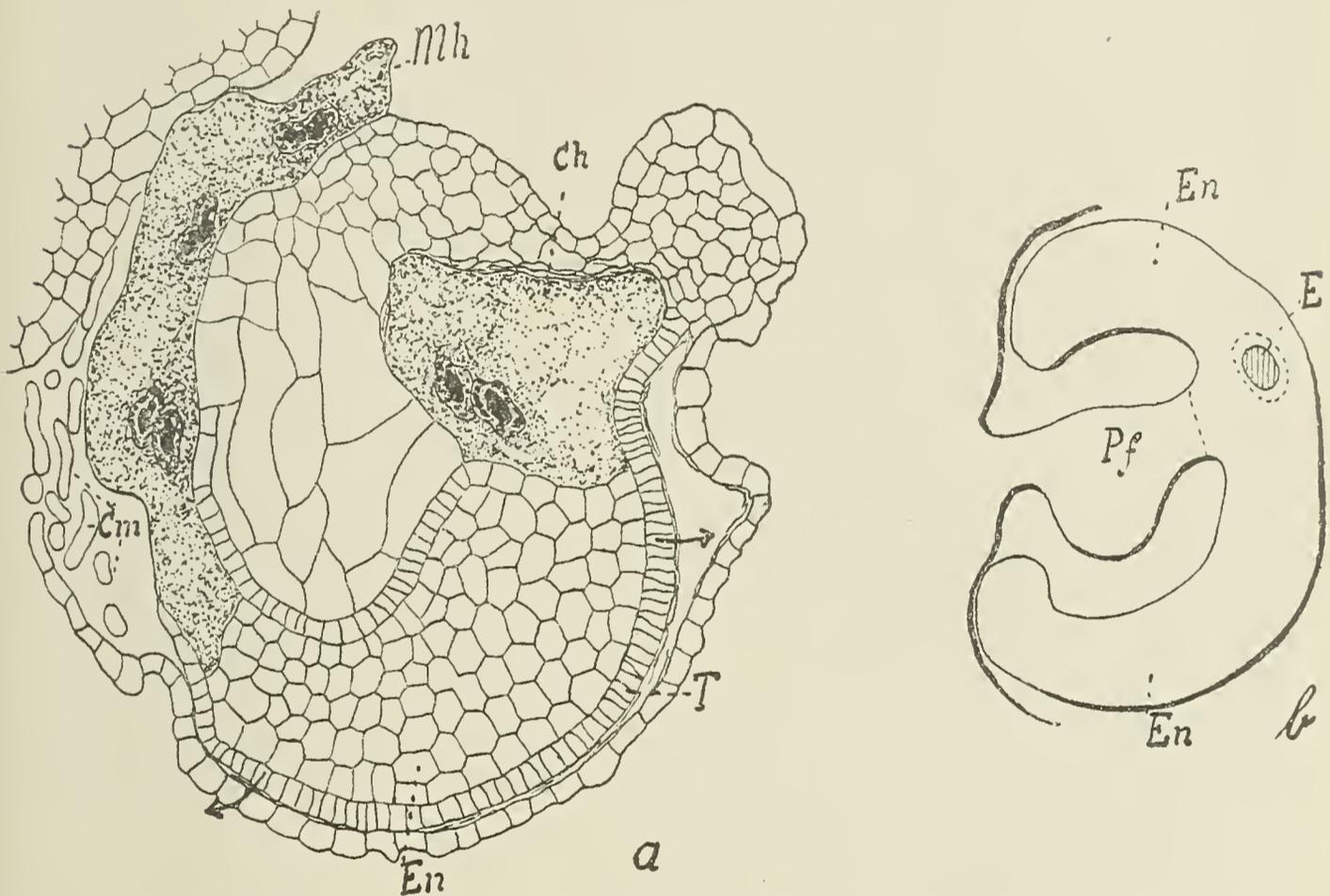


Fig. 20. *Veronica hederifolia*. a) Endosperm mit Haustorien im „primären Stadium“. — b) Same. — Vergr. a = 150; b = 15.

weiser Verbreiterung anzulegen. Es umschließt ihn nach und nach zum großen Teil und legt sich infolge seines starken Wachstums in eine Anzahl Falten, so daß es an dieser Stelle nicht selten den Anblick einer aus vielen Blasen zusammengesetzten Wucherung darbietet. Schon früh nehmen die Kerne beider Haustorien beträchtlich an Größe zu und weisen ähnliche Hypertrophien auf, wie ich sie für die vorhergehende Art besprochen habe. Mit fortschreitender Entwicklung tritt auch hier Fragmentation ein, und zwar hauptsächlich bei den Kernen des Mikropylhaustoriums. Dieses verändert auch bald nachdem es sich dem Funiculus angelegt hat, seine Plasma-

<sup>1)</sup> Bachmann gibt an, dasselbe verlängere sich sofort in die Mikropyle hinein. Dies ist nicht ganz richtig, es erfolgt zuerst nur eine einfache Streckung in diesem Teil, wie in der Endospermzone, der Abstand von der Mikropyle bleibt aber vorläufig noch derselbe.

struktur. An Stelle der vielen körnigen Plasmastränge bildet sich allmählich ein feines Zellulosebalkennetz aus, das beständig an Zahl und Dicke der einzelnen Stränge zunimmt. Diese erfahren hauptsächlich auf den peripheren Partien, wo auch eine ziemlich starke Membran vorhanden ist, eine reichliche Ausbildung. Auf Schnitten kann man mit Leichtigkeit erkennen, daß die einzelnen Balken eine von der Peripherie gegen das Innere sich erstreckende, mehr oder weniger radiale Lage einnehmen und an ersterer meist stärker verdickt sind; dazwischen treten zahlreiche Anastomosen auf. Diese Art und Weise der Anordnung des Balkennetzes scheint mir auf eine mechanische Funktion desselben hinzudeuten, und eine solche wäre ja hier vollständig angebracht, da es sich um frei liegende, zarte, des Schutzes ziemlich bedürftige Organe handelt. Im Chalazahaustorium konnte ich, wie auch Buscalioni (9), keine Zellulosebalken vorfinden. Es bleibt lange mit dichtem, stark färbbarem, körnigem Plasma erfüllt. Buscalioni (9) versuchte eine Erklärung für das Vorkommen, respekt. Nichtvorkommen eines Zellulosebalkennetzes in den beiden Haustorien zu geben (S. 8): „Questo fatto che a primo aspetto sembra strano, trova la sua spiegazione nella circostanza che l'estremità calaziale, durante il suo sviluppo, non avendo da superare notevoli resistenze da parte del tegumento, non fabbrica i filamenti celluloseici, i quali invece abbondano nell'estremo micropilare che da parte del tegumento e delle pareti ovariche trova un forte impedimento alla sua espansione“. Doch scheint mir diese Erklärung nicht zuzutreffen, denn das Haustorium bildet erst ein Balkenwerk aus, wenn es das Gewebe längst durchbrochen, also keinen Widerstand mehr zu überwinden hat; umgekehrt bleibt bei manchen Pflanzen, z. B. *Veronica chamaedris*, *Pedicularis* usw. das Mikropylhaustorium während seiner ganzen Entwicklung im Gewebe eingeschlossen, und doch kommt darin Zellulosebalkenbildung vor, aber immer auf späten Stadien.

Während der Entwicklung des Endosperms sind auch starke Umwandlungen im Integument erfolgt. Seine Zellen beginnen sich nach der Befruchtung schnell zu leeren und stark zu dehnen. Bald sind diejenigen auf der äußeren Seite der Samenanlage fast vollständig zerdrückt, mit Ausnahme der Epidermis, die noch eine Zeit lang dem Wachstum durch Teilung Folge leistet. Die zwischen dem Endosperm und der Raphe gelegenen Zellen erhalten sich ebenfalls länger, erfahren aber durch das Auswärtskrümmen des Nährgewebe-körpers eine ganz gewaltige Streckung, so daß sie die angrenzenden Tapetenzellen oft um mehr als das zehnfache an Größe übertreffen. Mit der Resorption der äußeren, der Raphe abgewendeten Integumentzellen kommt die Epidermis nach und nach direkt an die Tapetenschicht zu liegen und ist von dieser nur noch durch die Überreste der zusammengedrückten Integumentzellen getrennt. Bereits nehmen ihre Zellen auch unregelmäßige Form an, dehnen sich und verlieren mehr und mehr ihren Inhalt, wölben sich auch etwa nach außen vor und fallen teilweise aus dem Verbande heraus (Fig. 20a). Eine ganz eigentümliche Veränderung geht jedoch mit den Epidermiszellen in der Nähe des Funiculus vor. Diese fangen an, zu langen

Schläuchen auszuwachsen, die sich wie Pilzhyphen ineinander schlingen und einen dichten Filz um diesen Teil der Samenanlage bilden, es entsteht der sogenannte „corps mousseux“ (cm Fig. 20a), den bereits Aug. de St. Hilaire beobachtet hat, dessen morphologische Wertigkeit aber erst von Bachmann richtig erkannt worden ist. Der „schaumige Körper“ fristet jedoch nur ein kurzes Dasein, seine Zellen schrumpfen bald zusammen und trocknen mit der weiteren Entwicklung des Endosperms ein.

Die nun folgenden, durch die besondere Art und Weise des Wachstums bedingten Veränderungen des jungen Samens führen zu einer vollständigen Wandlung seiner Form. Mit der zunehmenden Krümmung des Endosperms beginnt nämlich dasselbe sich auf seiner äußeren Seite, d. h. der konvexen, allmählich auszubauchen, und zwar erfolgt diese Ausbauchung zuerst in der Gegend des Chalazahaustoriums und setzt sich dann in die Region, wo das Mikropylhaustorium vom Nährgewebe abgeht, fort. Es muß also in diesen Richtungen eine intensivere Teilungstätigkeit sich entwickeln, die über die beiden Ansatzstellen der Haustorien hinaus rings um das auf dem „primären Stadium“<sup>1)</sup> angelangte Endosperm einen Gewebewulst erzeugt. Dieser wächst immer mehr in der Richtung der in Fig. 20a angedeuteten Pfeile vom „primären“ Endospermkörper weg und bildet so schließlich um denselben einen elliptischen Wall, der mit fortschreitendem Wachstum sich mehr und mehr erhebt und sich über den ersteren zurückkrümmt. So kommt die für viele Veronicaarten so charakteristische Muschelform der Samen zu stande. Mit dem Wachstum in diesen ringförmigen Partien ist aber noch ein solches im „primären“ Endosperm verbunden. Wie wir gesehen haben, sind die beiden die Haustorien tragenden Teile des Gewebes ursprünglich an seinen Enden gelegen, durch die Wachstumsvorgänge werden sie aber nach innen gerückt. Die an das Chalazahaustorium angrenzende Endospermpartie, die sich schon auf dem Stadium von Fig. 20a vor der Mikropylregion durch ihre Größe auszeichnet, streckt sich in der Folge sowohl in die Quere als auch in die Länge, indem ihre Zellen sich in diesen Richtungen teilen und später auch teilweise strecken. Infolgedessen hebt sich dieser Teil des Endosperms bald als ein ziemlich mächtiger Gewebestrang vom übrigen Nährgewebe ab wie etwa ein Stiel von einem stark gekrümmten Schild. Er macht so ganz den Eindruck eines Nabelstranges und wird daher auch von Bachmann „großer Funiculus“ genannt. (Besser wäre wohl die Bezeichnung großer „Pseudofuniculus“.) Gleichzeitig erlangt auch der an das Mikropylhaustorium angrenzende Endospermteil eine genau gleiche Ausbildung, erreicht jedoch bei weitem nicht die Stärke des „großen Pseudofuniculus“. Der muschelförmige Same ist also mit zwei Stielen versehen, einem großen und einem kleinen, die ursprünglich den beiden Enden des „primären“ Endosperms angehörten und von denen die Haustorien

<sup>1)</sup> Ich gebrauche den Ausdruck „primäres Stadium des Endosperms“ für das in Fig. 20a abgebildete Nährgewebe, das also eben vor Beginn der eigentümlichen Formveränderungen steht.

abgehen. Meine Darstellung der Entwicklung des „großen Pseudofuniculus“ deckt sich mit der von Bachmann gegebenen nicht vollständig. Während er ihn als durch Ausbauchung des Endosperms gegen die Raphe hin entstanden beobachtet haben will, konnte ich nur eine Verschiebung des Chalazateils des „primären“ Endosperms nach der konkaven Mitte der Muschel konstatieren, derart, daß der Chalazateil selbst zum „großen Pseudofuniculus“ wird, gerade wie aus dem Mikropylteil der „kleine Pseudofuniculus“ hervorgeht. — Die Zellen der zwei „Pseudofuniculi“ verändern sich mit Beginn der Samenreife, nicht nur, was die Form, sondern auch, was den Inhalt anbetrifft. Dieser verschwindet mehr und mehr, die Zellen strecken sich dabei stark, namentlich die weiter von der Endosperm-muschel entfernten. An der Abgangsstelle des „Pseudofuniculus“ macht sich eine Trennungsschicht bemerkbar, indem die dem Funiculus angehörenden Zellen sich strecken und entleeren, während die angrenzenden Zellen des Körpers ihre polyedrische Form beibehalten und dicht mit Plasma erfüllt bleiben. Zudem kann bei beiden Funiculi an ihren Ansatzstellen eine leichte Einschnürung beobachtet werden, es ist die Zone, wo der fertige Same sich später abtrennt.<sup>1)</sup> Die Zellen des Endospermkörpers enthalten eine Menge relativ großer Stärkekörner und beginnen auch allmählich ihre Membranen zu verdicken, namentlich zeichnet sich die Außenwand der Endospermepidermis durch ihre Dicke aus, sie dient unzweifelhaft zur Festigung des Samens. Dieser entbehrt jeder weiteren schützenden Zellschichten, seine Samenschale ist also sehr reduziert und besteht in reifem Zustande nur noch aus den Resten der Tapetenzellen und weniger anderer Integumentzellen. Erstere begleiten das Endosperm während seiner ganzen Entwicklung und bekleiden es ringsum, ausgenommen natürlich die Stellen, wo die Haustorien abgehen. Sie behalten also ihre Teilungsfähigkeit außerordentlich lange bei, erinnern auch stets in ihrem Aussehen von plasmareichen Zellen an ihren Ursprung, werden aber schließlich doch auch auf ein dünnes Häutchen zusammengedrückt, nachdem sie vorher noch an ihren Innenwänden eine deutliche Cuticula erzeugt haben. Die im „primären“ Stadium noch vorhandene Epidermis ist unterdessen längst verschwunden (Fig. 20b).

Der Embryo schlägt wie bei den übrigen bisher besprochenen Pflanzen eine normale Entwicklung ein. Im reifen Samen ist er der Mitte der Endosperm-muschel eingebettet.

### 9. *Digitalis purpurea* L.

R. von Wettstein (91) teilt in Englers „Natürl. Pflanzenfamilien“ *Veronica* und *Digitalis* derselben § *Digitaleae* der Unterfamilie *Rhinanthoideae* zu. Die Samenentwicklung der beiden Gattungen weist aber, wie wir sehen werden, zum mindesten auf eine entferntere Verwandtschaft hin. —

<sup>1)</sup> In Fig. 20b ist diese Trennungsschicht beim „großen Pseudofuniculus“ (Pf) durch die gestrichelte Linie angedeutet. Der „kleine Pseudofuniculus“ ist hier nicht sichtbar.

Die äußerst zahlreichen Samenanlagen entspringen an der großen Wucherungen in die Fruchtknotenächer bildenden, scheidewandständigen Placenta. Sobald das Integument die Spitze des Nucellushöckers erreicht hat und sich zu schließen beginnt, schickt sich die Archespore zur Teilung an. Ihr Kern nimmt an Größe zu, der Kernfaden wird deutlich. Von den aus den zwei ersten Teilungen hervorgehenden vier Embryosackzellen entwickelt sich wiederum die hinterste zum Embryosack (Fig. 21). Die dabei auftretenden Chromosomen sind kurz, wurstförmig gebogen (Fig. 6 Taf. I/II). Der Fruchtknoten hat auf diesem Stadium eine gegenüber den meisten oben besprochenen Pflanzen beträchtliche Größe erreicht; die besten Bilder kann man auf Querschnitten durch denselben erhalten. Die Entwicklung des Embryosackes erfolgt in normaler Weise; in ausgewachsenem Zustande hat er ansehnliche Länge erreicht und ist im vorderen Drittel bauchig erweitert, doch nicht so stark wie bei *Veronica chamaedris* (Fig. 22 a). Der aus der Vereinigung der beiden

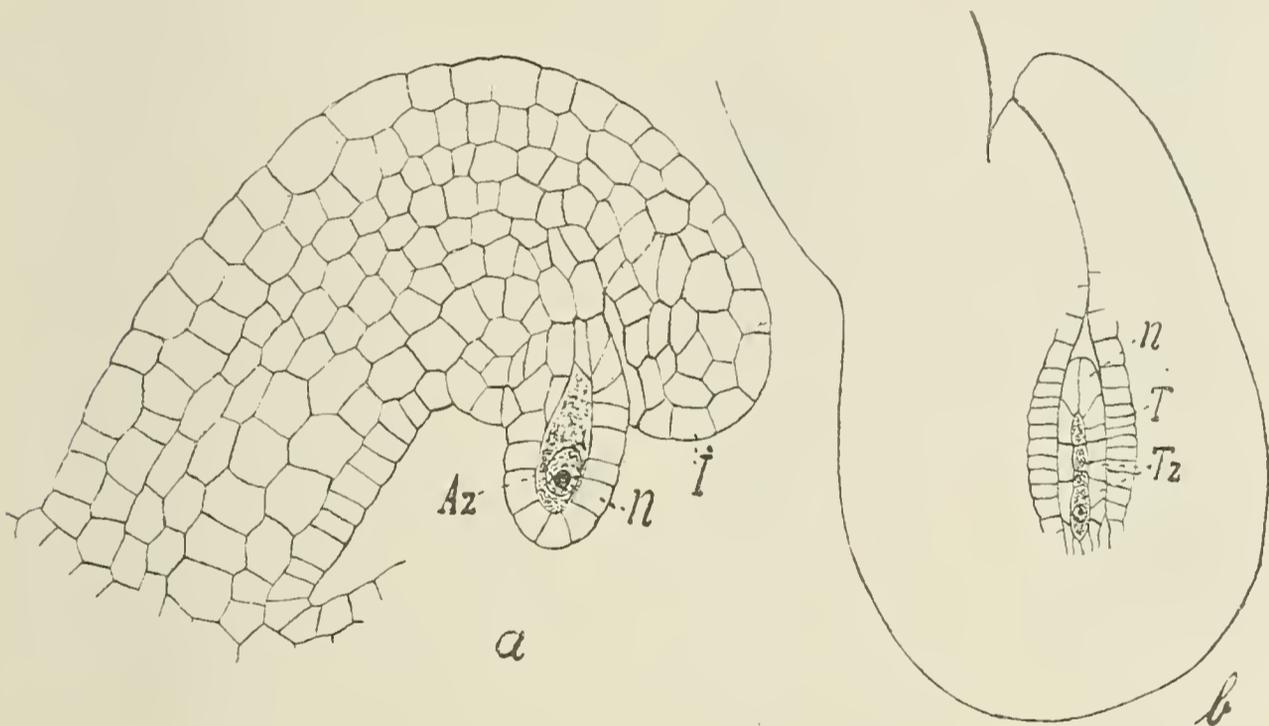


Fig. 21. *Digitalis purpurea*. a) Samenanlage im Archesporstadium. —  
b) Desgl. im Tetradenstadium. — Vergr. 400.

Polkerne hervorgehende primäre Endospermkern liegt meist im Anfangsteil der Erweiterung und übertrifft die übrigen Kerne bedeutend an Größe; ebenso fallen die Dimensionen seines Nucleolus auf. Balicka-Iwanowska (5) hat das Verhalten des primären Endospermkerns in Bezug auf die zeitlichen Verhältnisse durchaus unrichtig dargestellt. Sie beschreibt seine Wanderung gegen die Eizelle, wie wenn sie erst nach der Befruchtung stattfinden („La fécondation une fois effectuée . . .“) und der Kern alsdann in irgend einer Beziehung zur Ernährung der befruchteten Eizelle stehen würde (S. 49): „celle-ci (die Eizelle) une fois fécondée réclame une nutrition plus abondante et il semble que c'est justement le noyau endospermique qui est appelé à remplir ici un rôle correspondant“. Die ganze Wanderung gegen die Eizelle erfolgt vor der Befruchtung und hat offenbar nur den Zweck, die Vereinigung mit

dem Spermakern zu erleichtern; nach derselben begibt sich der Kern sofort wieder zurück. Daß er während dieser kurzen Zeit seines Aufenthaltes neben der unbefruchteten Eizelle in einer ernährungsphysiologischen Beziehung zu dieser stehe, muß bezweifelt werden. — Zur Zeit der Befruchtung finden sich die Antipoden bereits als in Degeneration übergegangen oder gar nicht mehr, obschon sie eine relativ gute Ausbildung erreichen, nicht bloße „vestigies“ darstellen, wie Balicka-Iwanowska erwähnt. Die Zellen der Tapetenschicht unterscheiden sich früh von den übrigen Integumentzellen und folgen dem Embryosack während seines Wachstums beständig, reichen aber nur bis zur Erweiterung.

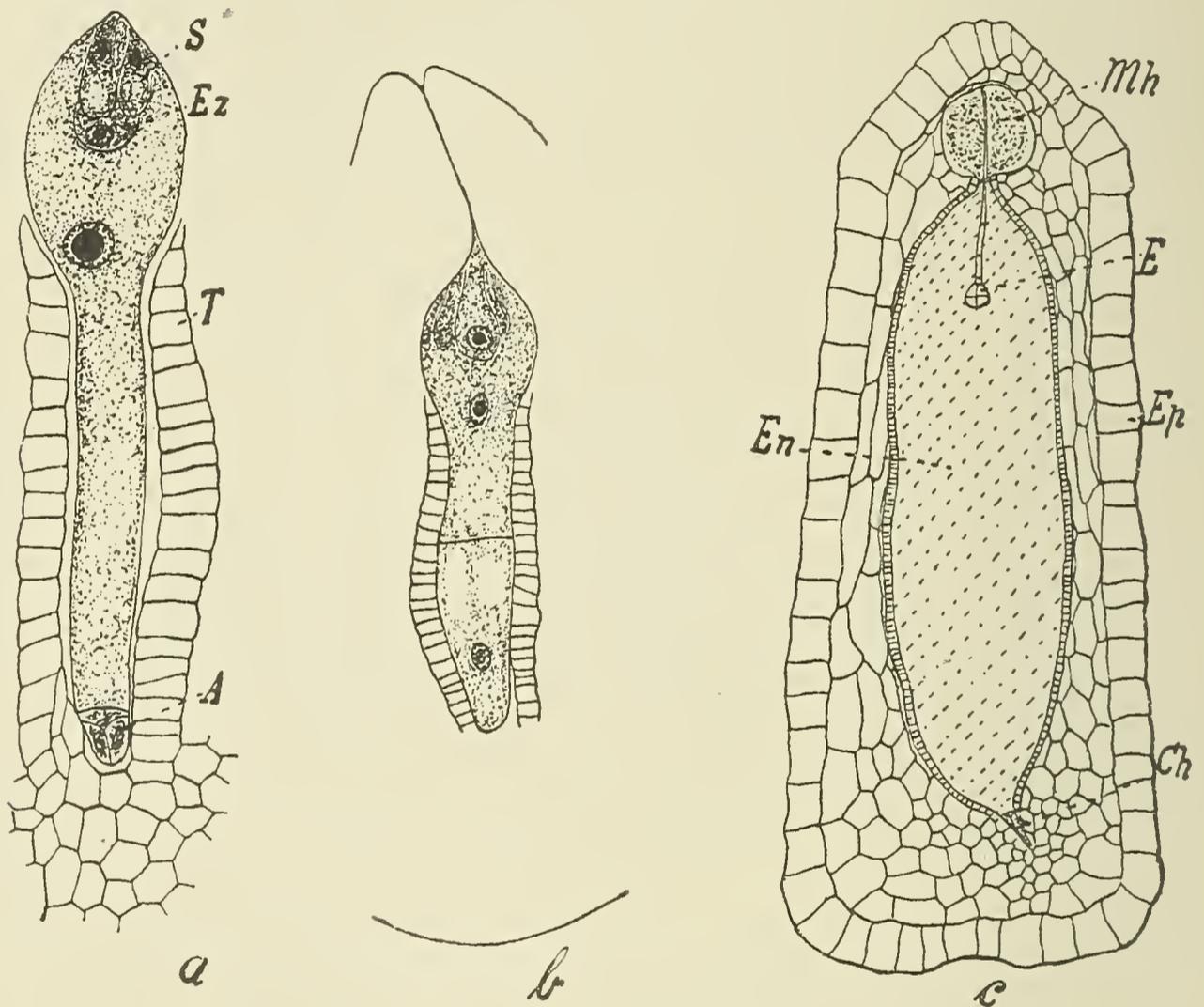


Fig. 22. *Digitalis purpurea*. a) Embryosack vor der Befr. — b) Nach der ersten Endospermteilung. — c) Same. Vergr. a=400; b=210; c=70.

Die Vereinigung eines Spermakerns mit dem primären Endospermkern konnte in einem Falle deutlich beobachtet werden. Wie Fig. 7 Taf. I/II zeigt, ist der Spermakern schwach gekrümmt und liegt dem bedeutend größeren Embryosackkern auf der Unterseite an. Beide haben sich schon eine Strecke weit vom Eiapparat entfernt, befinden sich aber immer noch innerhalb der Erweiterung des Embryosackes. Die Verschmelzung des anderen männlichen Kerns mit dem Eikern konnte leider nicht festgestellt werden, da der Eiapparat nach erfolgter Pollenschlauchentleerung fast immer dichtes, braunes Plasma enthält. Die erste Teilung des primären Endospermkerns erfolgt in der Mitte des Embryosackes, also im schmäleren Teil und nicht, wie Balicka-Iwanowska angibt, in

der Erweiterung. Nach dieser ersten Querteilung scheinen meist unten und oben zwei Längswände angelegt zu werden, und erst auf diese folgen in jeder der so entstandenen 8 Zellen wieder Querteilungen. Von der weiteren Entwicklung des Endosperms bleiben früh die 4 an der Mikropyle und an der Chalaza gelegenen Zellen ausgeschlossen; sie nehmen den Charakter von Haustorialzellen an und erweitern sich, wie auch die 4 Reihen Endospermzellen, leicht, so daß der Embryosack schwach vasenförmige Gestalt annimmt. Während der nun folgenden starken Ausbreitung des Endosperms beginnen sich die 4 an der Mikropyle gelegenen Haustorialzellen mächtig zu entfalten und stark Plasma zu speichern (Fig. 22c und Fig. 8 Taf. I/II). Die angrenzenden Integumentzellen werden teilweise zerdrückt, teilweise dehnen sie sich mit dem Wachstum der Samenanlage. Wenn Balicka-Iwanowska von einem Vorstoßen von 4 Verlängerungen in die Mikropylgegend durch den Embryosack spricht, könnte dies leicht falsche Vorstellungen erwecken, denn, wie die Entwicklung zeigt, werden die 4 Zellen durch die ersten Teilungen vom übrigen Endosperm abgetrennt, machen also einen Teil des Embryosackes aus, der sich als Ganzes nachträglich erweitert. Mit dem Wachstum der 4 Mikropylzellen nehmen auch die Kerne bedeutend zu und verändern ihre Struktur. Immerhin weisen sie niemals solche enorme Dimensionen auf, wie die Haustorienkerne von *Veronica* und später zu besprechenden Gattungen. Die größten, die ich messen konnte, erreichten eine Länge von 25  $\mu$  und eine Breite von 18  $\mu$ , indes die Kerne des Endospermgewebes höchstens 9  $\mu$  lang und 5—6  $\mu$  breit waren. Auch die Nukleolen vergrößern sich dementsprechend, behalten aber ihre kugelige Form immer bei, während der Kern meist amoebenartige Fortsätze treibt, eine fein zerteilte chromatische Substanz enthält und oft mit seiner Kontur sich im Plasma verliert, woraus Balicka-Iwanowska den Schluß zog, daß die Kerne keine Membran besäßen, was ich aber widerlegen zu müssen glaube, da in vielen Fällen die Kerne scharf begrenzt erscheinen. Balicka-Iwanowska erwähnt auch, daß sie sich in der Folge noch teilen könnten, was ich aber niemals bemerken konnte und mir auch nicht wahrscheinlich vorkommt angesichts der starken Veränderungen der chromatischen Substanz. — Das Plasma ordnet sich nach und nach zu feinen Strängen und nimmt eine schwammige Struktur an. Schon Färbungen mit Hämatoxylin lassen deutlich feine Stäbchen erkennen, die, wie man sich mittels Reaktionen überzeugen kann, aus Zellulose bestehen. Die Chalazahaustorialzellen erreichen nur geringe Entwicklung. Schon vor ihrer Ausbildung verlängert sich der Embryosack in das darunterliegende „Nährgewebe“, behält dann aber seine Form ziemlich unverändert bei. Auf spätern Stadien erscheinen die 4 Zellen — nicht zwei, wie Balicka-Iwanowska sagt — stark zusammengedrückt und mit braunem Inhalt erfüllt.

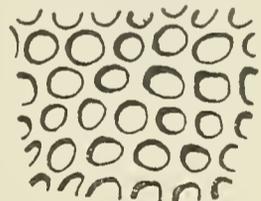


Fig. 23.  
*Digitalis purpurea*.  
Verdickungen  
der Epidermis. —  
Vergr. 400.

Während der Entwicklung des Endosperms zu einem ovoiden Körper befinden sich die Tapeten in steter lebhafter Teilung und umgeben dasselbe vollständig, ausgenommen die 4 oberen und untern Haustorialzellen, entwickeln aber an ihrer Innenseite, wie auch Balicka-Iwanowska erwähnt, eine Cuticula. Das Zwischengewebe geht nur wenige oder fast gar keine Teilungen ein, sondern leistet dem Wachstum durch einfache Streckung seiner Zellen Folge, die nach und nach kollabieren und teilweise zusammengedrückt werden (Fig. 22c). Nur die Epidermis, die schon zur Zeit der Befruchtung sich durch die Größe und Regelmäßigkeit ihrer Zellen unterscheidet, bleibt lange erhalten, da ihre radialen Wände starke Verdickungen anlegen, zwischen denen runde Tüpfel offen bleiben (Fig. 23).

### 10. *Digitalis ambigua* Murr.

Diese Art unterscheidet sich hinsichtlich der Samenentwicklung nur wenig von der vorhergehenden. Fig. 24a zeigt das Bild der letzten Teilung im Embryosack. Die zwei Spindel-

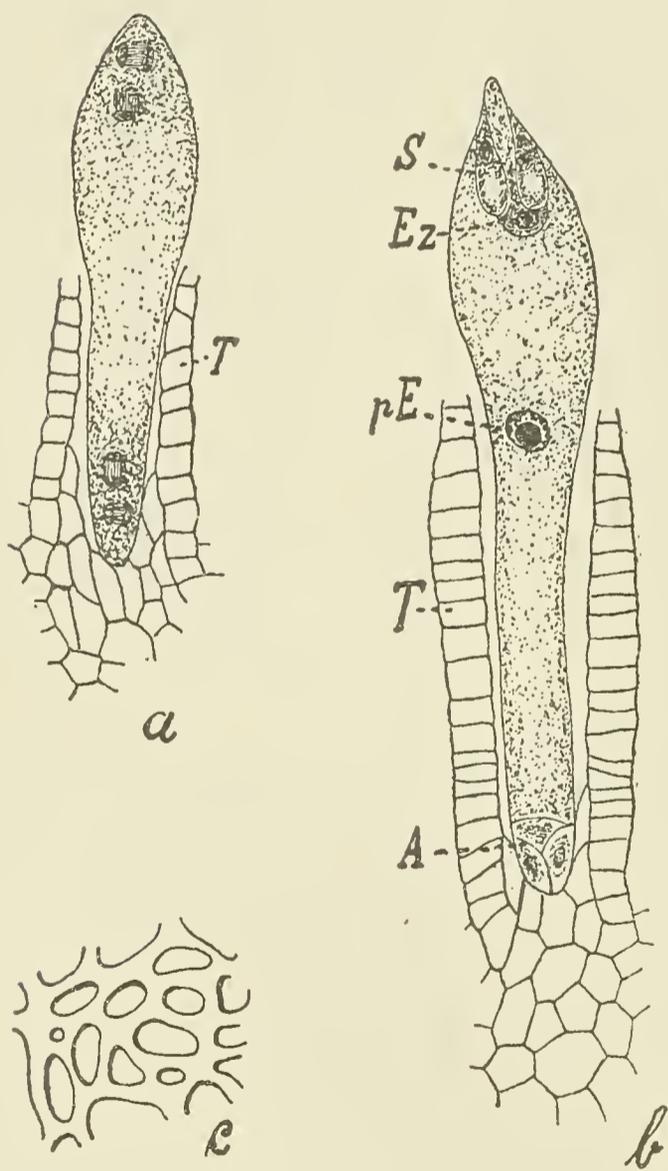


Fig. 24. *Digitalis ambigua*. a) Embryosack bei der letzten Kernteilung. — b) Vor der Befruchtung. — c) Verdickungen der Epidermis. Vergr. 400.

stehen streng senkrecht aufeinander, derart, daß die äußern quer zur Längsachse gerichtet sind, während die beiden innern genau in der Richtung des Embryosackes verlaufen. Ein Vergleich der Fig. 24a und b ergibt deutlich, daß der ganze Embryosack nach der letzten Teilung sich noch bedeutend verlängert, und zwar hauptsächlich der untere, schmale Teil, der vom Tapetum begrenzt wird. Dieses setzt sich anfangs nur aus wenigen Zellen zusammen, die aber während des Wachstums des Embryosackes sich stetig vermehren und seinem schmalen Teil folgen, sich auch ziemlich in der Querrichtung strecken. Die Verschmelzung der beiden Polkerne erfolgt, wie bei den meisten oben besprochenen Pflanzen (wo es überhaupt zu einer solchen kommt), in der Mitte des Sackes, hie und da jedoch auch im oberen Teil. Der primäre Endospermkern begibt sich alsdann in die Nähe des Eiapparates. Wie gewöhnlich liegen die Synergidenkerne, deren Nucleolus oft undeutlich ist, gegen

die Basis hin, indes der Eikern die Spitze der Zelle einnimmt. Die Antipoden finden sich in ähnlicher Ausbildung wie bei *D. purpurea* und sind auch hier zur Zeit der Befruchtung meist schon stark in Degeneration begriffen. Das junge Endosperm setzt sich aus 4 Zellreihen zusammen, deren jede aus 6—8 Zellen besteht. Die obersten und untersten derselben funktionieren als Haustorien und zeichnen sich vor den andern durch etwas größere Länge und reichern Plasmainhalt aus. Gleichzeitig mit der Entwicklung des Endosperms dehnen sich auch die Mikropylhaustorialzellen stark; ihr Kern wächst zu ähnlichen Dimensionen heran, wie ich sie für die oben beschriebene Art angegeben habe, indes das Plasma mehr und mehr seine Struktur verändert. Es treten zahlreiche Vakuolen auf, die ihm ein schaumiges Aussehen verleihen, und bald kann man in den Plasmasträngen feine Zellulosebalken erkennen, die ein zierliches Netzwerk bilden. Die 4 Zellen an der Chalaza weisen keine solchen Formveränderungen auf und bilden dementsprechend auch keine Zellulosebalken aus. Die Zwischengewebszellen vermögen den Teilungen der Tapetenschicht nur durch Streckung zu folgen, entleeren sich rasch und fangen an zu kollabieren, ausgenommen die an der Chalaza und Mikropyle gelegenen, die nicht vom Endosperm zerdrückt werden. Die Epidermis fällt auch hier durch die Größe und regelmäßige Anordnung ihrer Zellen auf und verdickt ihre radialen Wände in charakteristischer Weise. Doch kann hier weniger von „Tüpfeln“ gesprochen werden, sondern eher von Netzfasern, da die unverdickten Partien relativ groß erscheinen und meist unregelmäßige Formen aufweisen (Fig. 24c). Diese Art der Membranverdickung der Epidermiszellen könnte also leicht als Unterscheidungsmerkmal der Samen der beiden besprochenen Digitalisarten benützt werden, da sie für jede durchaus charakteristisch ist. Die Innen- und Außenwände bleiben, entgegen den Angaben Bachmanns (4), der auch auf den Innenwänden Membranverdickungen gesehen haben will, unverdickt und sinken meist zusammen, so daß dann die radialen Wände wie ein Gitterwerk die Samenoberfläche bekleiden. — Ähnliche Entwicklung der Samenschale zeigen nach Bachmann (4) auch *D. lutea*, *lanata* und *ferruginea*.

## 11. *Euphrasia Rostkoviana* Hayne.

Die schwach campylotropen, der scheidewandständigen Placenta entspringenden Samenanlagen sind sehr unregelmäßig in der Fruchtknotenöhle orientiert, so daß es äußerst schwierig fällt, gute Schnitte zu bekommen. Die subepidermal gelegene Archesporozelle erreicht eine gegenüber den andern Nucelluszellen sehr ansehnliche Länge und beginnt sich meist zu teilen, wenn das Integument in der Nähe der Nucellusspitze angelangt ist. Es konnte auch hier die Bildung von 4 hintereinander liegenden Tetradenzellen beobachtet werden, von denen die hinterste die vordern rasch verdrängt und sich unter Zerdrückung der in Einzahl vorhandenen Nucellusschicht zum Embryosack entwickelt. Dieser wächst über den ursprünglich sichtbaren Nucellus hinaus und zwängt sich unter leichter Krümmung so weit

in die Mikropyle ein, daß sein vorderes Ende nur noch durch eine kurze Gewebepartie vom Vorderende der Samenknospe getrennt ist.

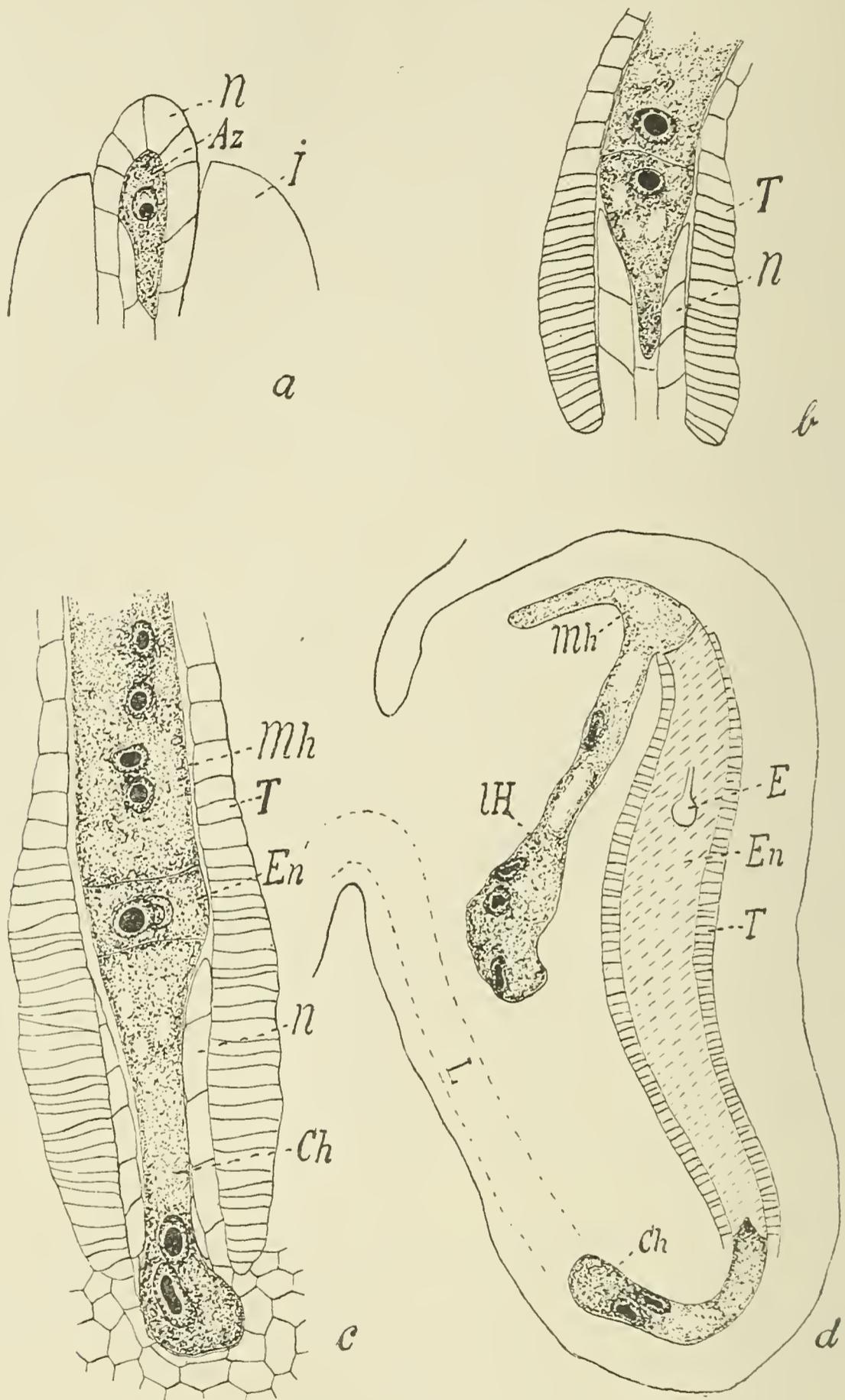


Fig. 25. *Euphrasia Rostkoviana*. a) Archesperozelle. — b) Unterer Teil des Embryosackes mit der ersten Endospermteilung. — c) Desgl. mit den beiden Haustorialzellen und zweizelligem Endosperm. — d) Same im Längsschnitt. — Vergr. a, b, c=400; d=90.

Dabei bleibt aber um den hintern Teil des Embryosackes immer noch ein Nucellusrest bestehen, dessen Zellreihen aus wenigen, in die Länge gestreckten, leer aussehenden Zellen bestehen, an welche

sich weiter vorn etwa noch zerdrückte Überreste der übrigen Nucelluszellen anschließen. Merkwürdigerweise erlangen gerade in diesem hintern Teil, also um den Nucellusrest herum, die Tapeten ihre typische Ausbildung, so daß sie also, wie aus Fig. 25 b hervorgeht, mit dem Embryosack nur auf eine ganz kurze Strecke in Berührung stehen. Es hat sich also nur ein kleiner Teil der innern Integumentepidermis zu Tapetenzellen entwickelt, der größere vordere behält hingegen ganz das Aussehen des übrigen Integumentgewebes bei. Auf dem Stadium des ausgewachsenen Embryosackes sind die Tapetenzellen tafelförmig, stark in die Quere gestreckt, und zwar am intensivsten in ihrer mittlern Region, während sie nach vorn und hinten wieder kürzer werden und allmählich in die übrigen Zellen übergehen. Ihr Lumen wird vollständig vom Plasma und Kern eingenommen, welcher letzterer stark chromatinhaltig ist und einen relativ großen Nucleolus besitzt. Die Antipoden sind äußerst schwierig festzustellen; wo es mir gelang, solche zu beobachten, waren sie stets im schmalen, in den Nucellus eingesenkten Teil hintereinander gelagert und ziemlich intensiv färbbar. Nach der ersten Teilung des primären Endospermkerns sind sie bereits gänzlich verschwunden (Fig. 25 b). Die Verschmelzung der Polkerne scheint meist in der mittlern Gegend des Embryosacks zu erfolgen; doch konnte in mehreren Fällen wahrgenommen werden, daß dieselben noch unvereinigt im obern Ende des Embryosackes lagen, ja sogar dem Eiapparat schon dicht angeschmiegt waren. Ob es hier überhaupt zu keiner Vereinigung gekommen wäre, konnte ich nicht feststellen, da ich das Phänomen der Befruchtung färbungstechnischer Schwierigkeiten wegen nicht verfolgen konnte.

Wie Fig. 25 b zeigt, findet die erste Querwandbildung da statt, wo die Tapetenzellen in gewöhnliche Integumentzellen übergehen, also sehr weit unten im Embryosack, wodurch dieser in zwei ganz ungleich große Hälften zerlegt wird. Die ersten Teilungen erfolgen so rasch, daß es einer großen Anzahl Schnitte bedürfte, um alle aufeinanderfolgenden Teilungsbilder erhalten zu können. So war es mir leider nicht möglich, das Stadium der Bildung der 2. Querwand zu bekommen. Doch darf wohl aus einer Vergleichung der Figuren 25 b und c geschlossen werden, daß dieselbe unter der ersten angelegt wird. Damit würde auch die Anzahl der Kerne übereinstimmen. Tatsache ist, daß durch zwei Querwände eine kleine Zelle aus dem untern Teil des Embryosackes herausgeschnitten wird und sich allein zum eigentlichen Nährgewebe entwickelt, indes die darüber und die darunter liegende Zelle keine weitem Zell-, wohl aber noch Kernteilungen eingeht. Wie aus Fig. 25 c ersichtlich ist, erfolgt in dieser mittlern Zelle, welche wir mit Hofmeister (35) als „Endospermutterzelle“ bezeichnen können, zunächst eine Längsteilung. Auf diesem Stadium enthält die oberste, große Zelle 4 Kerne, jede der beiden nebeneinanderliegenden Endospermzellen 1 Kern und die untere deren 2. Daraus dürfen wir, wenn sich meine Annahme betreffs der Bildung der zweiten Querwand bestätigt, auf folgende Reihenfolge der Kern- und Zellteilungen schließen: 1. Bildung der ersten Querwand, in jeder Zelle 1 Kern (Fig. 25 b). 2. Bildung

der zweiten Querwand in der untern Zelle und bloße Kernteilung in der obern; daher in dieser 2 Kerne, in den beiden untern nur je 1 Kern. 3. Bildung der ersten Längswand in der mittlern Zelle, nebst Teilung des Kerns der untern und der 2 Kerne der obern Zelle (Fig. 25c). Während dieser Vorgänge hat sich die unterste Zelle mehr und mehr in den Nucellusrest eingesenkt und ist schließlich an der Basis desselben angelangt, wo sie sich etwas zu verbreitern beginnt und gegen den Leitungsstrang zuwächst. Sie ist mit dichtem, reichlich Farbstoffe speicherndem Plasma ganz vollgepfropft, namentlich in ihrem fortwachsenden Ende, und resorbiert schließlich, indem sie sich auch seitlich ausdehnt, die Nucelluszellen vollständig. Bereits kann man auch Veränderungen an den beiden Kernen beobachten; ihr Volumen nimmt beständig zu, ebenso dasjenige der Nukleolen. Es treten mehr und gröbere Chromatinkörner auf, die Nukleolen, wie auch die ganzen Kerne verändern ihre Gestalt, werden länglich und zeigen oft schwache Einschnürungen. Diese Momente lassen unzweifelhaft erkennen, daß wir es hier mit einem typischen Haustorium zu tun haben, das aus der untersten von ursprünglich 3 Endospermzellen hervorgegangen ist, also ein Chalazahaustorium darstellt. Auch die oberste Zelle übernimmt die Rolle eines Haustoriums, was wir sowohl aus ihrem Plasmareichtum, als auch aus dem Verhalten der 4 Kerne schließen dürfen, die ebenfalls an Größe zunehmen.

Das Endosperm wächst nun durch rasche Teilungen der „Endospermutterzelle“ zu einem langgestreckten, zunächst großzelligen Körper heran, bei welchem im ersten Stadium deutlich 4 Längsreihen von Zellen unterschieden werden können. Die obersten und untersten derselben zeichnen sich vor den andern aus, indem sie plasmareicher sind, sich stärker färben, dafür aber weniger Vakuolen enthalten. Es ist klar, daß dieses verschiedene Aussehen der Zellen auf die von den Haustorien her erfolgende Nahrungszufuhr zurückzuführen ist; eine solche von den Seiten her ist nämlich von vornherein ausgeschlossen, da die Tapetenschicht mit einer deutlichen Cuticula versehen ist. Ihre Zellen entwickeln während der Nährgewebebildung eine sehr lebhaft Teilungstätigkeit und folgen so dem Endosperm bei seinem Wachstum, verlieren aber schließlich ihren Plasmainhalt, indem sich nach und nach eine große zentrale Vakuole ausbildet. Die Zellen dehnen sich dabei stark, ihre Membranen beginnen in spätern Stadien mehr und mehr zu kollabieren, um schließlich größtenteils zusammengedrückt zu werden.

Gleich nach Entstehung der ersten Endospermzellen geht mit dem Mikropylhaustorium, das, wie wir gesehen haben, einfach den obern Teil des Embryosackes darstellt, eine wichtige Veränderung vor. Es beginnt über der obersten Endospermzelle eine seitliche Ausbuchtung zu treiben in der Richtung gegen die Raphe hin. Diese Ausstülpung oder „Aussackung“, wie sie analog andern Autoren genannt werden kann, verlängert sich in dem Maße, als das Endosperm sich streckt. Man kann dabei aber nicht von einem „immer tiefern Eindringen in das Integumentgewebe“ sprechen, da es sich einfach um eine durch das fortwährende Wachstum der

mittlern Zone der Samenanlage bedingte, immer weitergehende Wegrückung der Aussackungsbasis handelt, die naturgemäß von einer Streckung des Aussackungshalses gefolgt sein muß. Die Spitze verbreitert sich in der Nähe des Leitungsstranges und legt sich diesem auf eine kurze Strecke an (Fig. 25d). Sie ist stark mit Plasma erfüllt, das in dicken Strängen auch den Hals durchzieht. Von den 4 Kernen wandern bald alle vier, bald auch nur drei in dieses „laterale“ Haustorium ein und nehmen beträchtlich an Größe zu, erhalten unregelmäßige Umrisse und schnüren sich etwas teilweise ein. Ihre chromatische Substanz nimmt an Masse zu und tritt als größere und kleinere Klumpen im Kern auf. Bleibt ein Kern im „eigentlichen“ Mikropylhaustorium zurück, so liegt er gewöhnlich in seinem obern Teil. Dasselbe wird durch die Entwicklung des Endosperms stark umgebogen, dehnt sich jedoch mit den benachbarten Zellen noch etwas. Auf einem Stadium, wie es Fig. 25d repräsentiert, enthält es gewöhnlich nicht mehr viel Plasma; es ist also zu vermuten, daß der Nährstrom von dieser Seite her kein großer mehr sei, besonders, da die Integumentzellen sich bereits entleert haben, und die vom Funiculus abzweigenden leitenden Zellen später ihre Funktion einzustellen scheinen. Intensive Tätigkeit kommt hingegen den beiden andern Haustorien zu, dem lateralen und dem Chalazahaustorium, die lange sehr plasmareich bleiben und als die eigentlichen Leitungsbahnen zum Endosperm aufzufassen sind. — Der Embryo entwickelt sich sehr langsam; während das Nährgewebe in Fig. 25d schon einen ansehnlichen Körper darstellt, ist er kaum über das 16 Zellenstadium hinausgelangt.

## 12. *Euphrasia odontitis* L.

*Euphrasia odontitis* schließt sich, wenn wir von der Entwicklung des Mikropylhaustoriums absehen, eng an *E. Rostkoviana* an. Schon bevor das dicke Integument an der Spitze des Nucellushöckers angelangt ist, teilt sich die subepidermale Archesporzelle in eine axile Reihe von 4 Tochterzellen, aus deren hinterster der Embryosack seinen Ursprung nimmt. Dieser ist auf dem Vierkernstadium noch ziemlich kurz und schmal, streckt sich dann aber beträchtlich und rückt weit in den Mikropylengang hinein, dessen Krümmung erfolgt. Er ist wiederum nur auf einer kurzen Strecke direkt vom Tapetum begrenzt; dieses umgibt in der Region seiner stärksten Entwicklung den Nucellusrest, dessen gestreckte Zellen plasmaarm erscheinen und sich daher von den stark färbbaren Tapetenzellen scharf abheben. Der hintere Teil des Embryosackes ist etwas in den Nucellus eingesenkt und enthält die Antipoden, die in Dreizahl vorhanden sind, doch oft so gelagert erscheinen, daß 1 den hintern, schmälern Teil einnimmt, während 2 davor im sich erweiternden Embryosack liegen. Sie degenerieren indessen rasch und sind, wenn die ersten Endospermzellen auftreten, bereits nicht mehr sichtbar. Es kommt immer ziemlich früh zu einer Verschmelzung der beiden Polkerne in der mittlern Zone des Embryosacks. Durch Teilung des primären Endospermkerns entstehen zunächst zwei Querwände in der obern

Region des Tapetums, wodurch die charakteristische Dreizahl von Endospermzellen abgegliedert wird: eine obere langgestreckte, den größten Teil des Embryosackes einnehmende, eine mittlere niedere und eine untere, ebenfalls verlängerte. Die mittlere ist die „Endospermutterzelle“, aus welcher allein das eigentliche Nährgewebe hervorgeht, während die beiden andern die Funktion von Haustorien übernehmen und keine weiteren Zellteilungen mehr eingehen. Das junge Endosperm besteht aus ca. 8—10 Zelllagen zu je 4 Zellen. Diese sind anfangs längsgestreckt, werden dann aber durch fortgesetzte Querteilungen plattenförmig. In spätern Stadien, wenn das

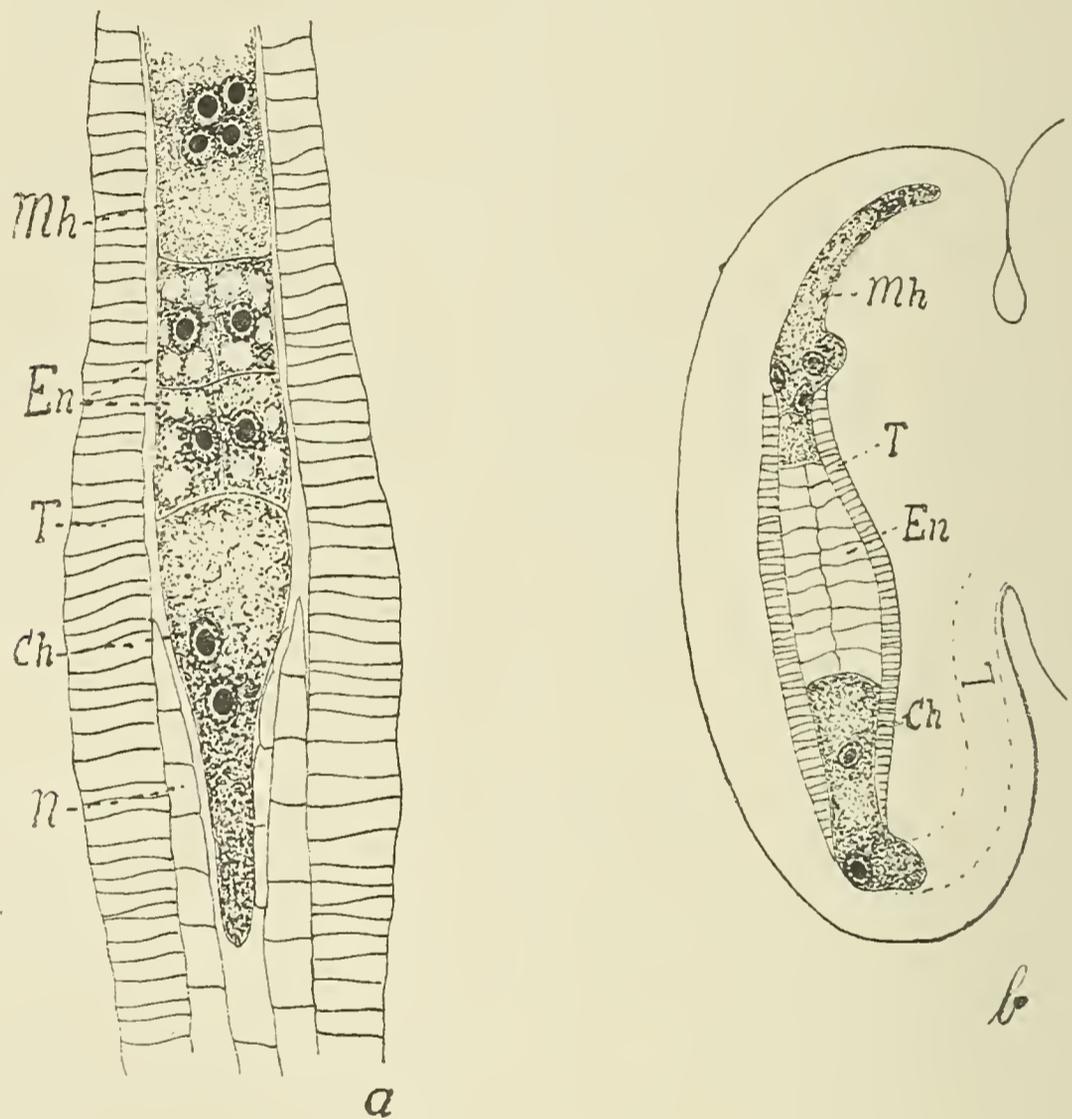


Fig. 26. *Euphrasia odontitis*. a) Unterer Teil des Embryosackes mit 2 Endospermzelllagen. — b) Junger Same. Vergr. a=400: b=90.

Nährgewebe zu einem massigen, ovoiden Körper herangewachsen ist, zeichnen sich die unmittelbar an die Haustorien angrenzenden Endospermzellen immer durch ihren größern Plasmagehalt und dadurch bedingte stärkere Färbbarkeit aus. sie nehmen also Nährstoffe aus dem Haustorium auf. Die als Chalazahaustorium funktionierende Zelle verlängert sich nach ihrer Abtrennung rasch in den Nucellusrest hinein und resorbiert ihn vollständig. Sie erweitert sich unterhalb der Tapeten etwas und biegt leicht gegen den Leitungsstrang um. Ihre 2 Kerne liegen in dichtem Plasma eingebettet, vergrößern sich rasch und zeigen ähnliche Hypertrophien wie bei der vorher besprochenen Art. Das Mikropylhaustorium enthält wiederum 4 Kerne,

die anfänglich nahe beieinander liegen, oft sich in einen Haufen vereinigt finden (Fig. 26 a), später sich aber in der Zelle verteilen. Diese beginnt alsbald über den obersten Tapetenzellen eine gegen die Raphe zu gerichtete seitliche Ausbuchtung zu treiben, in welche gewöhnlich zwei, manchmal auch drei Kerne hineinwandern (Fig. 26 b). Allein während bei *E. Rostkoviana* diese Ausbuchtung immer weiter ins Integumentgewebe eindringt und sich zu einer eigentlichen „Aus-sackung“ entwickelt, bleibt es hier bei diesem ersten Anlauf, so daß man auch in fast völlig entwickelten Samen im plasmareichen Mikropylhaustorium an Stelle des lateralen Haustoriums immer nur eine schwache Anschwellung antrifft.

Die Tapetenschicht, die anfangs aus schmalen, tafelförmigen Zellen besteht, folgt dem Endosperm während der ganzen Entwicklung. Dabei dehnen sich ihre Zellen allmählich und werden vakuolig. Auf der Innenwand tritt immer deutlicher eine Cuticula hervor, welche das Tapetum gegen das Endosperm abschließt. Mit dem Wachstum desselben werden die Tapetenzellen nach und nach zusammengedrückt, behalten indessen lange ihren in spätern Stadien braun sich färbenden Inhalt bei. Das gleiche Schicksal erleiden auch die innersten Schichten des Zwischengewebes, die zwar ziemlich lang sich mit dem Wachstum des Tapetums teilen und zur Zeit der Befruchtung oft ganz ähnliche Ausbildung aufweisen. Gegen die Samenreife tritt auf den Membranen der äußern Schichten ein zierliches, von zarten Verdickungen herrührendes Gitterwerk auf, das sich aber nicht auf die Epidermis erstreckt. Die Zellen der letztern nehmen bedeutend an Größe zu, strecken sich namentlich tangential, wodurch unter eine Epidermiszelle in der Regel mehrere Zwischengewebszellen zu liegen kommen. Oft findet man ihre unverdickten Außenwände tief in das Zelllumen hineinragend, so daß die Samen eine gerippte Oberfläche erhalten.

### 13. *Alectorolophus hirsutus* All.

Jedes der beiden Fächer des Fruchtknotens enthält nur eine beschränkte Zahl von Samenanlagen. Die große Archesporozelle (Fig. 27 a) wird von einer starken Nucellusschicht bekleidet und zerfällt in 4 Tochterzellen, von denen die letzte den Embryosack liefert, der unter Verdrängung der vordern Tetradenzellen alsbald den Nucellusscheitel durchbricht und mit dem Integument unter leichter Krümmung nach vorn wächst. Schon auf sehr frühen Stadien kann man bemerken, daß die Zellen der innersten Schicht des Integumentes sich vor den übrigen durch regelmäßige Form und dichten protoplasmatischen Inhalt auszeichnen, sich also zu Tapetenzellen differenzieren. Sie begleiten den Embryosack auf seiner ganzen Länge und erreichen in seinem mittlern Teil ihre stärkste Ausbildung, indes sie nach hinten und vorn allmählich kleiner werden und in normale Integumentzellen übergehen (Fig. 28). Die befruchtungsreife Samenanlage ist schwach campylotrop und, wie der ganze Fruchtknoten, infolge einseitigen Wachstums in die Länge und Breite flach zusammengedrückt. Merkwürdigerweise

erlangt der in der mittlern Zone gelegene Teil der Epidermis eine ganz ähnliche Ausbildung wie die Tapetenschicht, indem seine Zellen ebenfalls stark in der Querrichtung gestreckt sind und eben solchen Plasmareichtum aufweisen. Es hängt diese auffallende Erscheinung ohne Zweifel mit dem in dieser Richtung stattfindenden größten Wachstum der Samenanlage zusammen; ich werde im zweiten Teil bei Besprechung der Tapetenschicht im allgemeinen hierauf ausführlich zurückkommen. — Der ausgewachsene Embryosack ist in seinem hintern, schmalen Teile noch von einer Schicht Nucellusgewebe umgeben und enthält hier die Antipoden. Diese scheinen immer nur in Zweizahl vorzukommen und sind hintereinander gelagert, und zwar enthält die vordere 2 Kerne, die hintere immer nur 1. Es ist auffallend, daß sich um die drei Antipodenkerne nur zwei Zellen ent-

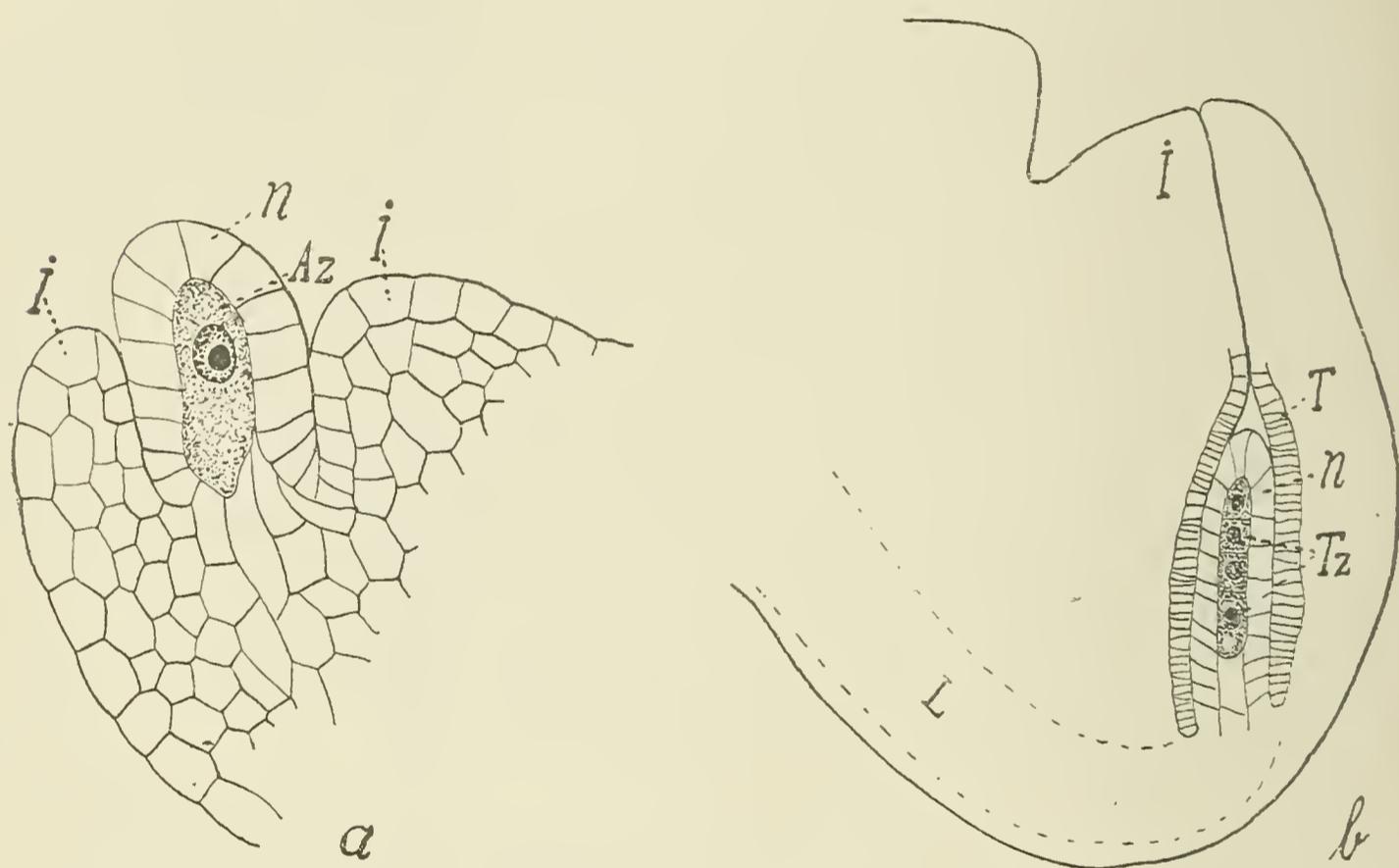


Fig. 27. *Alectorolophus hirsutus*. a) Archesporizelle. — b) Samenanlage mit Tetraden. — Vergr. a=400; b=210.

wickeln; soviel mir bekannt ist, findet sich dieses Phänomen sonst nirgends. Zwar geben Hofmeister (35) und Meier (52) für *Viscum album* 0—3 Gegenfüßlerinnen an, doch sind diese Befunde als Ausnahmefälle zu betrachten. — Die beiden Polkerne vereinigen sich sehr früh zu einem auffallend großen primären Endospermkern, der sich dem Eiapparat dicht anlegt (Fig. 28). Die Eizelle überragt die beiden Synergiden, deren Kerne einen Nucleolus nicht erkennen lassen und gegen die Ansatzstelle zu gelagert sind, um eine kurze Strecke und enthält in ihrem dichten Plasma einen ziemlich chromatinreichen Kern mit deutlichem Nucleolus.

Die Anlage der „Endospermutterzelle“ erfolgt durch zwei rasch aufeinander folgende Querteilungen im obern Ende des Embryosackes, nur wenig unterhalb des Eiapparates. Aus ihr entwickeln

sich durch weitere Längs- und hauptsächlich Querteilungen 4 regelmäßige Zellreihen aus etwa 10 Zellen, die ziemlich beträchtlichen Umfang erreichen und große Vakuolen aufweisen; sie sind mehr in der Querrichtung gestreckt (Fig. 29). Bald treten neue Längs- und auch Querteilungen auf, die einen ovoiden Endospermkörper zustande bringen. Doch auch die oberste der drei ersten Endospermzellen, welche ihrer Lage nach der Mikropylhaustorialzelle der vorhergehenden Gattung entspricht, geht noch eine Teilung, und zwar eine Längsteilung, ein, durch welche sie in zwei längliche

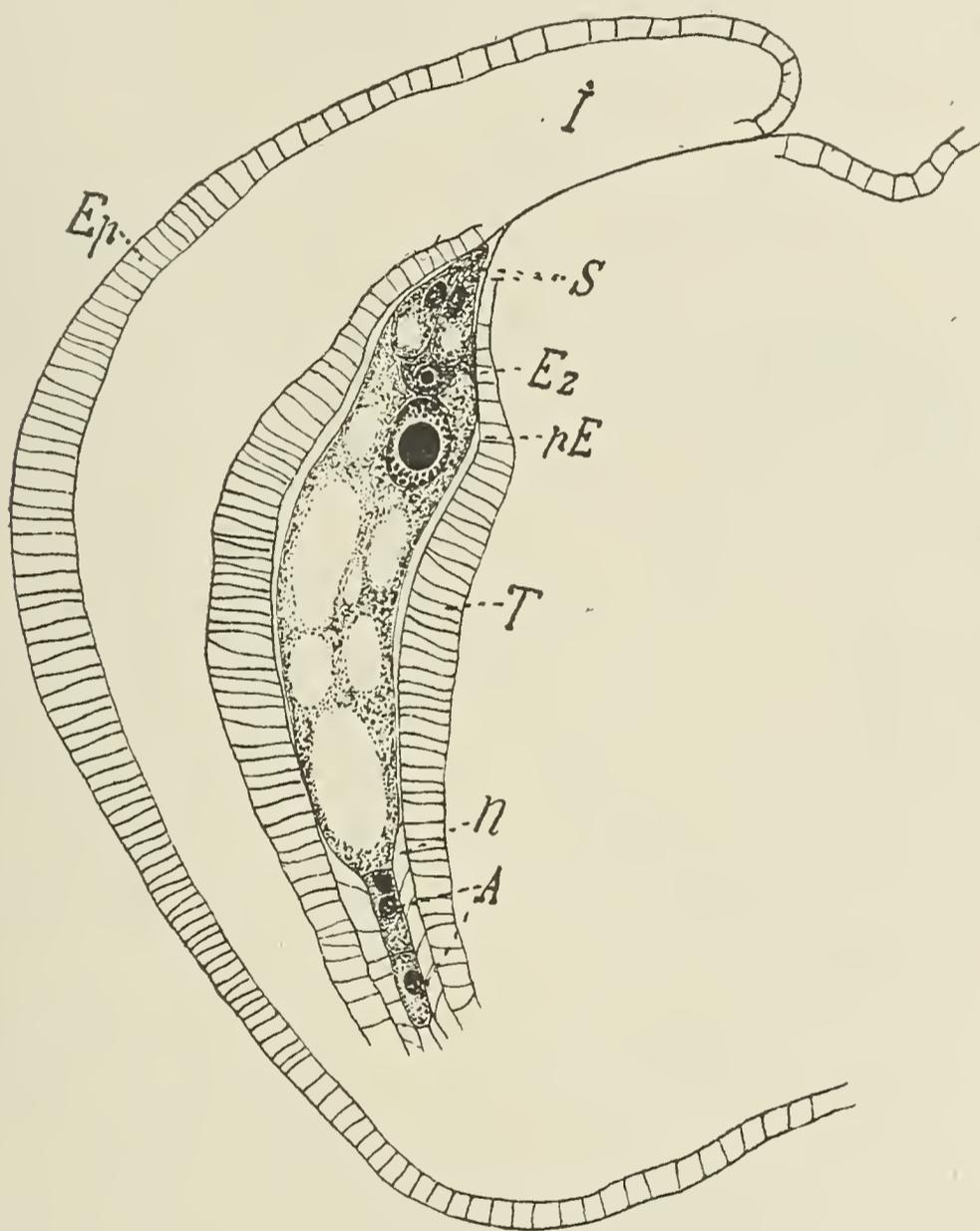


Fig. 28. Embryosäck zur Zeit der Befruchtung. — Vergr. 210.

Zellen zerfällt, deren jede infolge nochmaliger Kernteilung — wohl mitotischer, wie mit ziemlicher Sicherheit angenommen werden kann — 2 Kerne erhält. Die der Raphe zugekehrte Zelle fängt an, direkt über den Tapeten eine seitliche Ausbuchtung in der Richtung gegen den Funiculus zu treiben (Fig. 29). Dieselbe dringt immer tiefer in das Gewebe ein und langt schließlich am Hilus an, wo sie sich plötzlich baumartig zu verzweigen beginnt (Fig. 30). Mit dem Vordringen der Aussackung wandert auch der eine Kern der Zelle in das Haustorium ein, denn ein solches haben wir unzweifelhaft vor uns, während der andere noch eine Zeitlang zurückbleibt, ihm

dann aber auch folgt. Die beiden Mikropylhaustorialzellen unterscheiden sich aber nicht bloß hinsichtlich ihrer Form, sondern auch in Bezug auf ihren Inhalt. Während die unverändert gebliebene, der Raphe abgewendete Zelle große Vakuolen und mäßig viel Plasma enthält, ist die seitlich ausgebrochene dicht mit stark färbbarem Plasma erfüllt. Ihre Kerne nehmen immer mehr an Größe zu, strecken sich stark in die Länge und zeigen alle Anzeichen einer intensiven Hypertrophie. Der Nucleolus nimmt langgestreckte Form an, treibt kurze, lappenartige Fortsätze und schnürt sich teilweise ein, so daß er nicht selten in mehrere Stücke zerfällt. Ein von diesem wesentlich verschiedenes Bild bieten die in der andern Zelle zurückgebliebenen Kerne dar, wenigstens noch eine Zeit lang. Sie kommen den erstern an Größe bei weitem nicht nach. Doch

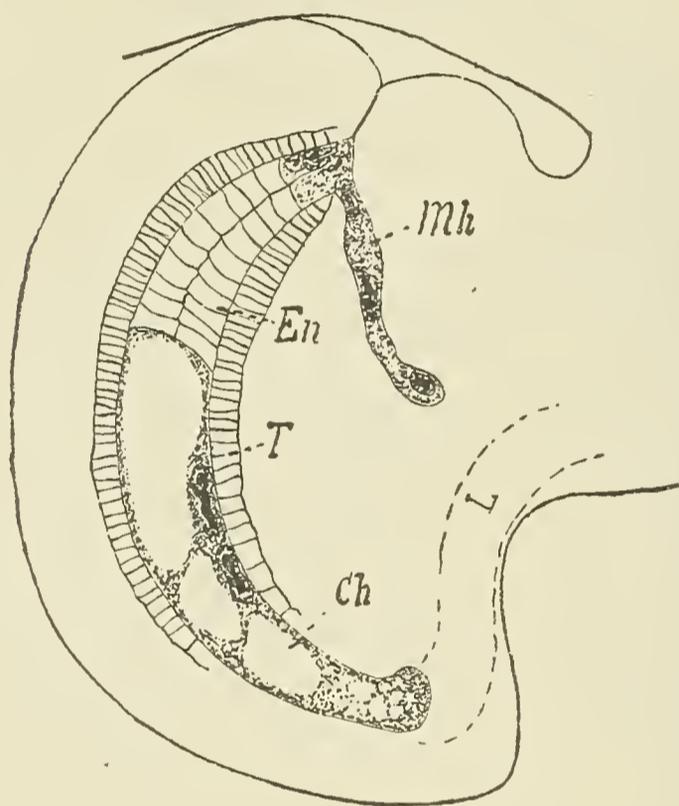


Fig. 29. *Alectorolophus hirsutus*. Samenanlage mit jungem Endosperm. Vergr. 90.

bald tritt ein ebenso merkwürdiger, als für das Phänomen der Entstehung mehrkerniger Haustorien charakteristischer Vorgang ein: die Trennungsmembran der beiden Haustorialzellen wird in ihrem obern Teil durchbrochen, und unmittelbar darauf wandert der eine Kern der äußern Zelle in die andere und damit in die Aussackung hinüber (Fig. 31). Offenbar ist diese Auflösung der Membran eine Folge der durch die Aussackung vermittelten reichen Nahrungszufuhr. Man könnte sich denken, daß diese einen Reiz auch auf das Protoplasma der benachbarten Zelle ausübe und dieses zu einem Vordringen in dieser Richtung und Auflösen der dünnen trennenden Wand anrege. Daß die Durchbrechung einfach eine mechanische, durch einen aus der äußern in die innere Zelle auswandernden Kern verursacht sei, scheint mir nicht wahrscheinlich, da die Durchbruchöffnung bedeutend größer ist, als der Durchmesser der Kerne. Gewöhnlich wandern nur 3 Kerne in das laterale Haustorium ein, die zwei der innern und einer von der äußern Zelle, und verteilen sich in demselben, doch meist so, daß sie nach und nach in die Nähe des Hilus zu liegen kommen. Dabei werden sie immer stärker hypertrophiert und verlieren ihre scharfen Umrisse; der Nucleolus zerfällt in mehrere Stücke, ebenso die chromatische Substanz, so daß es oft den Anschein erweckt, als ob mehrere Kerne beieinander liegen würden. Auf diesen spätern Stadien zeigt auch die vorher stark vakuolige äußere Haustorialzelle wieder mehr Plasma. ein Zeichen, daß der Nährstrom nun wieder reichlich hindurchfließt.

bald tritt ein ebenso merkwürdiger, als für das Phänomen der Entstehung mehrkerniger Haustorien charakteristischer Vorgang ein: die Trennungsmembran der beiden Haustorialzellen wird in ihrem obern Teil durchbrochen, und unmittelbar darauf wandert der eine Kern der äußern Zelle in die andere und damit in die Aussackung hinüber (Fig. 31). Offenbar ist diese Auflösung der Membran eine Folge der durch die Aussackung vermittelten reichen Nahrungszufuhr. Man könnte sich denken, daß diese einen Reiz auch auf das Protoplasma der benachbarten Zelle ausübe und dieses zu einem Vordringen in dieser Richtung und Auflösen der dünnen trennenden

Kehren wir nochmals zu der untern der drei ersten Endospermzellen zurück! Wie wir gesehen haben, wird die eigentliche „Endospermutterzelle“ verhältnismäßig weit oben gebildet, so daß die unterste Zelle mehr als die Hälfte des Embryosackes einnimmt. Sie verbreitert sich mit dem Wachstum des Endosperms und dehnt sich auch beträchtlich in die Länge. Doch ist diese Streckung nicht etwa so aufzufassen, als ob diese Zelle, oder sagen wir kurz das Chalazahaustorium, denn ein solches haben wir vor uns, immer tiefer in das Chalazagewebe eindringt. Vielmehr zeigen Messungen

ganz genau, daß der Abstand zwischen der Chalazahaustorialzelle und dem Chalazaende der Samenanlage immer derselbe bleibt (vgl. die Fig. 29 und 30). Eine solche Verlängerung des Haustoriums war auch von Anfang an zu erwarten, da dasselbe ja bei seiner Abtrennung vom obern Teil des Embryosackes auf eine weite Strecke von typischen Tapetenzellen begrenzt wird, die erst weiter unten allmählich in gewöhnliche Zellen übergehen. Ein kurzes Vorstoßen in das Chalazagewebe findet zwar zu Anfang der Entwicklung

statt; dabei wird der Nucellusrest mit den degenerierten Antipoden aufgelöst. Öfters konnte ich aber auf späten Stadien bemerken, daß dieser als Rudiment vorhanden war, ja sogar die Antipoden noch erkennen ließ, dann aber immer frei in das Haustorium hineinragte, indes dieses ringsum bis zu seiner Basis vorgedrungen war und ihn dadurch isoliert hatte. Seine Zellen zeigten alsdann Verholzung der Membranen. Die zwei Kerne des Chalazahaustoriums haben ganz ähnliches Aussehen, wie diejenigen der Mikropylzellen und liegen in der Regel in der mittlern Gegend der Innenwand an (Fig. 30 und Fig. 9 Taf. I/II). Das Plasma durchzieht die in spätern Stadien äußerst langgestreckte, stark gekrümmte Zelle in wenigen dicken Strängen, dazwischen große Safträume übrig lassend. Dieser Teil des Embryosackes bleibt gegenüber dem das Nährgewebe enthaltenden bedeutend schmaler.

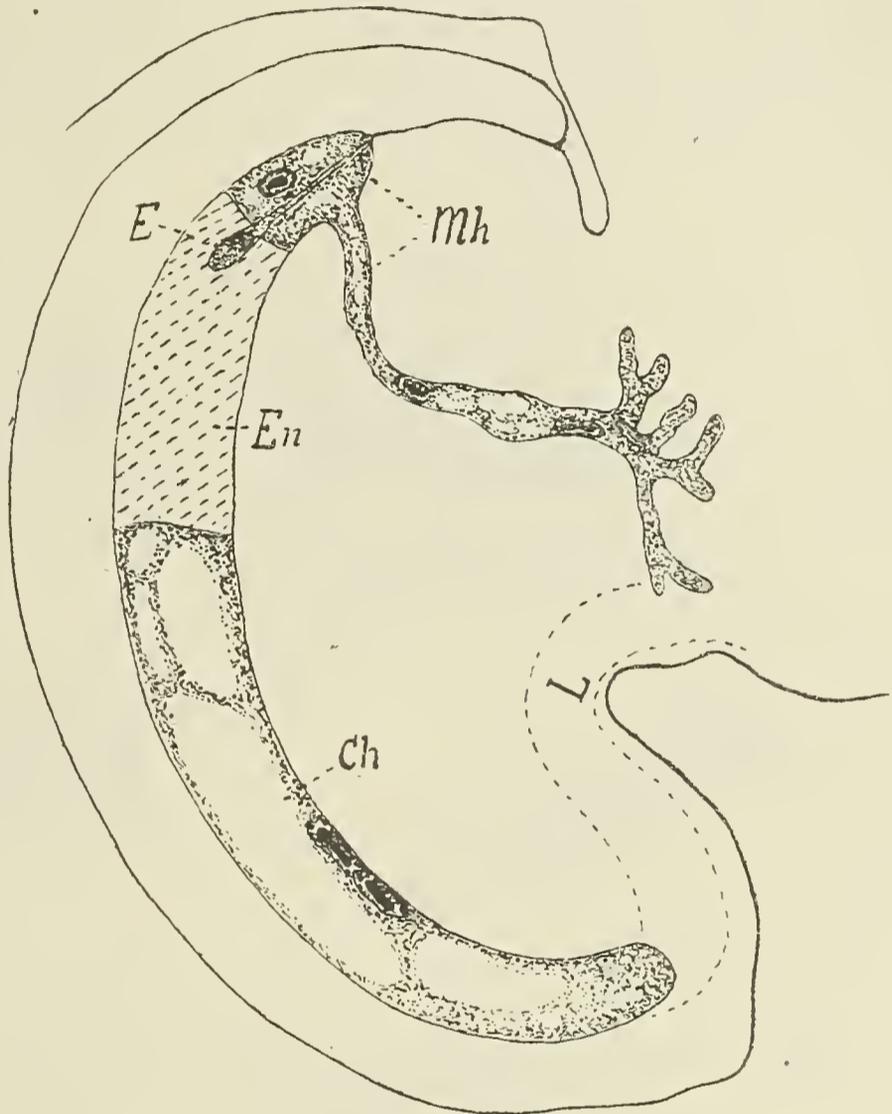


Fig. 30. *Alectorolophus hirsutus*. Junger Same mit Endosperm und Haustorien. Vergr. 90.

Die Entwicklung des Integuments vollzieht sich auf ziemlich einfache Weise. Dasselbe besteht zur Zeit der Befruchtung an seiner breitesten Stelle aus ca. 8 Zellreihen; die äußere und die innere Epidermis (Tapetum) zeigen in der mittlern Region die oben beschriebene charakteristische Ausbildung. Hier ist es auch, wo nun die Teilungen mit größter Lebhaftigkeit einsetzen, während sie in der Mikropyl- und Chalazagegend kaum sich spürbar machen. Die Samenknope weist also eine in der Gegend der größten Krümmung gelegene Zone des stärksten Wachstums und zwei an den beiden Enden befindliche „tote Punkte“ auf. Eine Folge dieser Erscheinung ist, daß sie sich immer mehr nach außen krümmt und die beiden Enden gegen den Placentawulst drückt, so daß schließlich das Chalazahaustorium fast rechtwinklig umgeknickt erscheint.

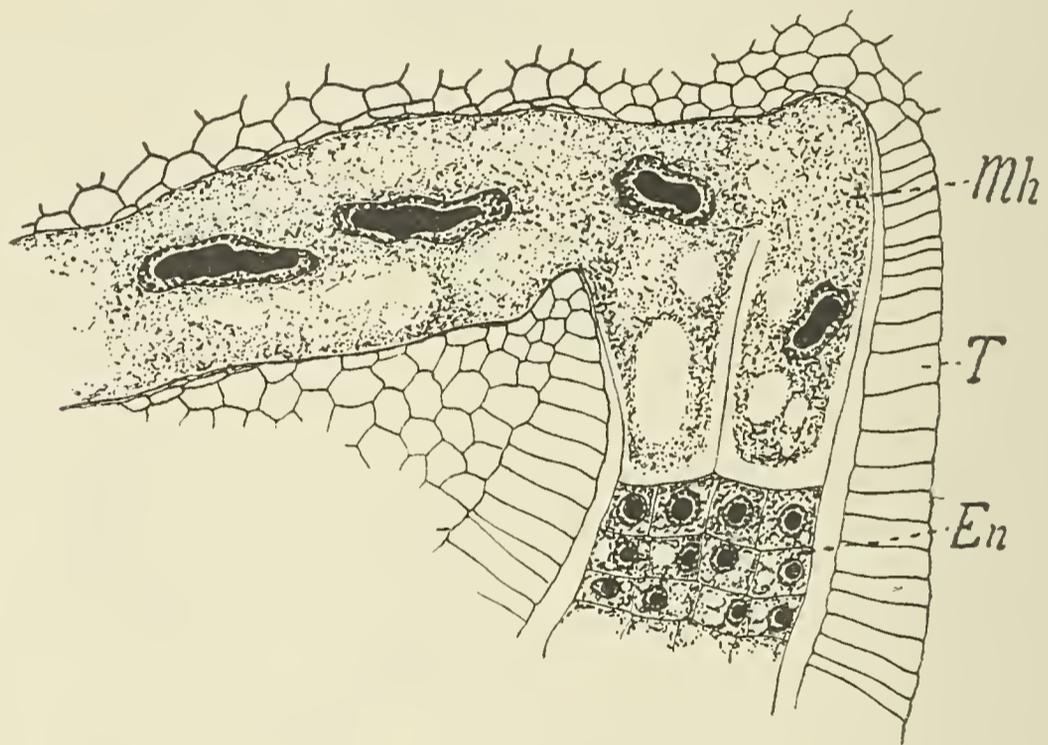


Fig. 31. *Alectorolophus hirsutus*. — Mikropylpartie des Endosperms mit Haustoriumbasis. — Vergr. 400.

Dabei nehmen die anfangs quer zur Längsachse der Samenanlage gestreckten Tapeten- und Epidermiszellen mehr und mehr wieder kubische Gestalt an; erstere beginnen allmählich zusammengedrückt zu werden. Da das Wachstum hauptsächlich in die Länge erfolgt, nimmt der Same gegen die Reife die für *Alectorolophus* charakteristische flach zusammengedrückte oder, wenn man will, geflügelte Form an.

Der Embryo entwickelt sich sehr langsam. Auf einem Stadium, wo bereits 18 Endospermzelllagen gezählt werden konnten, war der verlängerte Embryoschlauch noch immer ungeteilt, und im ältesten Stadium, das ich beobachten konnte, betrug die Zellenzahl des kugeligen Körpers erst etwa 30—40.

#### 14. *Alectorolophus minor* (Ehrh.) Wimm.

Der Embryosack von *A. minor* gleicht in seiner Entstehungsweise und Form vollkommen der vorigen Art. Seine vordere Hälfte

ist leicht der Raphe zugekrümmt und enthält den wohlausgebildeten Eiapparat, dessen Synergiden an der Spitze je eine große Vakuole aufweisen. Unmittelbar in der Nähe der Eizelle kann man den mächtigen primären Endospermkern mit seinem ebenfalls großen Nucleolus beobachten, der aus der Verschmelzung der Polkerne hervorgegangen ist und schon früh nach oben wanderte. Der hintere Teil des Embryosackes wird noch von einer Nucellusschicht, deren

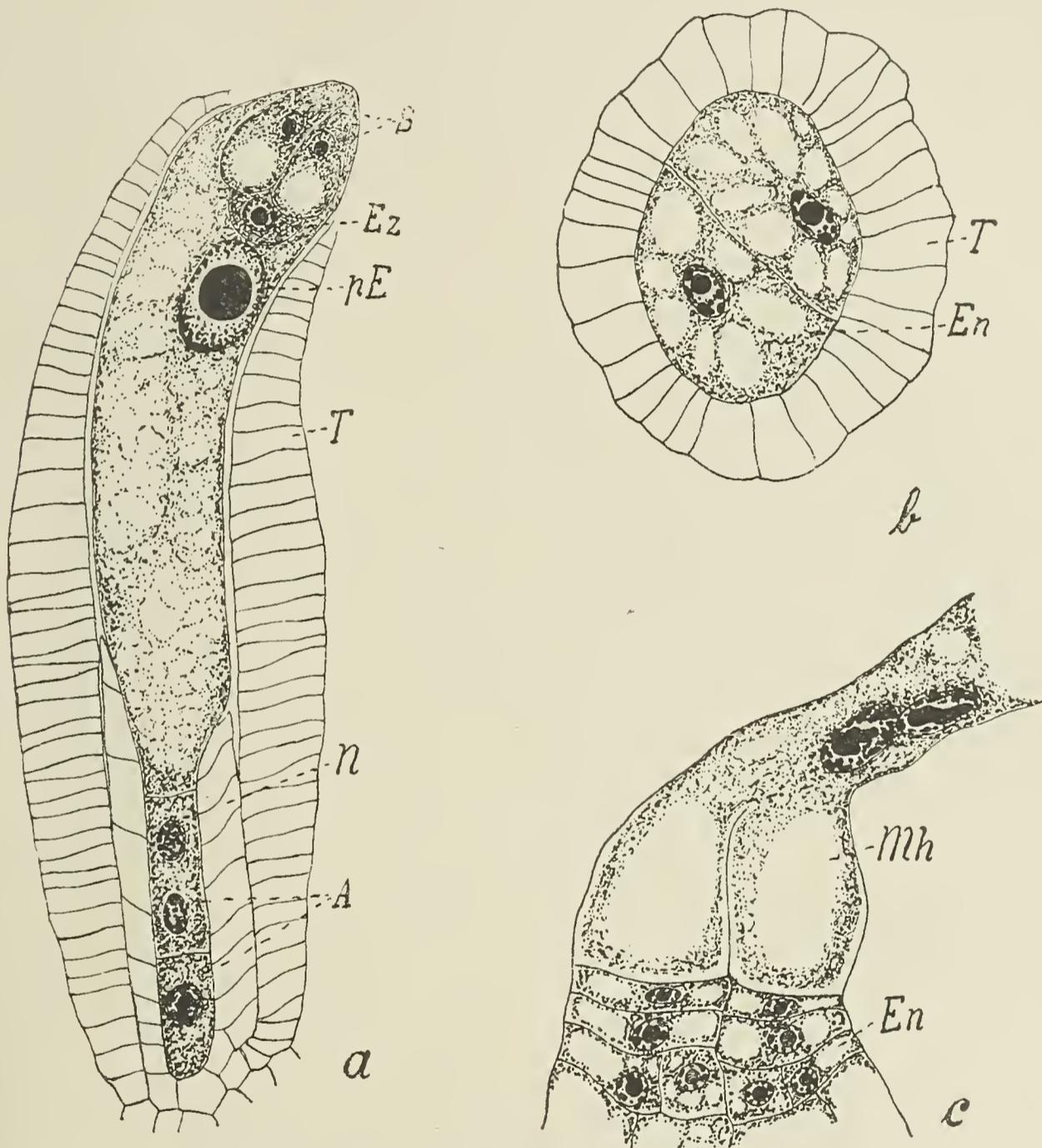


Fig. 32. *Alectorolophus minor*. a) Embryosack zur Zeit der Befruchtung. b) Querschnitt durch das junge Endosperm. — c) Mikropylpartie des Endosperms mit Haustoriumbasis. — Vergr. 400.

Zellen sich mehr oder weniger in Degeneration befinden, umgeben und erscheint daher bedeutend schmaler. Auch hier konnte ich immer nur zwei hintereinander gelagerte Antipoden von gestreckter Form und ziemlich dichtem Inhalt beobachten, deren vordere 2 Kerne enthielt. Diese, sowie auch der Kern der hintern Antipode, haben immer etwas hypertrophiertes Aussehen, ihre chromatische Substanz liegt in ziemlich groben Klumpen, indes der Nucleolus oft kaum wahrgenommen werden kann (Fig. 32 a). Man könnte leicht versucht sein, den in dieser Weise ausgebildeten Antipoden eine stoffleitende

„Funktion“ zuzuschreiben. Daß die Stoffzuleitung von der Chalaza her durch sie erfolge, wird wohl nicht bestritten werden können und gilt jedenfalls für die große Mehrzahl der Gegenfüßlerinnen. Es ist aber damit keineswegs gesagt, daß nun die Antipoden mit einer besondern „Funktion“ betraut seien. Die Form und Lagerungsweise ist eine Folge des Vorhandenseins der Nucellusschicht, sie richtet sich nach dem zur Verfügung stehenden Platz, wie das auch bei *Euphrasia odontitis* deutlich zu Tage tritt, wo oft 2 Antipoden nebeneinander, die dritte dagegen dahinter, im schmälern Ende des Embryosackes liegt. Gegen eine solche „ernährungsphysiologische Funktion“ spricht auch die rasche Degeneration der Antipoden nach der Befruchtung, die zwar meist zu keinem vollständigen Verschwinden derselben führt; vielmehr können sie noch in relativ späten Stadien bemerkt werden, doch hängt dies mit dem langen Erhaltenbleiben des Nucellusrestes zusammen, der als kurzer, stark zerdrückter und degenerierter Gewebepfropfen in das Chalazahaustorium hineinragt. — Fast die ganze Länge des Embryosackes ist vom gut ausgebildeten Tapetum bekleidet, dessen Zellen in der mittleren Region am stärksten quer gestreckt sind. Schon auf sehr frühen Stadien, wenn sich erst die Tetradenzellen gebildet haben, kann eine schwache Cutinisierung ihrer inneren, an den Embryosack angrenzenden Wand bemerkt werden, die in der Folge noch deutlicher hervortritt.

Die Anlage des Endosperms erfolgt in genau gleicher Weise wie bei *A. hirsutus*; die ersten Zelllagen treten im oberen Teil des Embryosackes auf, indes der weitaus größere untere zellenleer bleibt, der kleine oberste noch eine Längsteilung erfährt (Fig. 33). Gleichzeitig mit den zunehmenden Längs- und Querteilungen wölbt sich der Endospermkörper mehr und mehr nach außen und hebt sich als bauchige Anschwellung vom übrigen Teil des Embryosackes ab. Wiederum bezeichnet die Lage des Tapetums die Zone des größten Wachstums der Samenanlage. Die Tapetenschicht teilt sich sehr intensiv rings um das Endosperm und auch noch da, wo es den zellenleeren unteren Teil umgibt. Doch erlischt die Teilungsfähigkeit der Zellen gegen die beiden Enden fortwährend, und nur die in der Mitte neu eingeschobenen vermögen sich weiter zu teilen, indes die übrigen nur noch ihr Volumen vergrößern und das Plasma auf einen dünnen Wandbeleg zurückdrängen. Auch die übrigen Zellen des Integuments der mittlern Zone beteiligen sich durch Teilung am weitem Wachstum. Nach und nach beginnen aber die Zellen der unmittelbar unter der Epidermis gelegenen Schichten sich zu dehnen und ihre Teilungstätigkeit einzustellen, während die Epidermis selber und die innern Integumentzellen immer noch neue Teilungen eingehen. Das Aussehen der verschiedenen Zellschichten ändert sich dabei mehr und mehr. Zu innerst haben wir die plasmareichen, stark färbbaren Tapetenzellen; daran stoßen mehrere Schichten des Zwischengewebes, die ähnlichen Inhalt zeigen und sich mit den Tapetenzellen teilen, nach außen aber allmählich in gedehnte Zellen übergehen; und an der Peripherie finden wir die sich ebenfalls teilende Epidermis. Auch in der Verteilung der Stärke tritt diese Differenzierung der Schichten klar zu Tage; die größten und

zahlreichsten Stärkekörner finden sich in den Zellen direkt unter der Epidermis, nach innen nehmen sie immer mehr ab, so daß die Tapetenschicht und 1—3 unmittelbar angrenzende Zwischengewebschichten keine oder wenigstens nur vereinzelte kleine Stärkekörner enthalten. Auf spätern Stadien werden die Zellen des Tapetums zusammengedrückt, auch die des Zwischengewebes kollabieren und weichen dem vordringenden Endosperm. Auch hier entsteht infolge einseitigen Wachstums ein flach zusammengedrückter, geflügelter Samen. Da das Wachstum immer in einer mittlern Zone erfolgt, Mikropyl- und Chalazaende dagegen fest mit dem Hilus verbunden bleiben und sich wenig strecken, muß wieder jene charakteristische

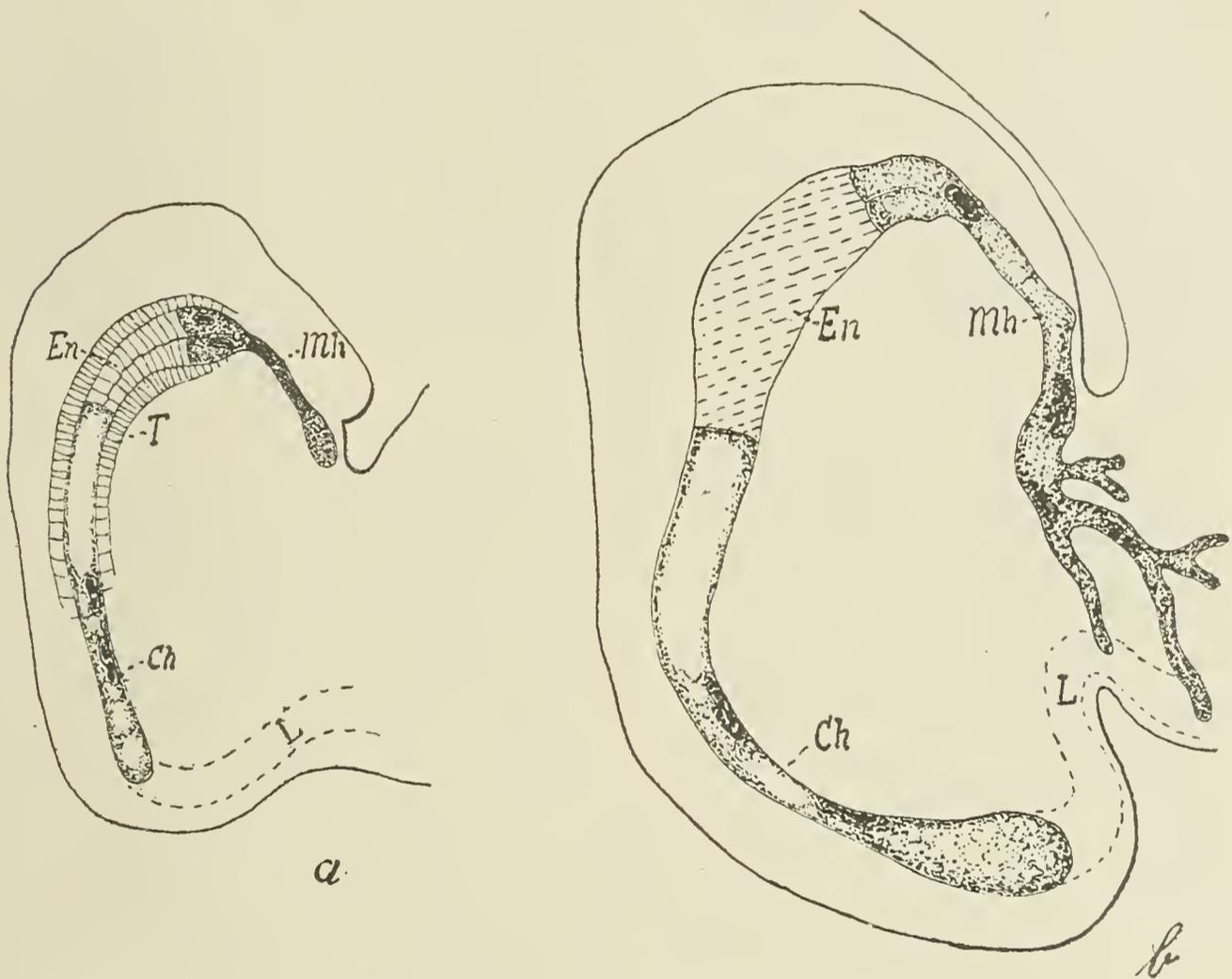


Fig. 33. *Alectorolophus minor*. a. Samenanlage mit jungem Endosperm. — b. Samenanlage auf älterem Stadium. — Vergr. 90.

Krümmung eintreten, die den Embryosack unten fast rechtwinklig abknickt, so daß schließlich Mikropyl- und Chalazahaustorium teilweise parallel zueinander verlaufen (Fig. 33 b).

Besondere Aufmerksamkeit verdient wiederum die Ausbildung der Haustorien an den beiden Enden des Embryosackes. Wie wir gesehen haben, sind im obersten Teil, über dem eigentlichen Endosperm zwei Zellen angelegt worden, die sich durch beträchtliche Größe vor den Nährgewebszellen auszeichnen und von denen jede zwei Kerne enthält; es sind zwei Haustorialzellen. Anstatt daß nun aber, wie bei *A. hirsutus*, die innere derselben eine seitliche Aussackung treibt, stoßen beide unter Auflösung des vordern Teils

ihrer Trennungswand nach vorn in die Mikropyle vor und dringen bis ganz oder fast ganz an die Oberfläche (Fig. 32c, 33b). Dort biegt das Haustorium jedoch plötzlich unter einem stumpfen Winkel um und dringt zum Hilus vor, dem es noch eine Zeitlang folgt, um sich dann in eine Anzahl gabeliger Äste aufzulösen, die in das zarte Gewebe der Placenta eindringen und reichlich Nahrung aufnehmen (Fig. 33b). Mit dem Vordringen des Haustoriums vergrößern sich auch die Kerne mehr und mehr und wandern successive in die Aussackung ein. Ihre Nukleolen nehmen dabei stark an Länge zu, schnüren sich ein und zerfallen in mehrere Stücke. Auch die chromatische Substanz zeigt starke Spuren der Hypertrophie; sie nimmt grobe Struktur an, zerfällt in größere Klumpen, die unregelmäßig verteilt liegen. Die Kernmembran wird oft sehr undeutlich. — Das Chalazahaustorium dringt nicht weit in das Gewebe ein, nur bis etwas unter die Nucellusbasis. Die ganze weitere Verlängerung beruht einfach auf einer Streckung in seinem obern Teil, wo es noch von Tapetenzellen begrenzt wird. Früh treten große Safräume auf, zwischen denen dicke Plasmastränge verlaufen. Die Kerne verhalten sich ähnlich wie die des Mikropylhaustoriums, d. h. sie nehmen ebenfalls stark hypertrophierte Gestalt an.

### 15. *Pedicularis palustris* L.

Die Gattung *Pedicularis* wurde um die Mitte des vorigen Jahrhunderts mehrmals eingehend auf ihre Entwicklungsgeschichte hin untersucht. Schacht (62) entdeckte 1850 in der vielen Rhinantheen eigentümlichen vordern Aussackung die Umwandlung von Plasmasträngen in Cellulosebalken. Er beschäftigte sich auch mit der Entwicklungsgeschichte und verfolgte namentlich die Bildung der Haustorien und des Endosperms, dessen Entstehung aus der mittlern Zone des Embryosacks er richtig erkannte. Auch Hofmeister (33, 35) gibt ziemlich ausführliche Angaben, von denen jedoch einige, wie auch solche Schachts der Berichtigung bedürfen. Th. Deeke (15) machte als Anhänger der Schleiden-Schachtschen Schule 1855 noch einen letzten Versuch, den für *Pedicularis* und andere Rinantheen charakteristischen langen Vorkeim als vom Pollenschlauch herstammend zu erklären, doch natürlich ohne Erfolg. In einer spätern Abhandlung hat Schacht (1863) den Vorgang der Umwandlung des Plasmas der vordern Aussackung nochmals sehr eingehend studiert; seine Angaben sind von Tischler (78) größtenteils bestätigt worden. Auch Balicka-Iwanowska hat in ihrer Arbeit *Pedicularis* als Untersuchungsobjekt gewählt, sich jedoch nur mit den Haustorien und der Tapetenschicht einläßlich abgegeben. Eine vollständige Darstellung aller Entwicklungsstufen fehlte auch bei dieser Gattung noch.

Es ist mit ziemlicher Schwierigkeit verbunden, durch den Fruchtknoten von *Pedicularis palustris* gute, brauchbare Schnittserien zu bekommen, da die schwach campylotropen Samenanlagen eine unregelmäßige Lagerung zeigen, so daß man nur selten eine

Samenknospe im Medianschnitte trifft. In ganz jungen Blütenknospen findet man die Nucellushöcker als schwache Wülste auf der Placenta sitzend, die sich immer mehr vorwölben und die charakteristische Krümmung annehmen. Auf Längsschnitten bestehen dieselben meist aus einer etwas regelmäßigen epidermalen Schicht und drei subepidermalen axilen Zellreihen. Gewöhnlich zeichnet sich die vorderste, also unmittelbar unter der Epidermis gelegene Zelle der mittlern Reihe früh durch ihre Größe, stärkere Färbbarkeit und umfangreichern Kern und Nucleolus vor den

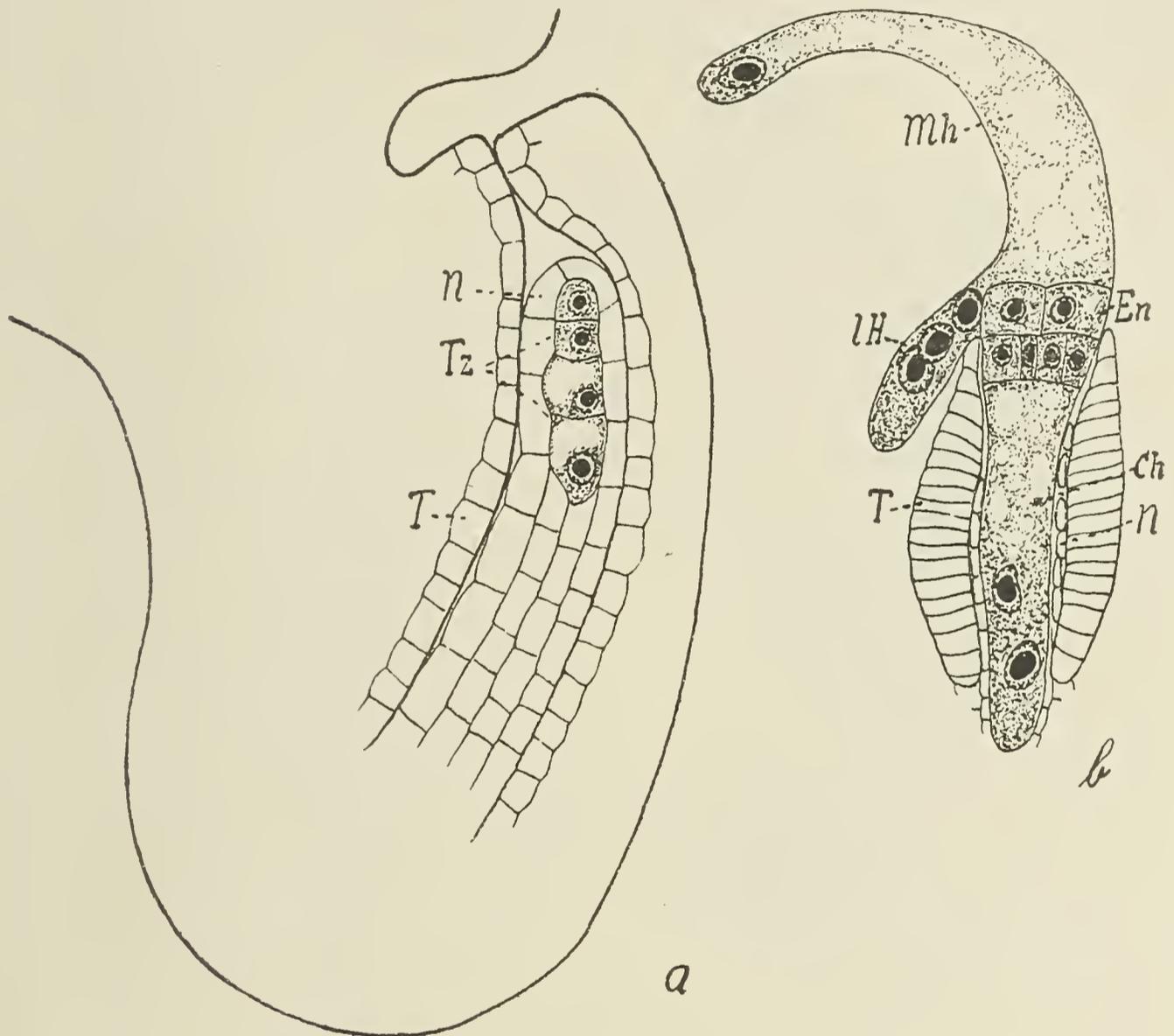


Fig. 34. *Pedicularis palustris*. a) Samenanlage mit Tetraden. — b) Embryosack mit jungem Endosperm und Beginn der „Aussackung“. — Vergr. a = 400; b = 210.

übrigen aus; es ist die Archesporezelle. Nicht selten kann man aber beobachten, daß noch 1 oder 2 neben oder schief hinter ihr gelegene, ebenfalls subepidermale Zellen ganz ähnliche Ausbildung erreichen; ohne Zweifel sind sie auch als Archesporezellen aufzufassen. Doch entwickelt sich immer nur eine derselben weiter, indem sie sich zu strecken beginnt und durch zweimalige Teilung in die charakteristischen 4 hintereinander gelagerten Tetradenzellen zerfällt. Die hinterste derselben beginnt nach vorn zu wachsen und die vordern Schwesterzellen und nach und nach auch die Nucelluschicht zu zerdrücken und sich zum Embryosack auszubilden. Dieser

folgt der Krümmung des Integuments, die bald stärker, bald schwächer erscheint, und liegt mit seinem vordern Ende nur wenig vom Mikropyl-  
eingang entfernt. Das ganze Längenwachstum der Samenanlage erfolgt wieder in einer deutlich hervortretenden, durch die Tapeten-  
schicht angedeuteten Zone. Während man anfangs nur wenige Tapetenzellen zählen kann, nimmt die Zahl derselben rasch zu. Zugleich treten auch starke Formveränderungen auf: die in jungen  
Stadien kubischen Zellen werden mehr und mehr quergestreckt,

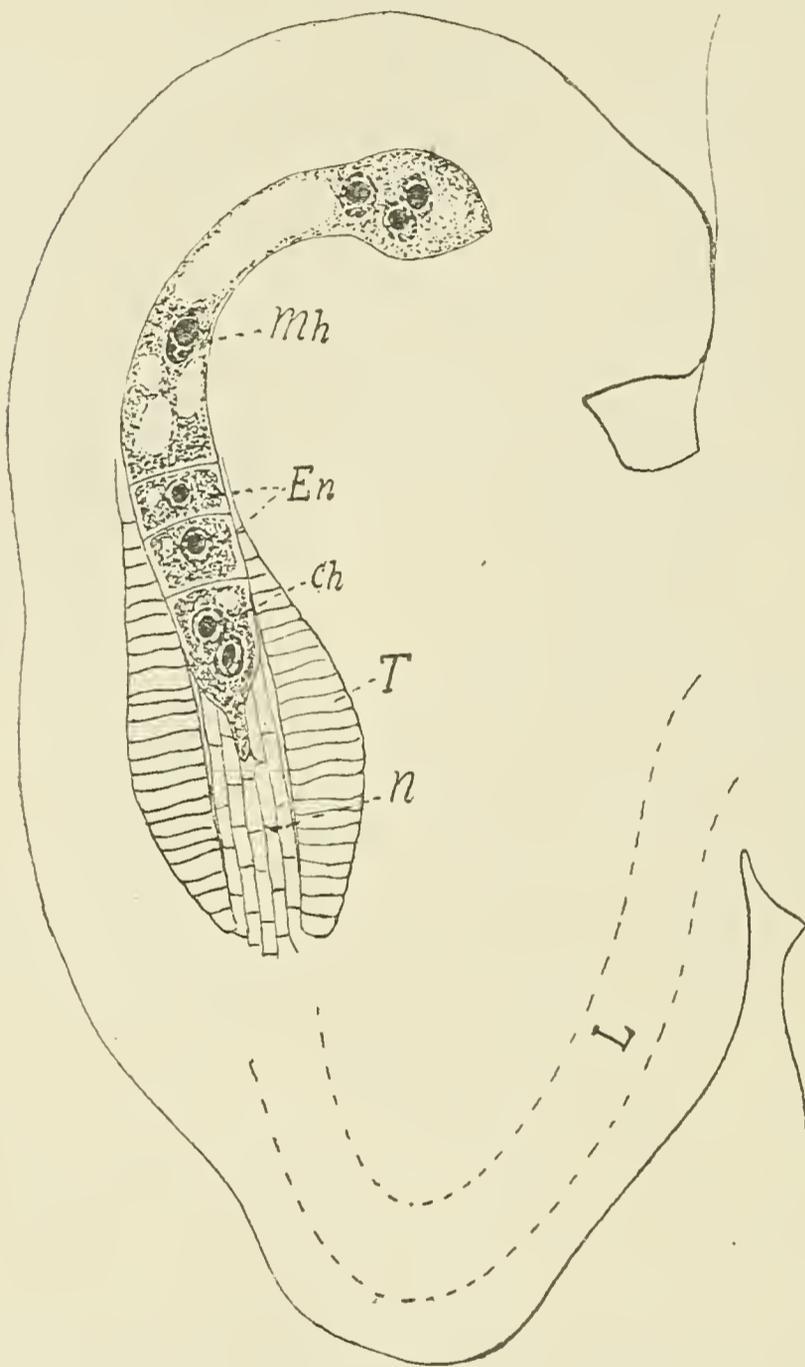


Fig. 35. *Pedicularis palustris*. Samenanlage kurz nach der Befruchtung. — Vergr. 210.

während die Tapetenzellen noch lange erhalten bleiben. Tatsache ist, daß diese hauptsächlich den Nucellusrest umschließen und nur mit einem ganz kleinen Teil des Embryosackes direkt in Berührung stehen, und daß ferner auf der Innenseite der Tapeten schon eine deutliche Cuticula ausgebildet ist. Ich möchte diese Tatsachen besonders hervorheben, da sie mir für die später zu besprechenden Theorien über die Funktion dieser Schicht von größter Wichtigkeit erscheinen. — Für die Verschmelzung der Polkerne scheint keine Regel zu gelten. Es ist auffallend, daß dieselben in

tafelförmig und erreichen ihre stärkste Ausbildung nicht etwa um den mittlern Teil des Embryosackes, wie man vermuten könnte, sondern, was auch Balicka-Iwanowska (5) angibt, um den Nucellusrest, dessen Zellen sich ziemlich in die Länge gestreckt haben. Was sich hingegen Balicka-Iwanowska vorstellt, wenn sie von der Lage des Tapetums zum Nucellusrest sagt (S. 57): „c'est donc pour servir d'intermédiaire à sa nutrition qu'ils semblent destinés“, darüber konnte ich nicht klar werden. Wozu braucht der Nucellusrest noch besondere Zellen für seine Ernährung, wenn der Nährstrom so wie so schon durch ihn seinen Weg nimmt? Und zudem verschwindet er ja bald nach der Be-

allen Teilen des Embryosacks sich vereinigen, bald oben, bald in der Mitte, bald unten. Merkwürdig ist das Verhalten, wo der obere Polkern zum untern hinabwandert, der primäre Endospermkern also in der Nähe der Antipoden gebildet wird und dann die ganze Strecke bis zur Eizelle zurücklegen muß. Die gleiche Erscheinung beschreibt Holferty (37) für *Potamogeton natans*, wo die Polkerne immer am antipodialen Ende sich vereinigen. Der häufigste Fall scheint bei *Pedicularis palustris* immerhin der zu sein, da sie in der mittlern Gegend zusammentreffen. Sie unterscheiden sich schon, während sie noch an den beiden Enden liegen, durch ihre Größe von den übrigen Embryosackkernen, ebenso durch den umfangreichern Nucleolus. Bei der Verschmelzung legen sie sich dicht

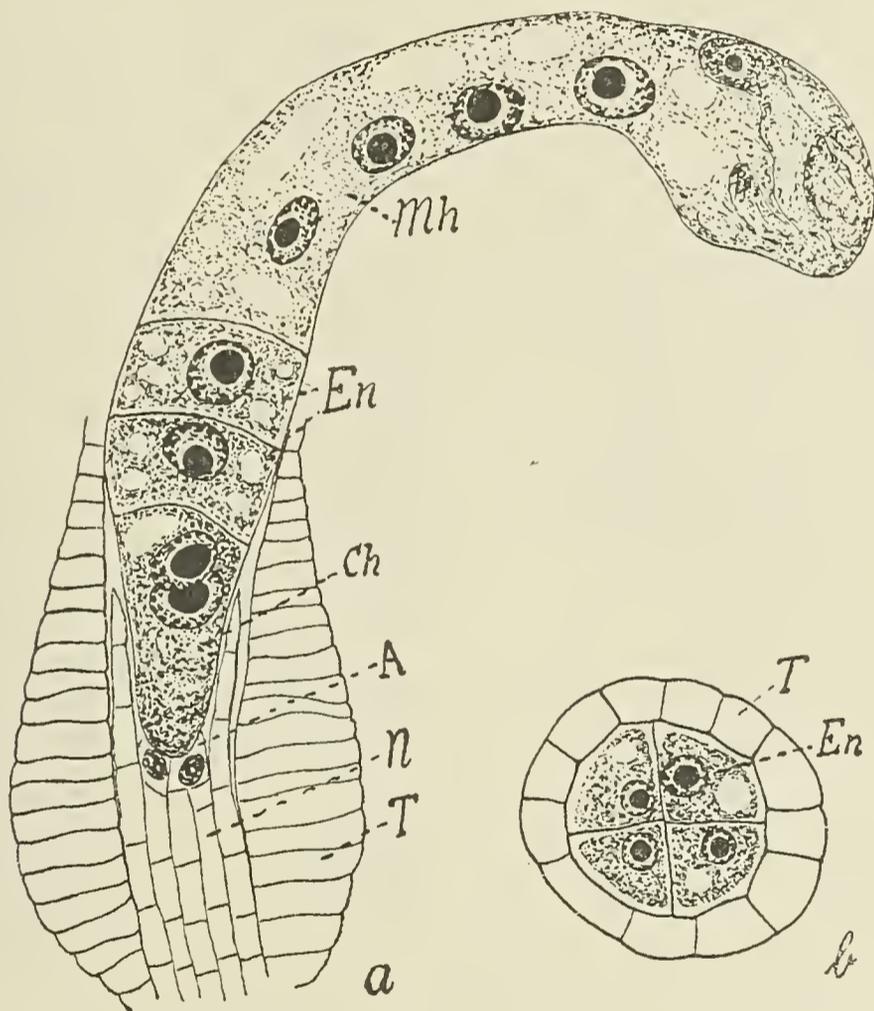


Fig. 36. *Pedicularis palustris*. a) Embryosack kurz nach der Befruchtung. — b) Junges Endosperm im Querschnitt. — Vergr. a, b = 400.

aneinander und platten sich ab, wobei nach und nach die trennende Kernwand aufgelöst wird. Die beiden Nucleolen bleiben noch eine kurze Zeit getrennt, fließen dann langsam zusammen und nehmen die Form einer 8 an, aus der schließlich ein ellipsoides, großes Kernkörperchen hervorgeht, das meist in dieser Gestalt verbleibt. Die chromatische Substanz ist gewöhnlich nur schwach färbbar und tritt kaum aus dem stark tingierbaren Plasma hervor. Nach seiner Entstehung wandert der primäre Endospermkern stets in die Nähe der Eizelle, um sich dort mit dem Spermakern zu vereinigen. — Besonderer Erwähnung bedürfen die Antipoden dieser Pflanze, da sie in letzter Zeit zu verschiedenen Erörterungen Anlaß gegeben

haben, die unbedingt auf falscher Basis ruhen; ich werde im 2. Teil darauf zu sprechen kommen. Die Antipodenzellen kommen stets in Dreizahl vor und erreichen nie beträchtliche Größe. Bilder, wie die Fig. 34 Taf. VII/VIII bei Balicka-Iwanowska (5) sind durchaus typisch vor und zur Zeit der Befruchtung. Wenn aber Balicka-Iwanowska sagt, die Antipoden „persistent jusqu'à la formation complète du haustorium chalazien“ (S. 59), so kann ich ihr nicht beistimmen. Wie aus Fig. 35 ganz deutlich hervorgeht, sind dieselben bereits vollständig verschwunden, und zwar auf einem Stadium, wo das Chalazahaustorium sich erst in den Nucellusrest einzusenken beginnt. In einigen Fällen konnte ich sie noch vorfinden, allerdings schon stark degeneriert, wenn das Endosperm schon zweizellig war (Fig. 36a). Daß sie aber noch sichtbar seien, wenn das Chalazahaustorium bereits den ganzen Nucellusrest aufgelöst hat und bis zum Chalazagewebe vorgedrungen ist, muß ich entschieden bestreiten. Löttscher (49) stützt sich ebenfalls auf das oben angeführte Citat Balicka-Iwanowskas und verweist auch auf Fig. 35 ihrer Arbeit, wo unter dem bereits in das Chalazagewebe eingedrungenen Haustorium noch eine Plasmamasse mit 3 undeutlichen Kernen abgebildet ist, die Löttscher wahrscheinlich als Antipodenkerne auffaßt, obgleich Balicka-Iwanowska sie nirgends näher bezeichnet. Es müßte, wenn die Autorin wirklich noch Antipoden auf diesem Stadium gesehen hat, angenommen werden, daß sie vom Haustorium dort hinabgedrängt worden seien. Ich meinerseits konnte dies nie beobachten und muß daher die „Funktion“, die Löttscher den Antipoden zuschreibt, von der Hand weisen (s. 2. Teil).

Die Teilung des primären Endospermkerns erfolgt im untern Teil des Embryosackes und ist, wie überall bei den Scrophulariaceen, von einer Zellteilung gefolgt. Die ersten Teilungen folgen sich so rasch, daß es mir leider nicht möglich war, alle aufeinander folgenden Stufen zu bekommen. Eine Vergleichung der Fig. 10 Taf. I/II mit Fig. 35 oder 36a läßt aber mit ziemlicher Sicherheit folgende Teilungsschritte vermuten: Auf die erste Querwandbildung folgt in jeder Zelle eine neue Kernteilung, von denen aber nur die eine, wahrscheinlich die untere, von einer Zellteilung begleitet ist (Fig. 10 Taf. I/II). Wir hätten also dann eine mittlere, etwa so lange als breite Zelle, die „Endospermutterzelle“ Hofmeisters, darüber eine große Zelle mit 2 Kernen und darunter eine kleinere mit 1 Kern. Dieses Stadium konnte nicht gefunden werden, darf aber im Hinblick auf die folgenden Bilder und die Teilungsfiguren von *Enphrasia Rostkoviana* angenommen werden. Die dritte Teilung läßt aus der mittlern Zelle deren 2 entstehen, wird aber weder in der obern, noch in der untern von einer Wandbildung gefolgt, sodaß wir alsdann in der Mikropylzelle 4, in der Chalazazelle 2 Kerne antreffen (Fig. 35 und 36a). Die 4 Kerne der obersten Zelle nehmen sehr verschiedene Lage ein, wie aus den Figuren hervorgeht und unterscheiden sich kaum von denjenigen der zwei eigentlichen Endospermzellen. Diese teilen sich alsbald durch zwei senkrecht aufeinander stehende Längswände in je 4 Zellen von sehr regelmäßiger

Form und dichtem, stark färbbarem Plasma (Fig. 36b). In der Folge verhalten sich jedoch die beiden Lagen verschieden. Während nämlich die Zellen der untern Etage eine nochmalige Längsteilung eingehen, sodaß 8 entstehen (Fig. 34b), beginnen sich die 4 obern mehr und mehr zu strecken, Vakuolen treten auf, vergrößern sich und vereinigen sich schließlich zu einem einzigen großen Saft-raum, der das Plasma mit dem Kern auf einen dünnen Wandbeleg zurückdrängt. Dieselbe Erscheinung wiederholt sich, doch in etwas schwächerem Maße, auch in der untern Etage (Fig. 37b). Infolge dieses Streckungsvorganges, der einen Stillstand in den Teilungen

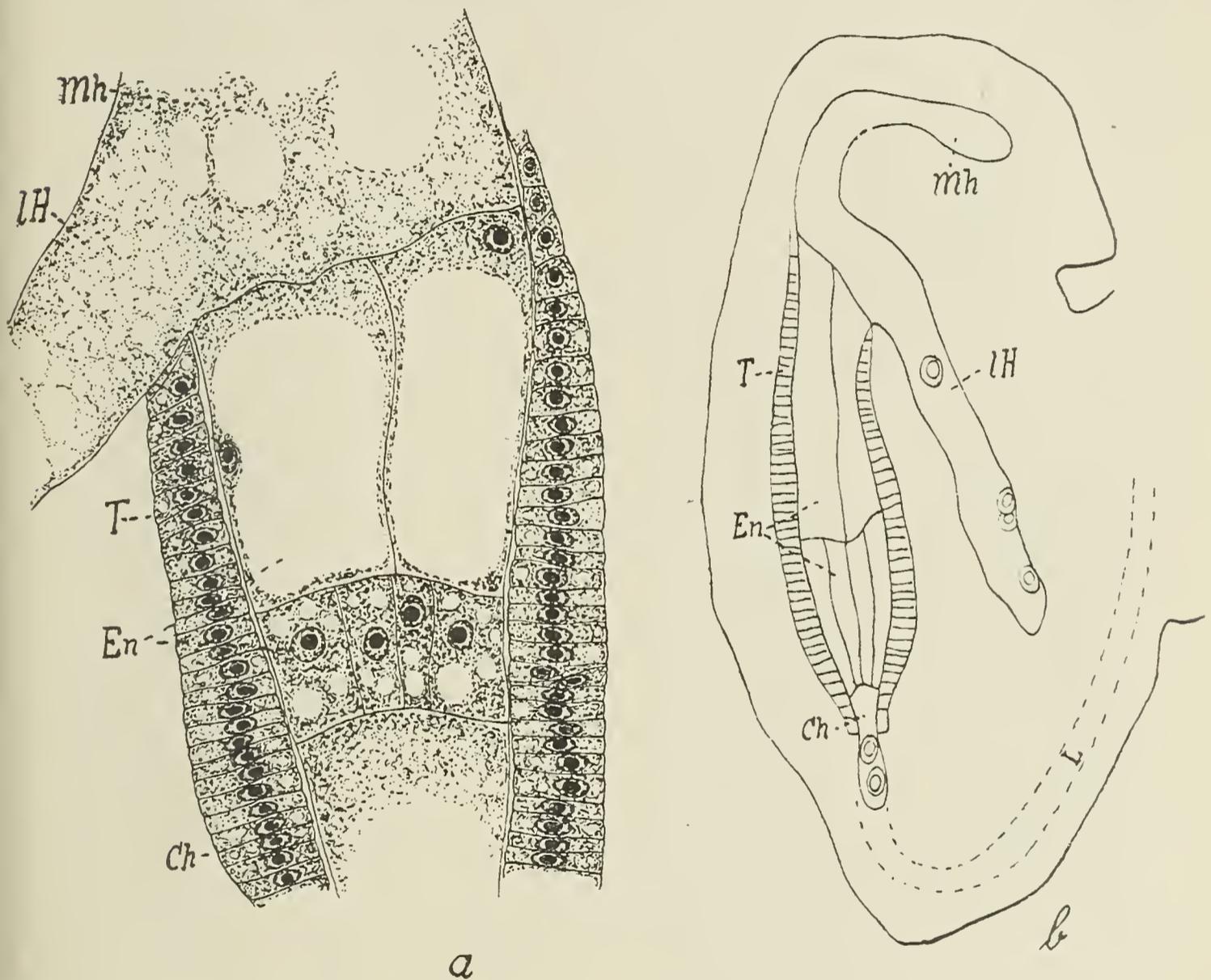


Fig. 37. *Pedicularis palustris*. a) Endosperm in 2 Etagen, wovon die obere gestreckt. — b) Samenanlage mit jungem Endosperm und Haustorien. — Vergr. a = 400; b = 125.

repräsentiert, setzt sich das Nährgewebe während längerer Zeit aus nur 12 Zellen ( $8 + 4$ ) zusammen. Freilich treten auch etwa Abweichungen von diesem Teilungsmodus auf; so konnte ich eine Dreiteilung des Embryosackes beobachten, in welcher die oberste und unterste Zelle je 2 Kerne enthielt, die mittlere, eigentliche „Endospermutterzelle“ aber durch eine Längswand gespalten war. Auch kann vor der Streckung der beiden Zelllagen etwa noch eine weitere Längsteilung stattfinden, sodaß alsdann in der untern Etage 16, in der obern 8 Zellen zu finden sind. Es wurden auch Fälle wahrgenommen, wo beide Etagen aus gleich vielen Zellen zusammengesetzt

waren, nämlich jede aus 8. Es mögen noch einige wenige Fälle erwähnt werden, wo nur eine einzige Zelllage aus 4 Zellen sich vorfand.<sup>1)</sup>

Die weitere Entwicklung des aus zwei Zelllagen zusammengesetzten Endosperms gestaltet sich in der Regel so, daß zuerst neue Längsteilungen auftreten. Dieselben sind aber oft nicht mehr simultan in den Zellen ein und derselben Lage, sondern sie erfolgen häufig nur in der einen Hälfte, während sie in der andern noch unterbleiben, sodaß man auf Querschnitten zur einen Seite der ersten Längswand 4, zur andern 8 Zellen antrifft, auch etwa 6 und 8 oder noch andere Zahlen (Fig. 38a, b, c). Manchmal erfolgen die Teilungen ziemlich unregelmäßig, namentlich, wenn die zwei Zelllagen schon stark gestreckt und das Plasma ihrer Zellen nur noch einen kleinen Raum einnimmt. Ist die Streckung der Zellen hingegen keine starke und enthalten sie noch viel Plasma, so kann in der untern Etage etwa noch eine Querteilung aller Zellen erfolgen, sodaß alsdann 3 Zelllagen über einander entstehen. Die weitem Teilungen sind schwierig zu verfolgen und scheinen mehr und mehr unregelmäßig von statten zu gehen. Dabei ändert sich auch das Bild der Nährgewebszellen wieder; die auf dem Zweietagenstadium stark gedehnten und plasmaleeren Zellen nehmen durch die fortgesetzten Teilungen an Lumen wieder ab, an Plasma-gehalt dagegen zu. Das ganze Gewebe bildet sich zu einem massigen, ovoiden Körper heran, dessen Zellen alle die Fähigkeit, sich zu teilen, lange beibehalten. In spätern Stadien, wenn der Same seiner Reife entgegengelit, enthält das Endosperm in hohem Maße fettes Öl, wie Reaktionen mit Sudanglyzerin zeigen.

Wenden wir unsere Aufmerksamkeit nun der durch die zwei ersten Teilungen abgegliederten obersten und untersten, d. h. der Mikropyl- und Chalazahaustoriumzelle zu! Wie wir gesehen haben, nimmt erstere den weitaus größern Teil des Embryosackes ein und enthält immer 4 Kerne, die jedoch eine sehr wechselnde Verteilung zeigen. Als bald, nachdem zwei Endospermzelllagen gebildet sind, beginnt das Mikropylhaustorium dicht über den Endospermzellen gegen die Raphe eine laterale Ausbuchtung zu treiben, die bekannte „vordere Aussackung“ entsteht. Dieselbe hat nicht nur Spitzenwachstum, sondern es findet wie bei *Euphrasia* eine Streckung fast aller Partien statt, entsprechend der Streckung der Endospermzellen.

<sup>1)</sup> Vielfach konnte ich bei solchen von der meist vorkommenden Teilungsform abweichenden Entwicklungen feststellen, daß nicht bloß eine einzige Samenanlage eines und desselben Fruchtknotens sie aufwies, sondern daß sie sich in der Regel auf alle erstreckte. Ob dies immer der Fall sei, kann ich nicht mit Sicherheit behaupten. Ebenso muß die Frage offen gelassen werden, ob diese Abweichung alsdann nur einem Fruchtknoten oder allen Ovarien eines Individuums zukomme, wiewohl letztere Annahme mir von vornherein nicht unwahrscheinlich vorkommt, wenn man bedenkt, daß innerhalb der Gattung konstant auftretende Unterscheidungsmerkmale, die sich rein nur auf die Entwicklung des Endosperms beziehen, wirklich gefunden werden können, wie ich bei Besprechung der folgenden Arten zeigen werde. Ob solche Entwicklungsbesonderheiten bei einzelnen Individuen sich wirklich finden ließen, könnte leicht festgestellt werden. Bei Vergleichung der Individuen verschiedener Standorte würde man vielleicht auf gewisse „Linien“ stoßen.

Die Zahl der Kerne, die in dieses laterale Haustorium einwandern, ist sehr verschieden, immer aber sind es mindestens 2, in spätern Stadien 3 oder alle 4. Finden sich nur 2 in demselben, liegt der dritte meist in der Mitte des Mikropylhaustoriums und der vierte an seinem vordern Ende oder beide in der Nähe der Eizelle. Doch können auch schon sehr früh alle 4 Kerne im lateralen Haustorium angetroffen werden; es scheint die Zahl und Lage derselben also jedenfalls von keinem großen Einfluß zu sein. In einem Fall konnte

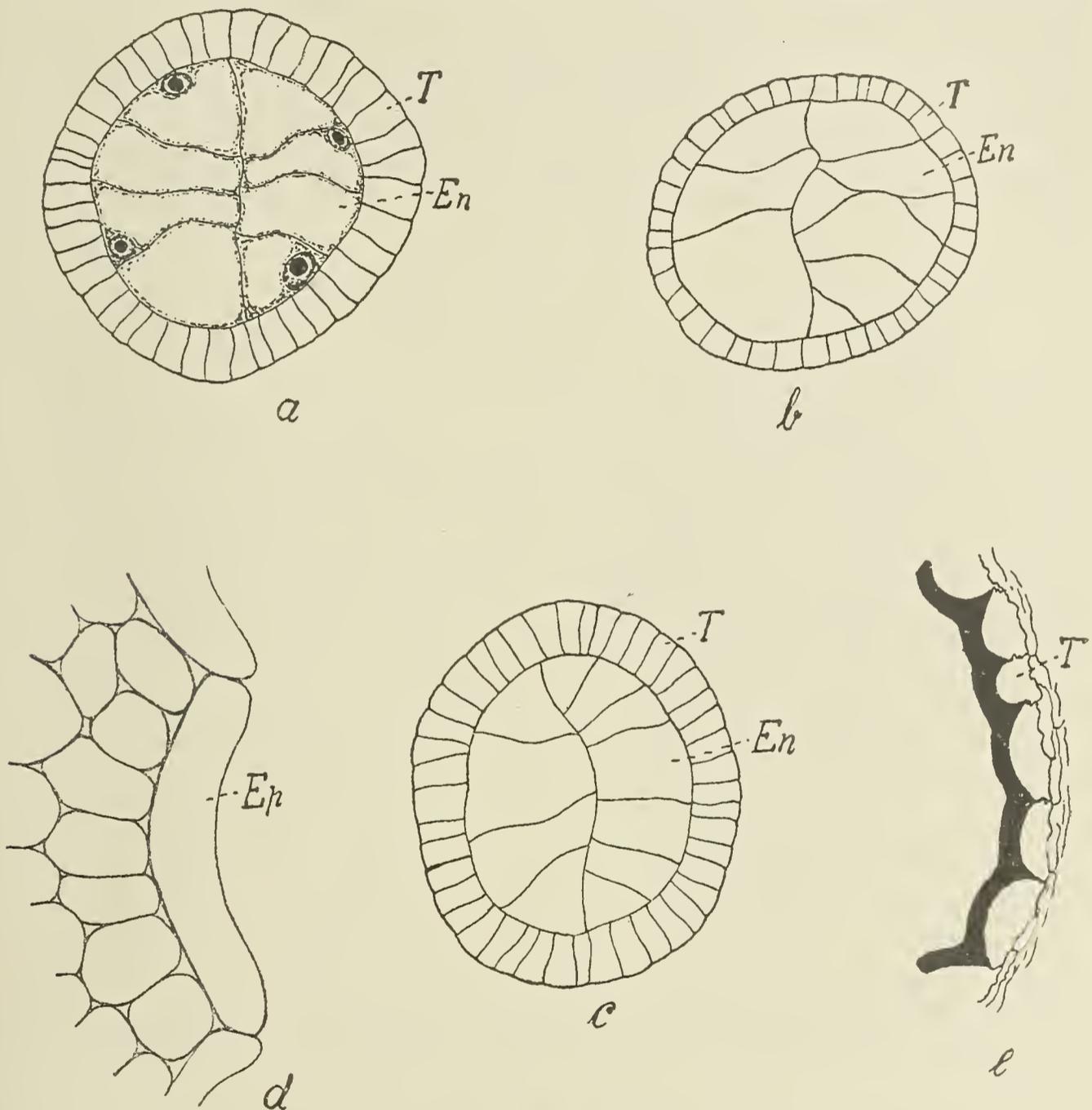


Fig. 38. *Pedicularis palustris*. a, b, c) Querschnitte durch junges Endosperm. — d) Partie der Epidermis. — e) Partie des Tapetums mit der verdickten, kutinisierten Innenwand. — Vergr. a, c = 210; b = 125; d, e = 400.

ich sogar beobachten, daß noch gar kein Kern in das schon ziemlich ausgebuchtete Haustorium eingedrungen war, sondern 3 derselben in der Nähe im Mikropylhaustorium lagen. Es scheint mir diese Tatsache von ziemlicher Wichtigkeit zu sein; ich werde später eingehender darauf eintreten. — Daß beide Teile der Mikropylzelle als Haustorien funktionieren, dafür spricht ihr dichtes, stark färbbares Plasma. Man kann zudem bemerken, daß vom Hilus eine Reihe gestreckter Zellen zur Mikropyle hinüberführen, die sehr inhaltsreich sind und sich namentlich auf spätern Stadien von den

umgebenden plasmaarmen Zellen unterscheiden. Der Plasmainhalt der Aussackung beginnt nun allmählich seine Struktur zu verändern, um das bekannte Zellulosebalkennetz zu bilden. Er wird körnig, ordnet sich in mehr oder weniger starke Stränge, in denen alsbald feine Linien aufzutreten beginnen (Fig. 12 Taf. I/II). Tischler (78) will die Balkenbildung auf eine Verschmelzung von stärker lichtbrechenden Körnern zurückführen, die sich zu feinen Fäden vereinigen, welche dann durch Appositionswachstum allmählich dicker und fester würden. Es scheint mir diese Annahme jedenfalls annehmbarer als die Hautschichttheorie Janse's (39), besonders, da man in der Tat mit zunehmender Balkenbildung eine Abnahme der Körner beobachten kann. Tischler glaubte, daß dabei die in den Integumentzellen gespeicherte Stärke als Baustoff verwendet werde; doch ist dies kaum anzunehmen, da die Nahrungszufuhr, solange

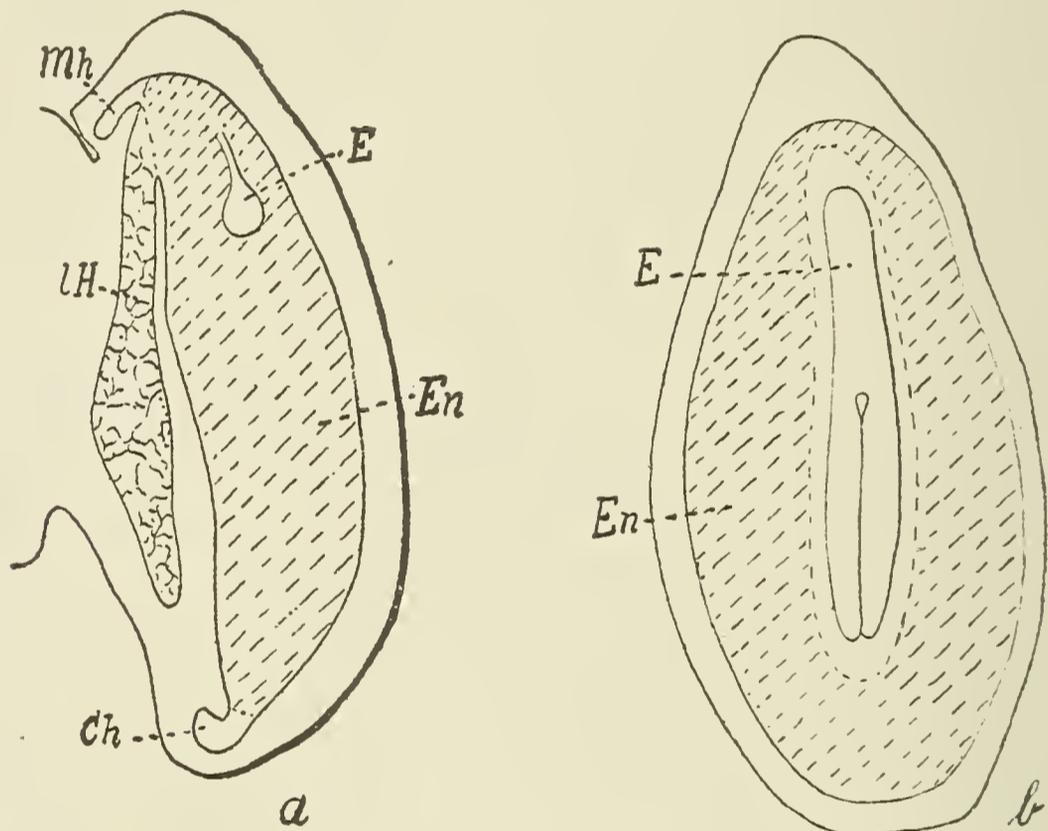


Fig. 39. *Pedicularis palustris*. a) Junger Same mit Zellulosebalken im lateralen Haustorium. — b) Reifer Same. -- Vergr. a = 40; b = 25.

eine solche überhaupt vorhanden ist, jedenfalls zur Hauptmasse vom Hilus her erfolgt und das Integument zu dieser Zeit bereits stärkeleer erscheint. Wie Tischler konnte auch ich beobachten, daß die Zellulosebildung meist am Rande beginnt und gegen das Innere fortschreitet; an der Peripherie finden sich daher meist zahlreichere und dickere Balken. — Die Kerne des lateralen Haustoriums — es sind deren im ganzen 4, nicht 1 wie Tischler angibt — beginnen bald, nachdem sie in dasselbe eingewandert sind, sich stark zu verändern. Sie nehmen bedeutend an Größe zu, ebenso ihre Nukleolen; die chromatische Substanz tritt immer schärfer als ziemlich grobkörnige Stücke hervor; die Kerne bekommen unregelmäßige Gestalt, und in den Nukleolen werden zahlreiche Vakuolen sichtbar. Während die 4 Kerne kurz nach ihrer letzten Teilung, wenn sie

also noch im eigentlichen Mikropylhaustorium (Mh. Fig. 35 u. 36 a) liegen, eine durchschnittliche Größe von 12—15  $\mu$  erreichen, kann man schon zur Zeit, wo das laterale Haustorium sich eben auszustülpen beginnt, einen Größenzuwachs von 3—4  $\mu$  konstatieren, und auf Stadien, wo das Endosperm aus etwa 12 Zellen sich zusammensetzt, konnte ich schon Kerne mit 25  $\mu$  Länge und 16—19  $\mu$  Breite messen, deren Nukleolen einen Durchmesser von 10,5  $\mu$  erreicht hatten. Mit der weitem Größenzunahme ändert sich auch stetig das Bild dieser Kerne. Die vorher scharfen Umrisse der Chromatinkörner werden verschwommen. Die chromatische Substanz nimmt flockige Struktur an; neben größern Fetzen sind auch ganz kleine Körner bemerkbar (Fig. 11 Taf. I/II). Nach und nach findet eine starke Ansammlung des Chromatins an der Peripherie statt, wobei der Kern, wie auch der Nukleolus, zugleich amoebenartige Fortsätze zu treiben anfängt. Je größer die Kerne werden, desto mehr nimmt die chromatische Substanz im Innern ab, und bei ganz degenerierten Kernen beginnt der Nucleolus zu zerfallen. Dabei haben aber die Kerne schon ganz gewaltige Dimensionen angenommen, so konnte ich solche mit 60, 70, 84, ja sogar einmal mit 135  $\mu$  Länge vorfinden. — Die Vorgänge der Kernveränderung, wie ich sie eben beschrieben habe, stehen zum Teil in Gegensatz zu denjenigen, die Tischler (78) anführt. Einmal kann nicht, wie schon oben erwähnt, von 1 Kern des Embryosackauswuchses gesprochen werden, sondern immer sind 4 Kerne in der Haustorialzelle anzutreffen, die dann ganz oder teilweise in das laterale Haustorium einwandern. Wenn Tischler ferner von einer „deutlichen Einschnürung“ als dem „Beginn der Fragmentation“ spricht, so muß ich hinzufügen, daß eine solche nur höchst selten zu beobachten ist, erst in ganz späten Stadien eintritt und alsdann als ein bloßer, durch die auf dem äußersten Punkte angelangte Degeneration bedingter Zerfall des Kerns in unregelmäßige Stücke aufgefaßt werden muß, der von der amitotischen Teilung wohl zu unterscheiden ist. Solche „nukleolenartige Gebilde“ außerhalb des Zellkerns, wie sie Tischler gesehen haben will, konnte ich nie nachweisen. Wenn ich seine Fig. 10 und 11 Taf. II betrachte, die bei einer Vergrößerung von 660 gezeichnet wurden, und sie mit meiner Fig. 11 Taf. I/II (Vergr. 400) vergleiche, scheint es mir ziemlich gewiß, daß das, was Tischler als Kern bezeichnet, nur die Nukleolen sind. Wahrscheinlich konnte er infolge mangelhafter Färbung — es ist in der Tat auf diesem Stadium schwierig, gut gefärbte Präparate zu erhalten — die chromatische Substanz nicht vom dichten Plasma unterscheiden. In den gleichen Irrtum verfiel er wohl auch bei der Interpretation seiner Fig. 3 Taf. I, wo er von einem Zerfall des Kerns in 4 Stücke spricht. Dies wird mir noch gewisser, wenn ich die Angaben Tischlers betreffs des spätern Verhaltens der Kerne heranziehe (S. 8): „Die einzelnen Kernstücke reißen nun bald dichte Plasmaballen an sich, so daß Bilder entstehen, wie sie auf Fig. 2 und 3 uns vorgeführt werden“. Dieses vermeintliche „Anschreiben von Plasmaballen“ ist, wie mir scheint, lediglich auf mangelhafte Präparation zurückzuführen. Die

„Plasmaballen“ entsprechen sehr wahrscheinlich der chromatischen Substanz.

Während der Veränderungen, die mit der Mikropylhaustorialzelle vorgegangen sind, hat auch die Chalazahaustorialzelle ein anderes Aussehen erhalten. Sie beginnt sich stark zu verlängern, die Antipoden aufzulösen und in den Nucellusstrang einzudringen, denselben vollständig resorbierend, höchstens auf den Seiten noch zerdrückte Zellen übrig lassend (Fig. 34b). Sie senkt sich auch eine Strecke weit in das Chalazagewebe ein unter leichter Verbreiterung. Der Inhalt ist stets dicht und stark färbbar und nimmt später körnige Struktur an. Die Kerne zeigen dasselbe Verhalten wie im lateralen Haustorium, werden also auch stark hypertrophiert und gehen schließlich ganz zu grunde. —

Verfolgen wir noch kurz die Entwicklung des Integumentes! Seine innerste Schicht, das Tapetum, folgt dem Endosperm während seiner ganzen Entwicklung und befindet sich eine Zeit lang in lebhafter Teilung (Fig. 37a). Nach und nach hört diese aber auf, und eine Dehnung der Zellen setzt ein, eine große zentrale Vakuole tritt auf und verdrängt den Plasmahalt auf einen Wandbeleg. Zugleich wird die anfangs nur mäßige Kutinisierung der Innenwände immer intensiver und erreicht schließlich eine auffallende Mächtigkeit. Schon bei Doppelfärbungen mit Hämatoxylin-Eosin tritt sie als prachtvoll rot gefärbte Lamelle, die sich auch eine kurze Strecke weit auf die Seitenwände erstreckt, hervor (Fig. 38e). Schließlich kollabieren die Seitenwände der Tapetenzellen und der Inhalt der letztern ist nur noch als braune Masse erkennbar, die als dichter Mantel das große Endosperm umgibt. Die übrigen Zellen des Integumentes dehnen sich während der Endospermentwicklung stark; während aber die äußersten ihre Membranen verdicken, werden die innersten mehr und mehr zusammengedrückt, sodaß der reife Same nur eine dünne Samenschale erhält. Die Zellen der Epidermis strecken sich stark tangential und verdicken die Innen- und Seitenwände, indes die dünn gebliebenen Außenwände meist in das Zelllumen hineinragen (Fig. 38d).

Die Entwicklung der Eizelle erfolgt ziemlich spät. Erst wenn diese sich zu einem langen Schlauch verlängert hat, tritt die erste Querteilung auf, welche die eigentliche Embryokugel vom Träger abschnürt. Durch eine Längs- und eine Querteilung zerfällt die Kugel in Quadranten, indes die Trägerzelle sich durch neue Wände, die immer an der Spitze angelegt werden, weiter teilt. Hofmeister (35) gibt an, daß bei *P. silvatica* nur in einer der 4 Quadrantenzellen dauernde Zellvermehrung eintrete, während die andern 3 Zellen mehr und mehr zur Seite geschoben würden. Für *P. palustris* und die andern von mir untersuchten Pedicularisarten (*P. silvatica* war mir leider nicht erhältlich) trifft dies nicht zu, vielmehr entwickeln sich dieselben in gewohnter Weise, woraus ich zu schließen geneigt bin, daß jedenfalls auch *P. silvatica* sich so verhalte. Der Embryo von *P. palustris* zeigt im ausgewachsenen Samen eine durchaus normale und wohlentwickelte Ausbildung und nimmt mit seinen langen Kotyledonen etwa  $\frac{3}{4}$  der Endospermlänge ein (Fig. 39b). —

Zum Schlusse mag noch ein Fall von anormaler Fruchtknotenbildung erwähnt werden, der dem für *Verbascum nigrum* angeführten stark gleicht. Die Ursache scheint aber hier im Vorhandensein eines tierischen Parasiten zu liegen, der in der Scheidewand sitzt und einen Teil des Gewebes zerstört hat (Fig. 40c). Oberhalb desselben hat sich in der einen Hälfte des Fruchtknotens ein zweiter,

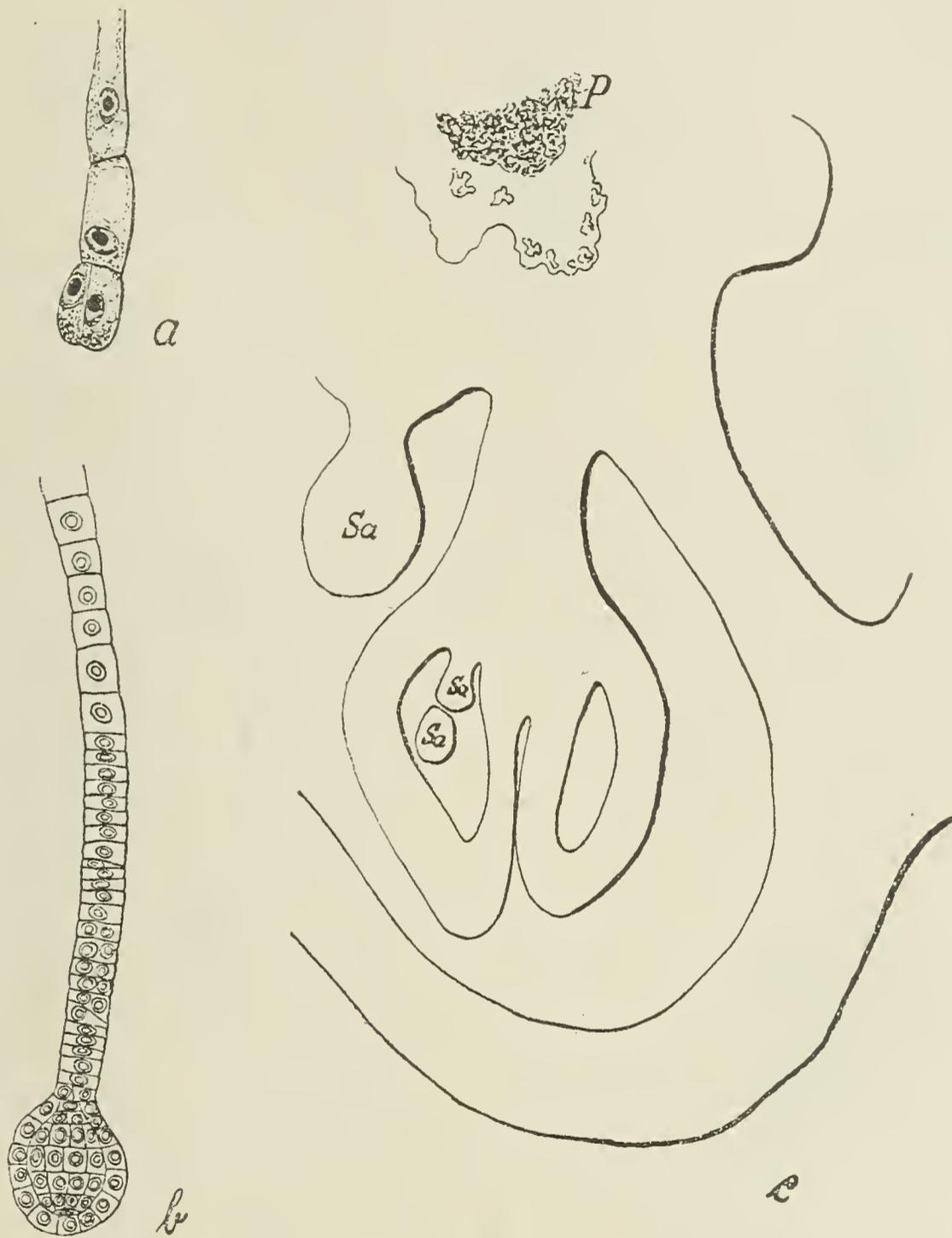


Fig. 40. *Pedicularis palustris*. a) Zweizelliger Embryo. — b) Mehrzellige Embryokugel. — c) Anormaler Fruchtknoten. Sa = Samenanlage. Bei P ein Parasit in der Scheidewand. — Vergr. a = 400; b = 210; c = 70.

kleiner Fruchtknoten gebildet, der eine Anzahl allerdings in der Entwicklung stark zurückgebliebener Samenanlagen enthält.

## 16. *Pedicularis verticillata* L.

Die von mir untersuchten *Pedicularis*arten zeigen alle in der Entwicklung der Samen weitgehende Übereinstimmung, sodaß ich mich bei Besprechung der folgenden mit kurzen Angaben begnügen werde. —

Die Tetradenteilung der Archesporezelle erfolgt meist schon, wenn das Integument kaum die halbe Höhe des Nucellushöckers erreicht hat. Es entstehen auch hier 4 hinter einander liegende Zellen; doch konnte ich einige bemerkenswerte Ausnahmen konstatieren. In 2 Samenanlagen eines Fruchtknotens — es war dies allerdings das einzige Beispiel --- fand ich, daß statt 4 Zellen nur

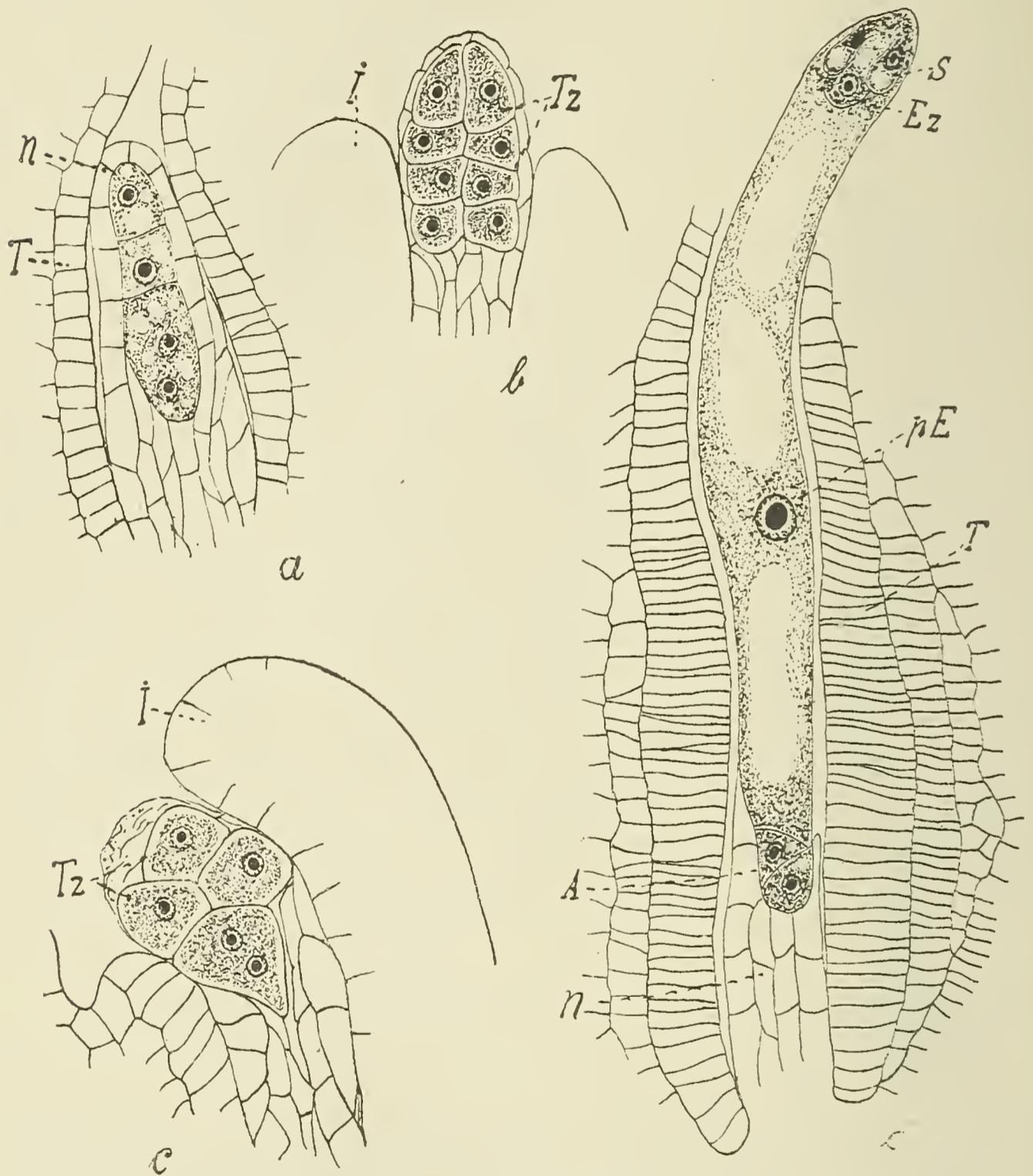


Fig. 41. *Pedicularis verticillata*. a) Nur 3 Tetradenzellen. — b) 2 Tetradenreihen neben einander. — c) Verschiebung der Tetradenzellen. — d) Embryosack vor der Befruchtung. — Vergr. 400.

deren 3 entstanden waren, von denen die hinterste 2 Kerne enthielt (Fig. 41a). Also war hier offenbar eine Reduktion der Teilungsschritte eingetreten, in dem Sinne, daß bei der zweiten Teilung sich nur noch zwischen den vordern 2 Kernen eine Zellwand ausbildete, hinten aber eine Zellteilung unterblieb. In mehreren andern Fällen konnte ich 2 Tetradenreihen neben einander nachweisen und zwar

schien dies bei Pflanzen, die ich vom selben Standort bezogen hatte, ziemlich häufig vorzukommen, während andere hinwiederum fast immer die normale Ausbildung zeigten. Fig. 41 b gibt ein solches Bild, wo 2 Tetradenreihen im selben Nucellus vorkommen; man kann bemerken, daß der Nucellus bei dieser Pflanze überhaupt breiter ist und daß die die beiden Tetradenreihen begrenzende epidermale Schicht schon ganz zerdrückt erscheint, obschon das Integument erst die halbe Höhe des Nucelluskegels erreicht hat. Es gelang mir indes nie, 2 neben einander sich entwickelnde Embryosäcke aufzufinden; die eine der Tetradenreihen muß der andern immer weichen. Nicht selten kommt es auch vor, daß die Zellen ein und derselben Tetradenreihe nicht sofort zerdrückt werden, sondern sich auffallend lange erhalten, jedenfalls großen Turgor besitzen und daher von der hintersten Zelle einfach zur Seite gedrückt werden; so kann man in Fig. 41 c bemerken, daß die hinterste Zelle bereits eine Kernteilung eingegangen ist, sich also offenbar zum Embryosack entwickeln wird, indes die 2 davorliegenden stark verschoben worden sind und infolgedessen neben einander liegen. Von der bekleidenden Nucellusschicht sind nur noch Spuren wahrzunehmen. — Die weitere Entwicklung des Embryosackes erfolgt in normaler Weise. Derselbe erreicht auch hier bedeutende Länge und ist immer mehr oder weniger gekrümmt, die Samenanlage also campylootrop. Bei einzelnen Samenknospen ist die Krümmung ziemlich stark und kann bis  $90^\circ$  betragen; dies ist namentlich dann der Fall, wenn die Samenknospen sich infolge Platzmangels stark zu drücken beginnen. Ich konnte sogar beobachten, daß in gewissen Fällen der Embryosack am weitem Vorwachsen verhindert wurde, sich an der Umbiegungsstelle des Integumentes etwas verbreiterte und dort den Eiapparat ausbildete. Die Verschmelzung der Polkerne, die an Größe die übrigen Kerne bedeutend übertreffen, scheint immer in der Mitte des Embryosackes zu erfolgen. Die Antipoden finden sich in Dreizahl und sind gut entwickelt; ihre Wände stehen etwas schief zur Embryosackwand (Fig. 41 d). Darunter kann man, wie bei der vorhergehenden Art stets noch einen ziemlich großen Nucellusrest aus gestreckten, sich schwach färbenden Zellen bemerken. Ein ins Auge fallender Unterschied gegenüber *P. palustris* findet sich bezüglich der Lage und Ausbildung der Tapetenschicht. Diese umgibt hier, wie aus Fig. 41 d hervorgeht, den Nucellus und mehr als die Hälfte des Embryosackes. Ihre Zellen sind stark wie sonst bei keiner der untersuchten Pflanzen in die Quere gestreckt, sehr schmal tafelförmig und ganz mit Plasma vollgepfropft. Merkwürdigerweise zeigen auch noch 1—2 daranstoßende Zellschichten des Integuments ganz ähnliches Aussehen, doch nur in der mittlern Zone (Fig. 41 d).

Das Endosperm geht auch hier aus einer unter der Mitte des Embryosackes auftretenden Mutterzelle hervor und ist im jungen Zustand mit Plasma reichlich erfüllt, später dehnen sich die Zellen stark, um zuletzt durch zahlreiche Teilungen wieder in kleinere zu zerfallen. Im reifen Samen ist es dicht mit Stärke gefüllt, unterscheidet sich also hierdurch von *P. palustris*. Aus der obersten und

untersten der drei ersten Endospermzellen entwickeln sich die Haustorien. Die Mikropylhaustorialzelle enthält wieder 4 Kerne und treibt bald nach dem Auftreten der ersten eigentlichen Endospermzellen eine gegen die Raphe hin gerichtete seitliche Ausbuchtung, das laterale Haustorium. Meist wandern alle 4 Kerne, doch nicht zugleich, in dasselbe ein und beginnen bald stark zu hypertrophieren. Ich konnte in spätern Stadien, wenn das Endosperm zu einem kompakten Gewebekörper herangewachsen ist, Kerne von 120—130  $\mu$  Länge und 60—65  $\mu$  Breite messen. Das dichte, anfangs körnige Plasma des lateralen Haustoriums läßt bald ein deutliches Netz von Cellulosebalken erkennen, die, wie mir schien, etwas stärkere Ausbildung erlangen, als bei *P. palustris*. Daß auch das eigentliche Mikropylhaustorium, das einfach den obersten Teil des Embryosackes darstellt, sich aber nicht tiefer in das Mikropylgewebe einsenkt,

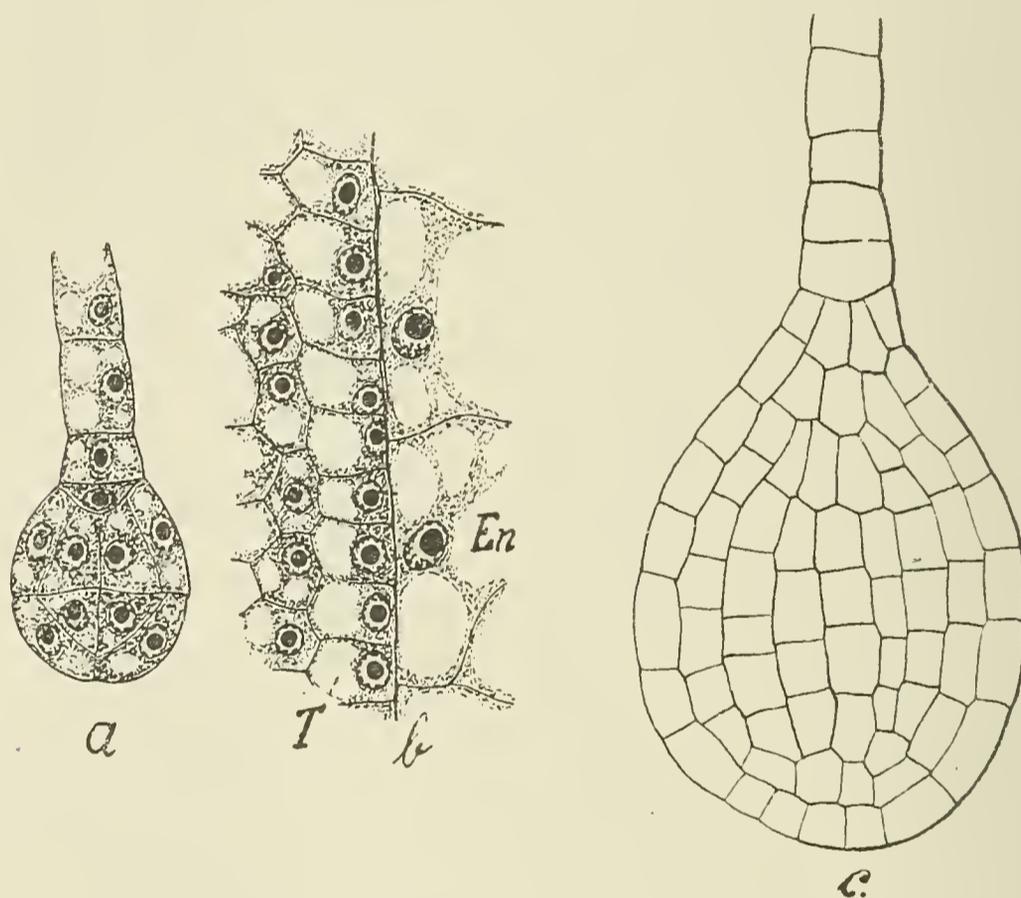


Fig. 42. *Pedicularis verticillata*. a) 8zelliger Embryo. — b) Tapeten- und angrenzende Endospermzellen. — c) Embryo. — Vergr. 400.

sondern sich einfach mit den umgebenden Zellen streckt, als solches funktioniert, dafür spricht nicht bloß sein Plasmagehalt, sondern auch der Umstand, daß zwischen der Mikropyle und dem Hilus einige langgestreckte, plasmareiche, offenbar der Leitung dienende Zellen auftreten. Bei der weitem Entwicklung des Nährgewebes werden die beiden Mikropylhaustorien wie bei *P. palustris* allmählich nach außen gedrängt und bilden dann mit den umgebenden Zellen die bekannten „Anhängsel“ der Samen. — Das Chalazahaustorium resorbiert früh die Antipoden und den Nucellusrest und dringt eine Strecke weit in das darunter liegende Chalazagewebe ein. Es ist lange dicht mit Plasma erfüllt, wird aber später teilweise vom Endosperm verdrängt, indem dieses auf spätem Stadien vorzuwachsen

beginnt und das Plasma des Haustoriums von den Seiten her teilweise umschließt. Die an das Haustorium angrenzenden Zellen des Nährgewebes setzen sich dabei ziemlich scharf von den übrigen ab, indem sie regelmäßiger angeordnet erscheinen und bedeutend reichern Plasmahalt aufweisen. Auch kann in ihnen wenig oder gar keine Stärke gefunden werden, solange das Haustorium in Tätigkeit ist; erst weiter oben tritt solche auf.

Die Zellen des Tapetums treten nach der Befruchtung in lebhaftere Teilung und bekleiden das Endosperm auf seiner ganzen Oberfläche, ausgenommen die beiden Stellen, wo es an die Haustorien grenzt. Ihr Aussehen verändert sich aber zusehends; sie dehnen sich allmählich in die Länge, nehmen dafür aber an Breite ab, so daß die anfänglich tafelförmigen Zellen sich wieder mehr der kubischen Form nähern. Zugleich tritt im Innern eine große Vakuole auf; man kann dabei vielfach beobachten, daß der Kern der innern Wand, die stark kutinisiert wird, anliegt. Die angrenzenden Endospermzellen zeigen jedoch keinerlei Erscheinungen, die auf irgend eine Beziehung zwischen ihnen und den Tapetenzellen schließen ließen (Fig. 42b). Diese werden mit dem weitergehenden Wachstum des Endosperms schließlich zusammengedrückt und degenerieren. Auch die übrigen Zellen des Integuments, ausgenommen die äußersten, fallen demselben Schicksal anheim. — Die Entwicklung des Embryos geschieht, wie die Fig. 42 a u. c dartun, in durchaus normaler Weise.

### 17. *Pedicularis caespitosa* Sieb.

Die Teilung der Archesporzelle erfolgt sehr früh, wenn das Integument erst als schwacher Höcker ausgebildet ist. Es entsteht die bekannte axile Reihe von 4 Zellen, welche von einer einzigen, hier ziemlich stark entwickelten Nucellusschicht umgeben werden. Die hinterste Tetradenzelle beginnt sich alsbald zu vergrößern und sendet nach hinten einen schmalen Fortsatz in das Nucellusgewebe, scheint also, da die davorliegenden Schwesterzellen ziemlich lange erhalten bleiben, zuerst hauptsächlich in dieser Richtung zu wachsen (Fig. 43a). Nachher erfolgt das Wachstum hingegen nur noch nach vorn, wobei der umgebende Nucellusmantel mehr und mehr zerdrückt wird. Der befruchtungsreife Embryosack zeigt die für alle untersuchten Pedicularisarten charakteristische lang gestreckte, schmale, mehr oder weniger gekrümmte Form. Noch bevor Eiapparat und Antipoden fertig gebildet sind, entfernen sich die beiden Polkerne von den Enden und nehmen bedeutend an Größe zu. Auch hier konnte ich, wie bei *P. palustris* bemerken, daß ihre Verschmelzung nicht streng lokalisiert ist und in den verschiedenen Samenanlagen eines Fruchtknotens auch zu ganz ungleicher Zeit erfolgen kann. Es wurden Fälle gefunden, wo der primäre Endospermkern die Mitte des Embryosackes einnahm, aber auch solche, wo die beiden Polkerne sich im obern Drittel vereinigten oder sogar noch vollständig getrennt ganz in der Nähe des Eiapparates lagen. Die dabei zu Tage tretenden Verschmelzungsfiguren sind dieselben, wie ich sie für *P. palustris* angegeben habe. In einem Embryosack

fand ich jedoch die Vereinigung von 3 Kernen; woher der dritte stammte, konnte nicht entschieden werden. Dieser außergewöhnliche Fall der Verschmelzung dreier Kerne zum primären Endospermkern steht übrigens nicht vereinzelt da in der Literatur, so erwähnen z. B. Ernst (16) und Meier (52) dasselbe Phänomen. Die Antipoden scheinen früh zu degenerieren, wenigstens konnte ich schon zur Zeit, da die Polkerne noch frei nebeneinander liegen, stark verkümmerte antreffen. Sie sind zwar stets in Dreizahl vorhanden, nehmen aber sehr verschiedene Lage ein; so findet man sie bald nebeneinander, bald schief oder fast vollständig hintereinander (Fig. 43b). Das Tapetum ist schon auf sehr frühen Stadien deutlich erkennbar und bekleidet die hintere Hälfte des Embryosackes, erreicht aber seine größte Entwicklung in der Nähe der

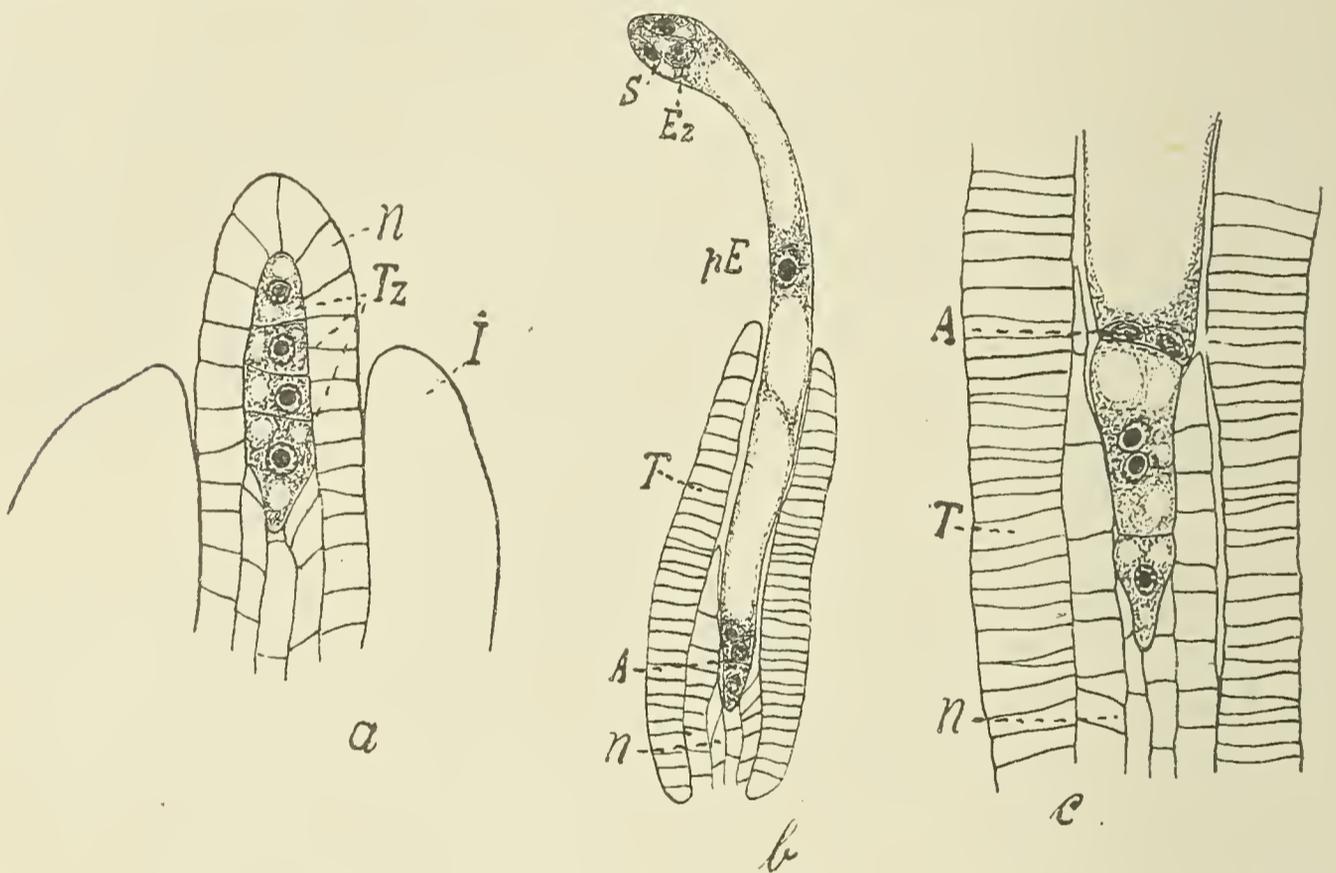


Fig. 43. *Pedicularis caespitosa*. a) Tetradszellen. — b) Embryosack vor der Befruchtung. — c) Hinteres Ende eines Embryosackes und 2 unentwickelt gebliebene Embryosäcke. — Vergr. a und c = 400, b = 210.

Antipodengegend. Erwähnenswert ist ein in Fig. 43c dargestellter Fall von Embryosackentwicklung. Man bemerkt hinter dem Embryosack, der in durchaus normaler Weise ausgebildet ist und auch Antipoden enthält, eine große Zelle mit 2 Kernen und eine etwas kleinere mit 1 Kern. Die Lagerung dieser Zellen macht ganz den Eindruck, als ob wir es mit den hintern Tetradszellen zu tun hätten, und nicht wie gewöhnlich die hinterste der vier, sondern wahrscheinlich eine der vordern sich zum Embryosack entwickelt hätte, indes auch in der zweithintersten eine nochmalige Kernteilung erfolgt wäre. Wenn diese Deutung richtig ist, und sie scheint mir gerechtfertigt, hätten wir ein neues Beispiel dafür, daß ursprünglich allen vier Tetradszellen das Vermögen zukommt, zu Embryosäcken auszuwachsen.

Die Entwicklung des Endosperms erfolgt in der den Rhinantheen eigentümlichen Weise, indem durch zweimalige Querteilung im untern Teil des Embryosackes eine „Endospermutterzelle“ angelegt wird, aus der allein das ganze eigentliche Nährgewebe entsteht. Meist scheint dabei eine nochmalige Querteilung und erst auf diese eine Längsteilung stattzufinden. Die obere der drei ersten Endospermzellen weist wiederum 4, die unterste 2 Kerne auf, also die charakteristische Zahl. Die weitem Entwicklungsvorgänge des Samens konnten nicht beobachtet werden, da die spätern Stadien nicht erhältlich waren.

### 18. *Pedicularis recutita* L.

Die Tetradenteilung der Archesporzelle erfolgt auch hier lange bevor das Integument die Spitze des Nucellushöckers erreicht hat. Die unterste der 4 Zellen wächst zum Embryosack heran (Fig. 15 Taf. I/II), indem sie einen Fortsatz in das dahinter liegende Nucellusgewebe treibt und alsdann die vordern Schwesterzellen verdrängt und sich weit über den Nucellus hinaus nach vorn streckt, diesen an der Peripherie zerdrückend. Bereits auf diesem Stadium kann man den Beginn der Differenzierung der Tapetenschicht beobachten. Ihre Zellen werden regelmäßig kubisch, plasmareich und färben sich intensiv. Der ausgewachsene Embryosack zeigt nichts Bemerkenswertes. Die Polkerne verschmelzen an verschiedenen Stellen; wie bei *P. palustris* wandert der obere Polkern zuweilen zum untern hinab und vereinigt sich im untern Teil des Sackes mit ihm. Die Antipoden können auch hier leicht nachgewiesen werden, doch sind sie schon zur Befruchtungszeit stark degeneriert und verschwinden bald nachher. Wenn das Endosperm aus 4 Schichten besteht, kann man etwa noch die ganz degenerierten Kerne wahrnehmen. In einigen Fällen, wo die Befruchtung eben stattgefunden haben mußte, konnte ein Ausstoßen von Nukleolarsubstanz aus dem primären Endospermkern nachgewiesen werden, es traten neben demselben mehrere kleinere Körperchen auf, die sich etwas schwächer färbten als der Nucleolus, also eine ähnliche Erscheinung wie ich sie bei *Veronica chamaedris* bemerkt habe (Fig. 14 Taf. I/II). Die Endospermentwicklung erfolgt so, daß die Mutterzelle meist in 4 übereinander gelagerte Zellen zerfällt, von denen jede durch senkrecht aufeinander stehende Längswände in 4 Zellen sich teilt (Fig. 44 a). *Pedicularis recutita* ist also in dieser Beziehung leicht von *P. palustris*, wo meist nur 2 Etagen, manchmal auch 3 entstehen, zu unterscheiden. In der Folge strecken sich die Zelllagen stark, meist zuerst die oberste, wobei große, zentrale Vakuolen auftreten. Diese Streckung ist immer verbunden mit einer Vermehrung der angrenzenden Tapetenzellen und einem dadurch bedingten Wachstum der mittlern Zone des jungen Samens. Meist sind die nächsten Teilungen noch regelmäßig verlaufende Längsteilungen, so daß man auf Querschnitten 8 Endospermzellen finden kann. Dann aber beginnen die Wände bald in dieser, bald in jener Richtung angelegt zu werden (Fig. 44 c). Im reifen Samen stellt das Nährgewebe einen massigen, kompakten Körper dar, der

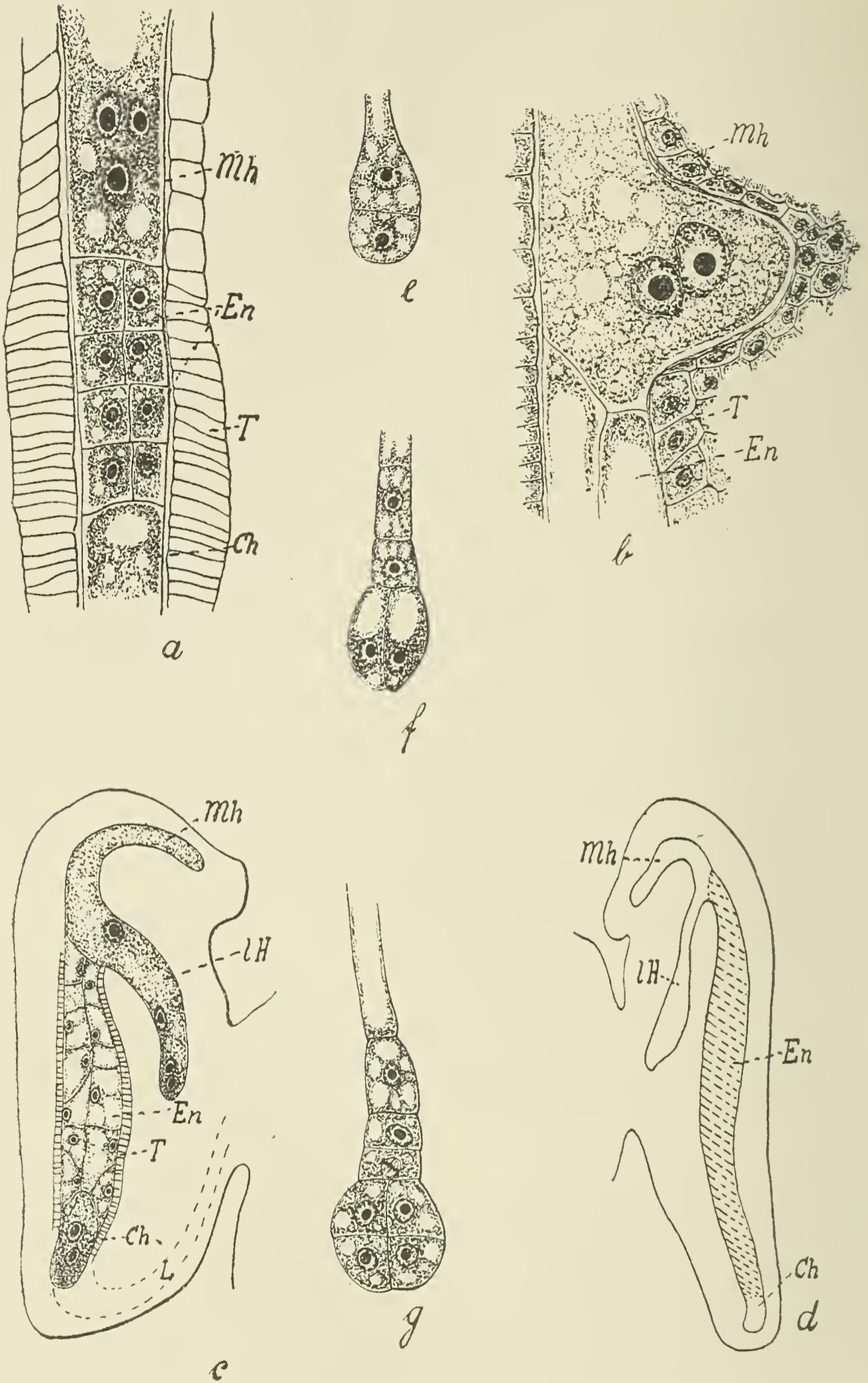


Fig. 44. *Pedicularis recutita*. a) Endosperm nach den ersten Teilungen. — b) Beginn der „Ausstülpung“. — c) Samenanlage mit jungem Endosperm. — d) Samenanlage mit älterem Endosperm. — e) Eizelle nach der ersten Teilung. — f) Zweizelliger Embryo. — g) Vierzelliger Embryo. — Vergr. a, b, e, f, g = 400; c = 70; d = 40.

ringsum von der Tapetenschicht begrenzt wird, deren Zellen sich inzwischen stark vergrößert und auf den Innenmembranen eine Cuticula ausgebildet haben, später aber zerdrückt werden. Die Anlage der Haustorien geschieht auf ganz ähnliche Weise wie bei den vorher beschriebenen Arten (Fig. 44 a, b). Das Mikropylhaustorium, das von Anfang an 4 Kerne enthält — in einigen wenigen Fällen konnte ich 6 zählen — treibt eine starke seitliche Aussackung, das laterale Haustorium, in welche 2—4 Kerne wandern und sich in der charakteristischen Weise vergrößern, womit schließlich ihre Nukleolen in mehrere Stücke zerfallen, die chromatische Substanz aber meist mehr oder weniger in Zusammenhang bleibt. Es konnten auch hier hypertrophierte Kerne bis zu 80 und 100  $\mu$  Länge gemessen werden. In spätern Stadien bildet sich an Stelle des körnigen Plasmas ein typisches Zellulosebalkennetz aus. Das Chalazahaustorium senkt sich ziemlich tief in das Gewebe und biegt leicht gegen den Leitungsstrang hin um. Es enthält auch in späten Stadien noch dichtes, sich braun färbendes Plasma.

### 19. *Pedicularis tuberosa* L.

Schnitte durch ganz junge Blütenknospen zeigen die subepidermale, in der axilen Zellreihe des ziemlich breiten Nucellushöckers gelegene, großkernige Archisporozelle. In einigen wenigen Fällen schienen mir deren 2 nebeneinander vorzukommen, doch fand ich nie mehr als eine in Teilung getreten. Der Embryosack nimmt seinen Ursprung aus der hintersten von 4 Tetraden und dringt zuerst leicht in den Nucellus ein, durchbricht dann den Nucellusmantel und wächst in der bekannten Weise nach vorn. Sein Aussehen gleicht dem der übrigen Arten vollständig, nur kann man schon früh ziemlich viel Stärke darin bemerken. Das Tapetum bekleidet den Nucellusrest und die untere Hälfte des Embryosackes und erreicht in der Antipodengegend seine stärkste Entwicklung. Die Verschmelzung der beiden Polkerne findet bald in der Mitte, bald aber auch im obern Teil des Embryosackes statt und gibt Bilder, wie sie Fig. 16 Taf. I/II darstellt. Die Antipoden erreichen mitunter eine Größe, wie ich sie sonst bei keiner Pedicularisart beobachten konnte (Fig. 45 a). In vielen Fällen findet man sie jedoch schon zur Zeit der Befruchtung in Degeneration, in andern erhalten sie sich länger und können nach dem Auftreten der ersten Endospermzellen noch nachgewiesen werden. Doch sind sie alsdann stark verkümmert, und nicht selten kann man bemerken, daß ihre Membranen vollständig aufgelöst sind und die Plasmareste mit den degenerierten Kernen vom vordringenden Chalazahaustorium zur Seite gedrückt werden (Fig. 45 b). — Es mag noch erwähnt werden, daß bei *P. tuberosa* hie und da 2 Embryosäcke vorzukommen pflegen. Fig. 46 a zeigt einen solchen Fall, wo dieselben schief hintereinander liegen und mit vollständigem Eiapparat versehen sind; die Polkerne des einen befinden sich noch getrennt nebeneinander, während sie im andern bereits zum primären Endospermkern verschmolzen sind. Antipoden konnten hier nicht nachgewiesen

werden, wurden aber bei einem andern Beispiel beobachtet. Ob in diesen Ausnahmefällen die Embryosäcke aus zwei Archesporezellen oder aus verschiedenen Zellen ein und derselben Tetradenreihe hervorgegangen seien, muß dahingestellt bleiben.

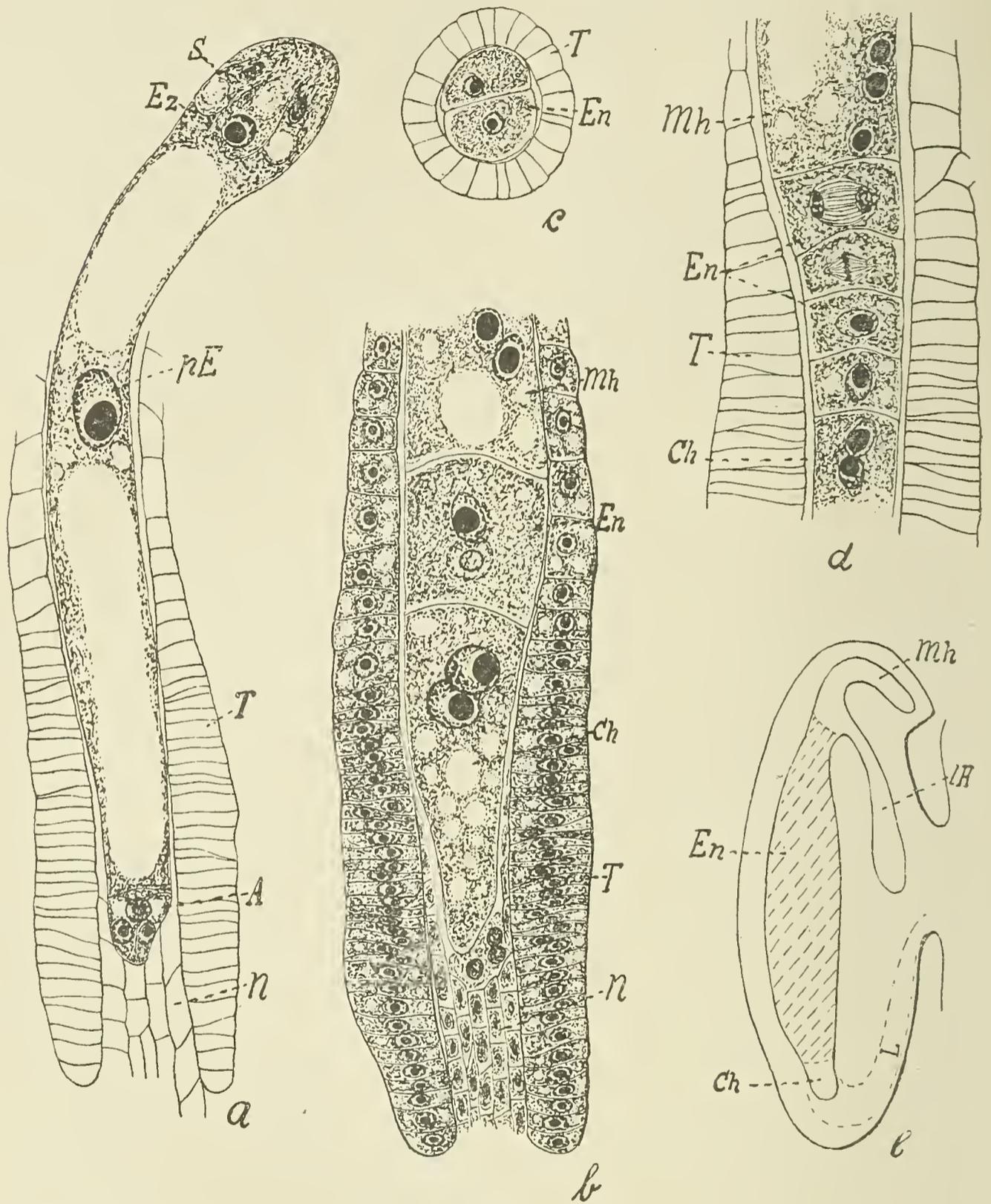


Fig. 45. *Pedicularis tuberosa*. a) Embryosack vor der Befruchtung. — b) Endospermutterzelle längsgeteilt. — c) Endosperm im Querschnitt zweizellig. — d) Endosperm aus 4 Zellschichten, oben und unten die Haustorialzellen. e) Same. — Vergr. a, b, d = 400; c = 210; e = 40.

Die Entwicklung des Endosperms scheint auch hier nicht immer nach dem gleichen Teilungsmodus zu erfolgen. Immerhin ist sie insofern gesetzmäßig, als auch hier durch zweimalige Querteilung im untern Teil des Embryosackes eine „Endospermutterzelle“ angelegt wird. Oft wird bei der ersten Teilung vom primären Endospermkern Nukleolarsubstanz in ziemlich beträchtlicher Menge in-

das umgebende Plasma ausgestoßen. Ist die erste Teilung der Endospermutterzelle eine Querteilung, so werden in der Regel 4 übereinander liegende Endospermzellen angelegt, bevor eine Längsteilung stattfindet. Tritt zuerst eine Längswand auf, so entstehen durch weitere Querteilungen 4 Doppeletagen. Mehr als 4 Zelllagen zu 1 oder 2 Zellen konnte ich nie beobachten, immer traten auf diesem Stadium weitere Längsteilungen auf, welche die einzelnen Etagen in 4 oder 8 Zellen zerlegten (Fig. 46 b). Fig. 45 d zeigt, wie die eine von den 2 nebeneinander liegenden Zellreihen zu 4 Zellen eben in weitere Längsteilung getreten ist, während die andere, dahinter liegende (in der Figur nicht sichtbare) noch ungeteilt ist. Aus der Figur geht auch hervor, daß die Teilung oben beginnt und nach unten fortzuschreiten scheint. In spätern Stadien kann man bis 8 übereinander liegende Zelletagen zu 4—8—12 Zellen vorfinden, die meist alle noch prall mit Plasma erfüllt sind, dann aber sich zu dehnen beginnen und die weitem Wände weniger gesetzmäßig anlegen. — Die Haustorien entwickeln sich in vollkommen analoger Weise, wie bei den übrigen *Pedicularis*arten. Durch die ersten Teilungen des primären Endospermkerns erhält die Mikropylhaustorialzelle 4 Kerne, die Chalazahaustorialzelle deren 2; alle hypertrophieren in der Folge.

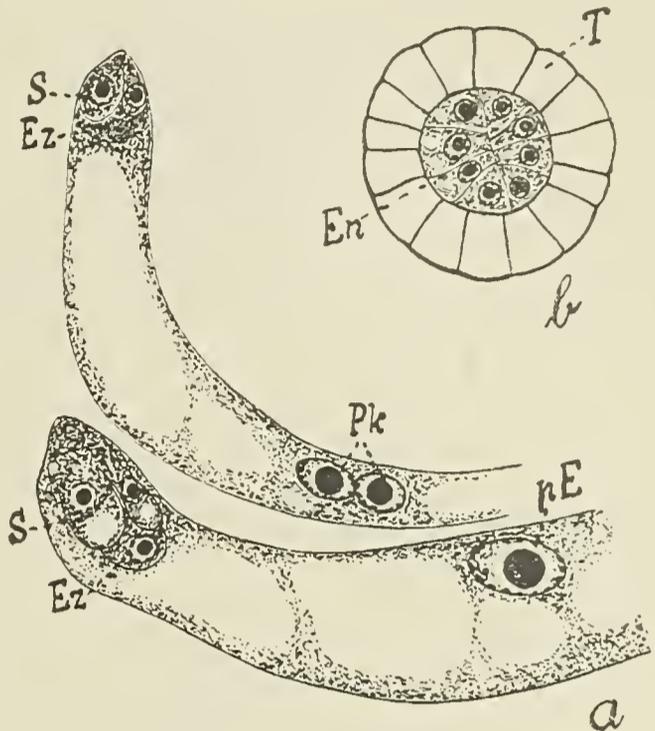


Fig. 46. *Pedicularis tuberosa*. a) 2 Embryosäcke nebeneinander. — b) Querschnitt durch junges Endosperm. Vergr. a = 400; b = 210.

## 20. *Pedicularis foliosa* L.

Es kommen auch hier hie und da 2 nebeneinander liegende Archesporzellen vor (Fig. 47 a), doch scheint immer nur eine zur Teilung zu schreiten. Der aus der hintersten der 4 Tetradenzellen (Fig. 47 b) hervorgehende Embryosack erreicht schon auf dem Vierkernstadium bedeutende Länge (Fig. 47 c) und dringt in der Folge noch weiter in den Nucellusrest ein, diesen schließlich vollständig resorbierend. *P. foliosa* kann also schon daran, daß meist im ausgewachsenen Zustande des unbefruchteten Embryosackes kein Nucellusrest mehr vorhanden ist, von den andern untersuchten Arten unterschieden werden. Infolge dieses Fehlens des Nucellus bekleiden die Tapeten hier  $\frac{2}{3}$  der Embryosacklänge. Die Polkerne zeigen ein interessantes Verhalten. Bereits bei den vorhergehenden Arten haben wir gesehen, daß ihre Vereinigung weder örtlich noch zeitlich gesetzmäßig verläuft. Hier nun scheint es in manchen Fällen zu

gar keiner Verschmelzung zu kommen. In unbefruchtet gebliebenen Samenanlagen konnte ich die beiden großen Polkerne noch getrennt

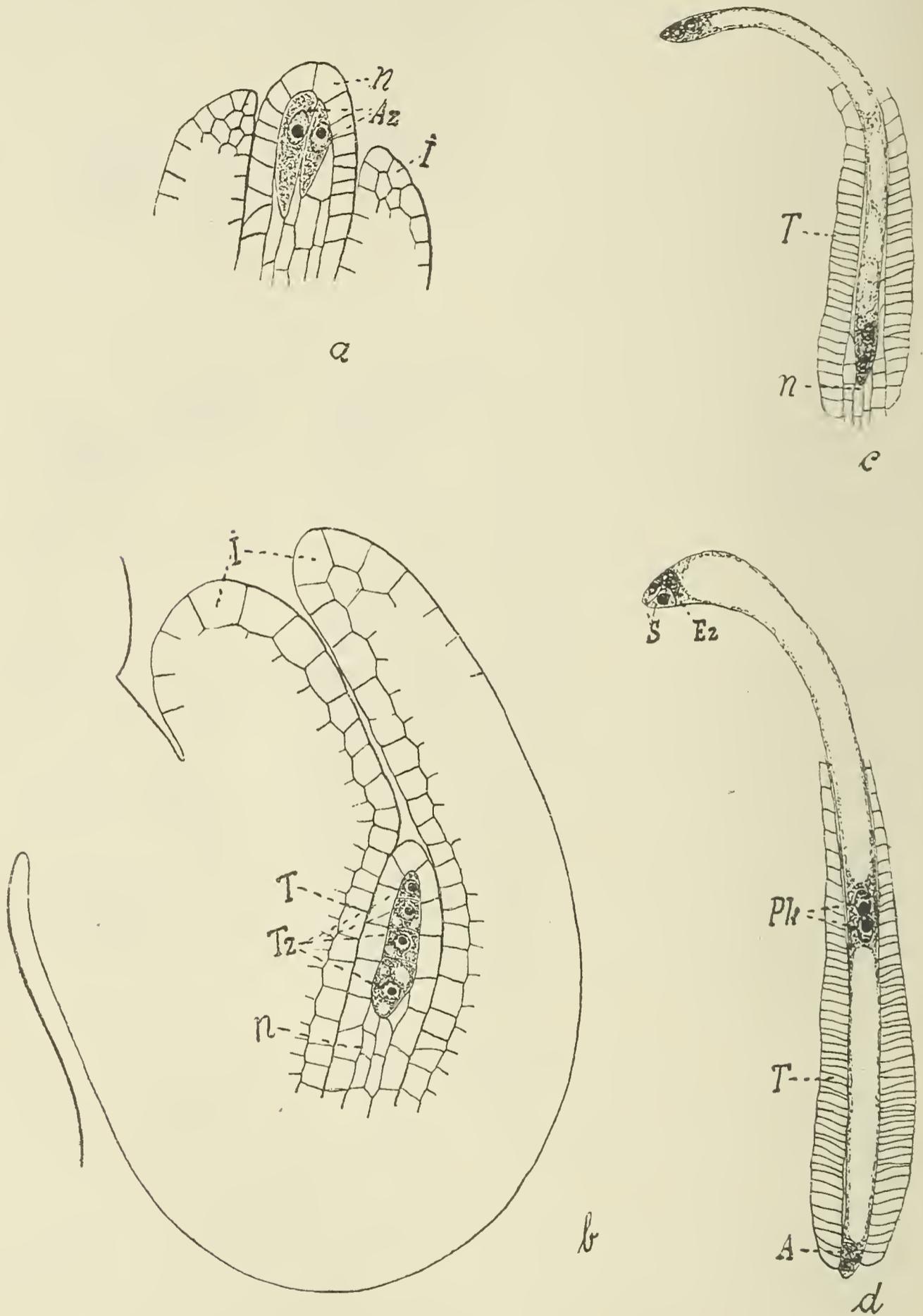


Fig. 47. *Pedicularis foliosa*. a) Nucellus mit 2 Archesporzellen. — b) Samenanlage mit Tetraden. — c) Vierkerniger Embryosack. — d) Ausgewachsener Embryosack. — Vergr. a, b = 400; c, d = 210.

antreffen. Zudem gelang es mir, in 2 Fällen das Phänomen der „Doppelbefruchtung“ zu beobachten, und zwar fand in einem Falle die Verschmelzung mit dem primären Endospermkern, im andern

aber mit den noch unvereinigten Polkernen statt (Fig. 22 und 23 Taf. I/II), also ein sicherer Beweis, daß es bald zu einer Verschmelzung derselben kommt, bald aber auch nicht. Wenn die beiden Kerne verschmelzen, findet dies in der Regel in der Mitte oder im obern Drittel des Embryosackes statt. Solche Beispiele der Vereinigung eines Spermakerns entweder mit den Polkernen oder ihrem Verschmelzungsprodukt scheinen ziemlich selten zu sein, wenigstens wurden sie bis anhin wenig beobachtet. Shibata (71, 72) erwähnt ein solches Verhalten für *Monotropa uniflora* und sucht es dort auf den Einfluß der Temperatur zurückzuführen, was aber für den vorliegenden Fall kaum anzunehmen ist. — Antipoden konnten stets wahrgenommen werden, bald gut, bald weniger gut ausgebildet. Sie verschwinden kurz nach der Befruchtung. Bemerkenswert ist, daß entsprechend dem tiefern Eindringen des Embryosackes bis zur Basis der Tapetenschicht, die ersten zwei Querwände ungefähr in der Mitte auftreten, wodurch die Chalazahaustoriumzelle von Anfang an sehr groß erscheint und sich nicht weit in das darunter liegende Gewebe einzusenken braucht. Die erste Teilung der „Endospermutterzelle“ kann auch wieder eine Längs- oder Querteilung sein. Was die beiden Haustorien anbetrifft, so zeigen sie bezüglich ihrer Ausbildung und der Zahl der Kerne keinerlei Abweichung.

Ein anomaler Fall von Endospermentwicklung möge noch angeführt werden. In einer Samenanlage hatte der Embryosack aus nicht feststellbaren Gründen eine starke Mißbildung erfahren; die Befruchtung hatte zwar stattgefunden, das Endosperm war aber nur in Form vieler freier Kerne vorhanden.

## 21. *Melampyrum silvaticum* L.

Der Fruchtknoten von *Melampyrum* enthält bekanntlich in jedem Fache nur 2 Samenanlagen, die zudem nicht in gleicher Weise gebaut sind. Schon Hofmeister (35) erwähnt für *Melampyrum nemorosum* L., daß im nämlichen Fruchtknoten zweierlei Eichen vorkämen, „halbgekrümmte, deren Mikropyle dem Dissepiment des Germen zugekehrt ist (diese sind die höher stehenden) und stärker gebogene, deren Eimund der Wand des Fruchtknotens sich zuwendet“. Dasselbe gilt auch für *M. silvaticum*; die obern Samenknospen sind halb-, die untern ganz anatrop. —

An der Spitze des Nucellushöckers kann man häufig 2 große, subepidermale Zellen, Archesporzellen, beobachten (Fig. 48a), von denen aber immer nur eine als in Teilung eingetreten gefunden wurde. Letztere erfolgt erst sehr spät, wenn das Integument schon bedeutend über die Nucellusspitze hinausgewachsen ist (Fig. 48b). Von den 4 Tetradenzellen entwickelt sich die hinterste zum Embryosack, indem sie an Größe stark zunimmt und die vordern allmählich verdrängt (Fig. 48c). Im befruchtungsreifen Zustande zeigt der Embryosack eine von den bisher beschriebenen Scrophulariaceen stark abweichende Gestalt. Er ist äußerst breit, relativ kurz und enthält einen großen Eiapparat (Fig. 48d). Seine Kerne treten

sehr deutlich hervor, färben sich, wie auch das Plasma, ausnahmsweise gut und eignen sich daher zum Studium der cytologischen Vorgänge am besten unter allen untersuchten Gattungen. Antipoden

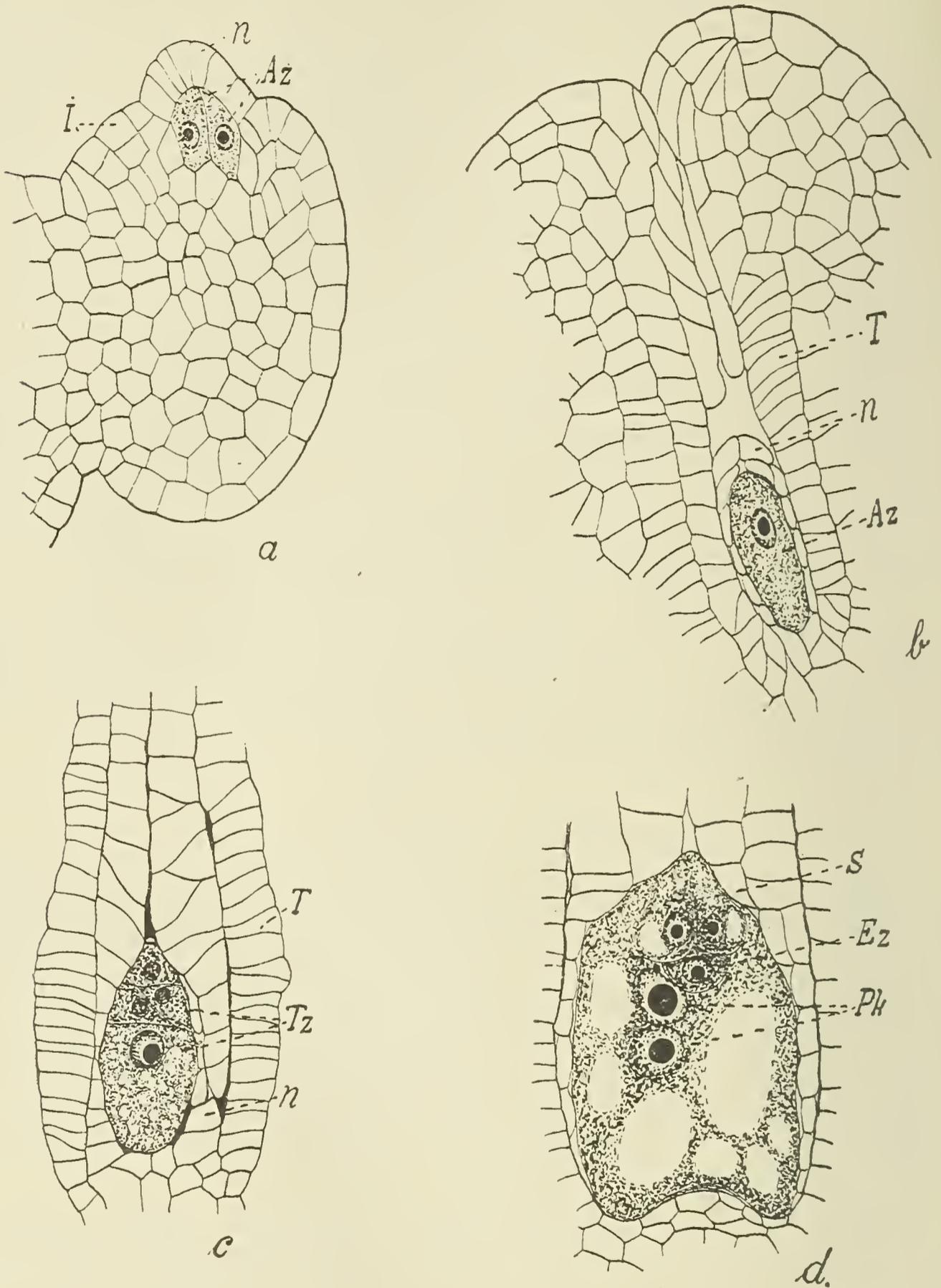


Fig. 48. *Melampyrum silvaticum*. a) Samenanlage mit 2 Archeporzellen. — b) Archeporzelle; Integument weit vorgewachsen, Beginn der „Einstülpung“. — c) Tetraden. — d) Embryosack. — Vergr. 400.

konnte ich keine bemerken; Hofmeister gibt zwar 1 solche für *M. nemorosum* an. Ob überhaupt keine angelegt werden oder ob sie schon frühzeitig verschwinden, konnte nicht entschieden werden.

Ersteres scheint mir indessen wahrscheinlicher, da man bereits auf dem Vierkernstadium bemerken kann, daß die beiden untern Kerne den obern an Größe bedeutend nachstehen (Fig. 49). Zu einer Verschmelzung der Polkerne kommt es vor der Befruchtung nie; dieselben zeichnen sich schon früh vor allen übrigen Embryosackkernen durch ihre Größe, sowie durch die Dimensionen ihrer Nukleolen aus und legen sich zur Zeit der Befruchtung dem Eiapparat dicht an.

Eine eigentümliche Erscheinung tritt bei der Entwicklung des Integuments zu Tage. In der befruchtungsreifen Samenanlage findet man in der Mikropylgegend einen zylindrischen Zellstrang, der sich vom Embryosack bis fast zur Peripherie erstreckt und aus länglichen, wenig Plasma, jedoch Stärke enthaltenden Zellen besteht, die sich scharf von den benachbarten Integumentzellen abheben. Nach oben gehen sie allmählich in gewöhnliche Integumentzellen über (Fig. 49, 50, 51 a Mg.). Bei oberflächlicher Betrachtung wäre man leicht geneigt, sie als Nucelluszellen aufzufassen, die vielleicht durch Teilung der vordern Zellen des Nucellusmantels entstanden wären.

Doch wäre dies für die Sympetalen eine so auffällige Erscheinung, daß diese Art der Entstehung von vornherein sehr unwahrscheinlich erscheint. Zudem zeigt die Entwicklung deutlich, daß die Nucellusschicht schon früh ganz zu grunde geht, nur selten auf dem Vierkernstadium des Embryosackes in Resten noch erkennbar ist. Es ist also nur noch die Möglichkeit offen, daß der betreffende Zellstrang seinen Ursprung aus dem Integument nehme; dies könnte auf zweierlei Art geschehen, einmal durch Veränderung der innersten

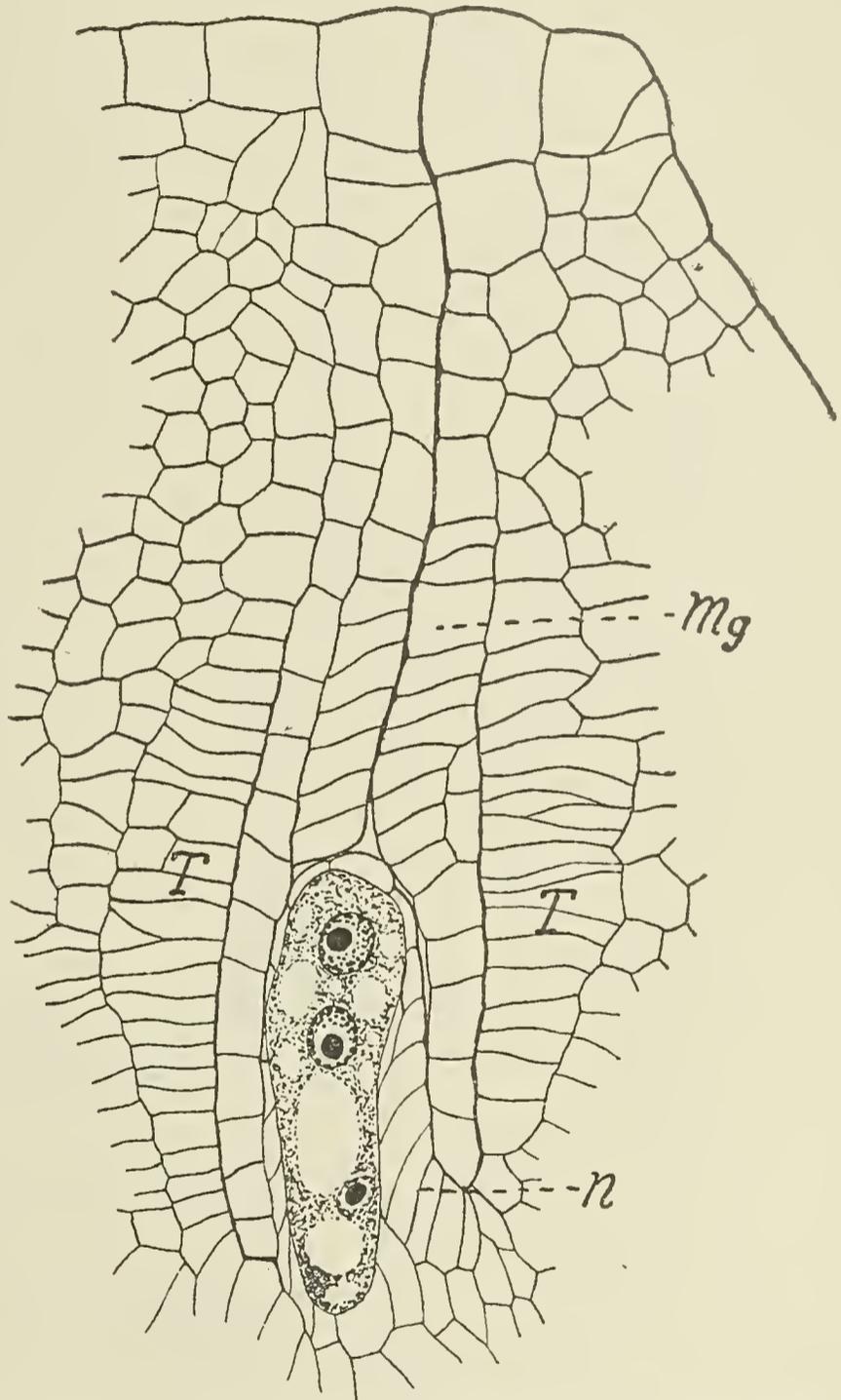


Fig. 49. *Melampyrum silvaticum*. Vierkerniger Embryosack und Mikropylpartie des Integuments. Vergr. 400.

Schicht des Integuments, der Tapetenschicht, oder durch Herunterwachsen aus der Mikropylgegend, wo ja die Tapeten nie zur Ausbildung kommen. In ersterem Fall müßte die unmittelbar angrenzende Integumentschicht die Rolle des Tapetums übernehmen. Schon Hofmeister (35) und Balicka-Iwanowska (5) machen auf dieses auffallende Gewebe aufmerksam, und letztere glaubt, daß sie

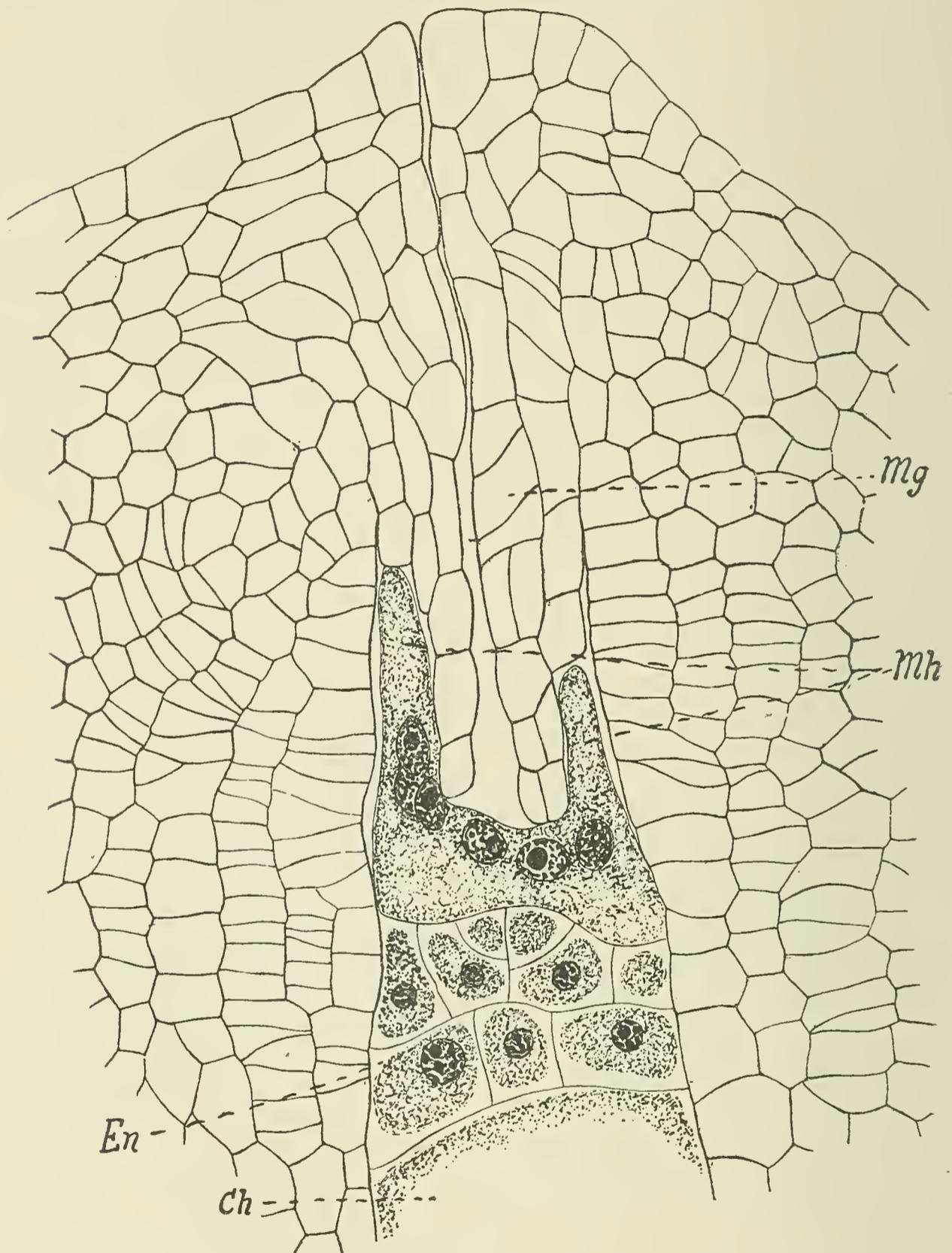


Fig. 50. *Melampyrum silvaticum*. Endosperm in 2 Lagen. Mikropylhaustorium. Mikropylpartie des Integumentes mit den Gewebepfropfen Mg. — Vergr. 400.

„d'origine épidermique“ seien. Es ist aber diese Ausdrucksweise viel zu unbestimmt, als daß sie uns Aufschluß über die Entstehung geben könnte. Eine aufmerksame Betrachtung des Zellenverlaufs der Mikropylgegend, wie ihn die Figuren 49 und 50 darstellen, läßt die Vermutung, daß es sich um ein Herabwachsen des

Integumentgewebes von der Spitze aus in den Mikropylgang handle, einigermaßen gerechtfertigt erscheinen. Man kann nämlich beobachten, daß ein Teil der Zellen der Mikropylregion gebogen ist und in ihrem Verlauf gegen den Embryosack hinweisen. Diese Bilder machen ganz den Eindruck, als ob eine Einstülpung des Integuments in sich selbst stattgefunden hätte. Dies wird zur Gewißheit, wenn man die Entwicklung genauer verfolgt. Fig. 48b zeigt das Stadium der Archesporzelle, wobei das Integument schon

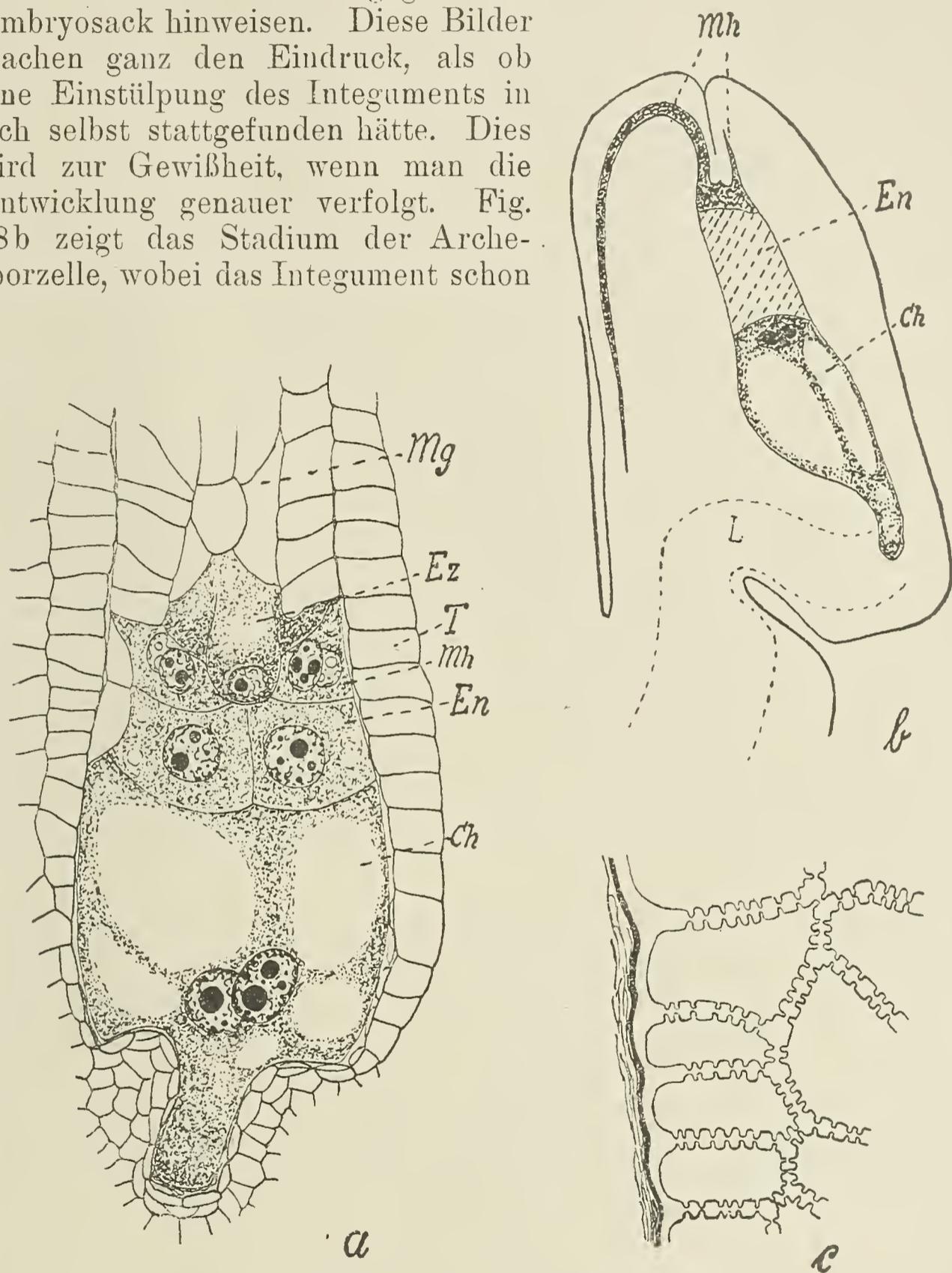


Fig. 51. *Melampyrum silvaticum*. a) Endosperm aus 1 Lage. — b) Samenanlage mit Endosperm und Haustorien. — c) Verdickte Endospermzellen an der Peripherie. — Vergr. a, c = 400; b = 70.

ziemlich weit vorgewachsen ist und nun beginnt, Zellen gegen die Archesporzelle hinabzustoßen. Mit dem Abwärtswachsen derselben ist natürlich zugleich ein weiteres Wachstum des Integuments in der Tapetengegend verbunden, sodaß das Abwärtswachsen teilweise nur ein scheinbares ist und eine einfache Streckung bedeutet. Doch wachsen wirklich einige Zellreihen, namentlich die äußern, die an

die Tapeten grenzen, tiefer hinab und erreichen schließlich die Basis des Nucellus (Fig. 48c, d und 49). Sie zwängen sich dabei zwischen diesen und die Tapeten ein. Die Möglichkeit hierfür ist ja schon durch das Eindringen des Gewebepfropfens in den Mikropylengang gegeben, da dadurch das Integument naturgemäß auseinander getrieben wird. Mit diesem eigentümlichen Verschuß des Mikropylekanals hängt wohl auch die besondere Gestaltung des Embryosackes zusammen, der dadurch im weitem Vorwachsen gegen die Mündung gehindert wird und sich nur noch in die Breite ausdehnen kann, wo er (wenigstens bis zu den Tapetenzellen) weniger Widerstand findet und die einzige, vom Mikropyleteil des Integuments herrührende Schicht leicht zerdrücken kann. — Ein solcher Verschuß der Mikropyle scheint übrigens da und dort im Pflanzenreiche vorzukommen. So führt Treub (85) in *Ficus hirta* ein Beispiel an, wo der Gewebepfropf vom innern Integument her stammt. Winkler (92) macht neuerdings auf einen Fall aufmerksam, der mir mit dem eben beschriebenen große Ähnlichkeit zu haben scheint. Er schreibt (S. 576): „Die betreffenden Zellen des Leitgewebes (des Griffels) wachsen und zwar sehr frühzeitig, zu einer Zeit, zu der der Eiapparat noch nicht ausgebildet ist, zu langen, dünnen, pollenschlauchähnlichen, aber mehrzelligen Fäden heran, bis sie auf das Nucellusgewebe aufstoßen. Meistens wachsen dann noch einige Schläuche in den engen Spalten zwischen den beiden Integumenten oder zwischen Nucellus und innerem Integument weit hinab, ohne übrigens je etwa in das Innere des angrenzenden Gewebes einzudringen.<sup>1)</sup>“ Um eine vollständige Verstopfung handelt es sich ja allerdings in unserm Beispiele nicht, da durch das Einwärtsstülpen ein Kanal offen bleibt zur Passage des Pollenschlauches.

Infolge der günstigen Verhältnisse, die das Objekt in bezug auf Färbbarkeit darbietet, gelang es mir, die „Doppelbefruchtung“ nachzuweisen. In einem Fall war ich so glücklich, einen Pollenschlauch mit 2 Kernen zu finden, der eben aus dem Griffelgewebe ausgetreten war (Fig. 24 Taf. III). Wahrscheinlich ist der vordere dichtere Kern der noch ungeteilte Spermakern, der hintere der vegetative. Fig. 25 Taf. III gibt das Bild einer Doppelbefruchtung. Die beiden Polkerne sind noch nicht vereinigt, liegen sogar merkwürdigerweise ziemlich weit auseinander. Beide Spermakerne erscheinen stark gekrümmt — der dem einen Polkern anliegende sogar gewunden — und bedeutend kleiner als der Eikern oder gar die Polkerne. Die Synergiden werden dicht mit braunem, stark färbbarem Plasma erfüllt und desorganisieren bald. Die Teilung in die ersten Endospermkerne scheint sehr rasch zu erfolgen. Wie sich die Polkerne und der Spermakern dabei verhalten, konnte nicht genauer festgestellt werden. — Die erste Kernteilung ist wiederum von einer Zellteilung begleitet und erfolgt im obern Teil des Embryosackes, der dadurch in eine kleine obere und eine sehr große untere Hälfte zerlegt wird. Die dabei auftretende Spindelfigur

<sup>1)</sup> Von mir gesperrt.

erreicht, da sie die ganze Breite des Sackes einnehmen muß, eine enorme Ausbildung. Fig. 26 Taf. III zeigt eine solche, bei der die beiden Tochterkerne bereits gebildet sind und bis 5 Nukleolen aufweisen. Dabei sind aber in der großen tonnenförmigen Spindel eine ganze Anzahl Chromosomenreste, zum Teil von recht beträchtlicher Größe, zurückgeblieben, scheinen also in der Folge nicht mehr in die Kerne einbezogen zu werden.

Auf die erste folgt rasch eine zweite Querwand, so daß wieder eine mittlere Zelle, die „Endospermutterzelle“, von einer obern und untern abgeschnitten wird. Sie teilt sich zunächst meist zuerst durch Längswände (Fig. 51a); dann folgen Querwände, so daß schließlich mehrere Lagen aus Endospermzellen zu stande kommen. Die obere der drei ersten Zellen schlägt unterdessen eine besondere Entwicklung ein. Ihr Kern teilt sich rasch in 4—6 (einige Male schienen mir es noch mehr zu sein, doch ist ihre Zahl schwierig festzustellen), die sich in der ganzen Zelle verteilen. Diese treibt alsbald 2 Fortsätze, die zwischen dem Tapetum und dem zentralen Gewebepfropfen aufwärts stoßen und in das Integumentgewebe eindringen. Doch nur der auf der Raphenseite gelegene entwickelt sich weiter — der andere hört bald zu wachsen auf — und folgt dem Integument bis fast zum Funiculus hinunter (Fig. 51b). Das weitere Eindringen in das Gewebe scheint hingegen auf besondere Art und Weise zu erfolgen. Man kann bemerken, daß die gestreckten, jedenfalls der Leitung dienenden Zellen des Randes sich stark zu färben beginnen, sobald das Haustorium in ihrer Nähe angelangt ist. Auch zeigen ihre Kerne alsdann leichte Hypertrophie. Wie es scheint, werden nun einfach die Querwände der Zellen aufgelöst, die Längswände aber bleiben vielfach bestehen, so daß das Haustorium seinen Weg schon vorgezeichnet findet. Manchmal verschwinden hingegen die Querwände lange nicht; dann wird der Eindruck erzeugt, als ob das Haustorium septiert wäre. Wahrscheinlich ist auch die Angabe Balicka-Iwanowskas (5) für *Melampyrum nemorosum*, die sie als „fait exceptionnel“ bezeichnet, hierauf zurückzuführen. Auf diesen spätern Stadien treten die Kerne selten deutlich hervor. Es schien mir fast, als ob viele Kerne der vom Haustorium aufgelösten Zellen ebenfalls erhalten blieben und hypertrophiert würden. Die Verzweigung des Haustoriums ist nur eine schwache und konnte nicht immer beobachtet werden, ebenso das Austreten aus der Samenanlage.

Das Chalazahaustorium, das aus der untersten der 3 primären Endospermzellen hervorgeht, enthält regelmäßig zwei Kerne, die schnell zu hypertrophieren beginnen. Sie liegen anfangs meist beisammen in der Nähe des Endosperms, von dichtem Plasma eingehüllt. Ihre chromatische Substanz nimmt rasch zu und tritt in Form scharf umschriebener, stark färbbarer Stücke hervor. Nach und nach erhalten die Kerne amoebenartige Gestalt, ihre Nukleolen beginnen, sich durch Einschnürung zu teilen, das Chromatin nimmt mehr flockige Struktur an, und schließlich zerfallen die Kerne in mehrere Stücke, womit zugleich der Höhepunkt der Hypertrophie erreicht ist. Das Haustorium verlängert sich während dessen in

das darunter gelegene Gewebe und legt sich dem Leitungsstrang an. In seinem obern Teil erfolgt zudem noch eine Streckung. Später wird es größtenteils vom vorwachsenden Endosperm ausgefüllt. Dieses wächst lange Zeit parallel der Streckung des Samens, dann aber hört diese auf, und es dringt in das Haustorium ein und verbreitert sich auch nach den Seiten, die Integumentzellen nach und nach zerdrückend. Auf spätern Stadien kann man die Überreste des Chalazahaustoriums nur noch schwer erkennen, sie liegen in einem unregelmäßigen, schmalen Hohlraum, der sich eine Strecke weit zwischen dem untern Endosperm hinzieht. Alsbald beginnt aber dieser untere Teil des Endosperms sich anders zu verhalten, als der größere obere. Es treten an einer bestimmten Stelle schmale, quergestreckte Zellen auf, die sich scharf von den darunter gelegenen langgestreckten unterscheiden. Es entsteht so ein Trennungsgewebe, wie wir es bei *Veronica hederifolia* angetroffen haben, und das den Zweck hat, den untern Teil des Endosperms, das sogenannte „Anhängsel“, abzuschneiden. Dieses geht also, wie schon Schlotterbeck (69) für *M. pratense* angibt, aus dem Nährgewebe hervor. In den untern Partien werden seine Zellen nicht verdickt, sondern bleiben parenchymatisch und enthalten keine Einschlüsse. Die Zellmembranen des übrigen Endosperms sind hingegen im ausgewachsenen Zustand stark verdickt und von großen Tüpfeln durchsetzt (Fig. 51c). Die dickere Außenmembran der Endospermepidermis ist zudem von einer Cuticula überzogen. Die ganze Samenschale reduziert sich auf eine dünne Lamelle, die aus den zerdrückten Zellresten des Integuments zusammengesetzt ist. — Der Embryo entwickelt zwei ziemlich lange Cotyledonen, zwischen denen eine auffallend breite Vegetationsspitze liegt.

## 22. *Melampyrum pratense* L.

Die Entwicklungsgeschichte des Samens von *M. pratense* hat bereits durch Schlotterbeck (69) eine teilweise Bearbeitung erfahren, die jedoch diejenigen Punkte, die uns speziell interessieren, die Entwicklung des Embryosackes und der Haustorien, entweder unberücksichtigt gelassen hat, da sie nicht in den Rahmen seiner Arbeit gehörten, oder dann nicht ganz richtig darstellte.

Es scheinen auch hier zuweilen mehrere, bis 3, Archesporzellen angelegt zu werden, von denen aber immer nur eine sich weiter entwickelt. Schon der zweikernige Embryosack zeigt verschieden große Kerne, meist übertrifft der vordere den hintern bedeutend an Durchmesser. Im ausgewachsenen Zustand weist die Makrospore, wenn wir vom Verhalten der Polkerne absehen, große Übereinstimmung mit *M. silvaticum* auf. Während bei der vorher besprochenen Art die Polkerne sich nie vereinigen, scheint hier eine Verschmelzung schon sehr früh vorzukommen, wenigstens kann man vor der Befruchtung stets nur einen großen Kern neben dem Eiapparat bemerken. In einem Falle gelang es mir, die Verschmelzung eines Spermakerns mit dem Eikern zu beobachten. Wie Fig. 27 Taf. III zeigt, ist derselbe von ellipsoider Gestalt und liegt dem

Eikern auf der obern Seite schief an. Der Endospermkern hatte in diesem Stadium bereits die Spindelfigur gebildet. Es scheint also die Vereinigung der beiden Kerne nicht besonders schnell zu erfolgen. Die Entwicklung des Endosperms geschieht auf dieselbe Weise, wie bei *M. pratense* und geht also wiederum von einer im obern Teil des Embryosackes angelegten „Mutterzelle“ aus. Dabei wird unten eine große Partie des Embryosackes abgegliedert, die sich in der Folge zum Chalazahaustorium entwickelt und in das Gewebe einsenkt. Es enthält von Anfang an 2 Kerne — nicht bloß 1, wie Schlotterbeck angibt — die rasch zu hypertrophieren anfangen. Ihre Chromatinkörner nehmen an Größe und Zahl zu und erhalten scharfe vieleckige Umrisse. Später verschwinden diese mehr und mehr, flockige Struktur tritt auf und das Chromatin sammelt sich hauptsächlich an der Peripherie an. Zugleich zerfallen die Nukleolen in viele größere und kleinere Stücke, welche starke amoebenartige Fortsätze treiben, phantastische Formen annehmen und in ihrem Innern viele Vakuolen enthalten (Fig. 28 Taf. III). In späten Stadien tritt auch Fragmentation der Kerne ein, daher wohl die Angabe Schlotterbecks, daß später 1—4 Kerne vorkämen. Das Mikropylhaustorium entwickelt 2 Äste, von denen jedoch nur der der Raphe zugewendete weiter vordringt und sich zuweilen verzweigt; doch konnte ich nie solche starke Verästelungen antreffen, wie sie Balicka-Iwanowska für *M. nemorosum* abbildet. Bei seiner weitem Entwicklung wächst das Endosperm in die Chalazahaustorialhöhlung vor und füllt diese allmählich aus. Die Abschnürung eines besondern „Anhängsels“ ist bereits von Schlotterbeck beschrieben worden.

Das Integument weist nichts besonderes auf. Es kommt auch hier zur Ausbildung jenes Mikropylgewebepfropfens, der durch Einstülpung des Integuments entsteht. Dadurch werden die Tapetenzellen, die übrigens nur auf eine kurze Strecke ausgebildet sind, lange Zeit, bis zur Befruchtung, vollständig vom Embryosack getrennt und beginnen erst mit der Endospermentwicklung mit diesem in Kontakt zu treten. Der reife Same zeigt dieselbe Form und Zusammensetzung wie bei *M. pratense*, enthält aber neben Stärke auch Aleuron. Ich konnte nie mehr als drei völlig reife Samen in einem Fruchtknoten vorfinden, obschon vielfach alle vier Samenanlagen Endosperm zu bilden anfangen. Es wird also jedenfalls, wie Schlotterbeck angibt, die Entwicklung der andern später unterdrückt. — Rothert (61) erwähnt für die Samen von *M. pratense*, die er in der Nähe von Riga gesammelt hatte, das häufige Auftreten von Sklerotien. Es scheint dies aber nur eine lokal

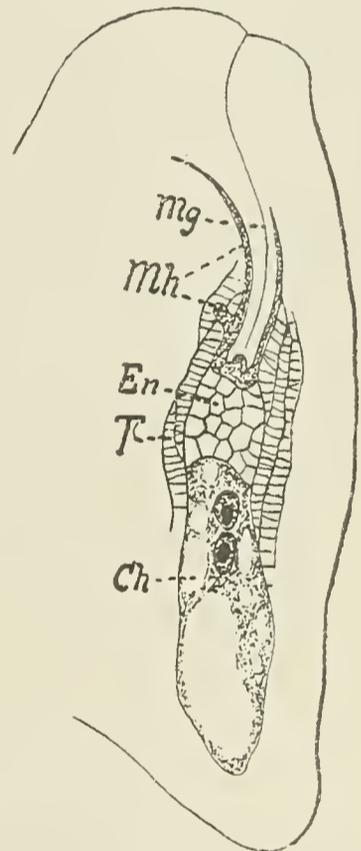


Fig. 52. *Melamp. pratense*. Samenanlage mit jungem Endosperm. — Vergr. 80.

bedingte Erscheinung zu sein, wenigstens konnte ich sie in den von mir untersuchten Samen niemals beobachten.

### 23. *Tozzia alpina* L.

*Tozzia alpina* schließt sich insofern an *Melampyrum* an, als die Zahl der Samenanlagen pro Fruchtknotenfach ebenfalls nur 2 beträgt.

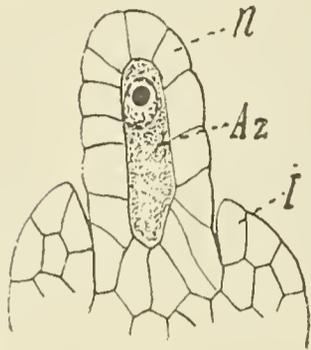


Fig. 53. *Tozzia alpina*. Nucellus mit Archesporzelle. — Vergr. 400.

Was hingegen die Entwicklung des Endosperms und der Haustorien betrifft, so deutet dieselbe unzweifelhaft auf Beziehungen zu *Pedicularis* oder *Euphrasia* hin. — Sehr in die Augen fallend ist hier die Länge des Integumentes und auch des Embryosackes im befruchtungsreifen Zustande. Ersteres übertrifft letztern auf einem Stadium, wo er noch von der Nucellusschicht umgeben ist und erst einen Kern enthält, um mehr als das Sechsfache seiner Länge. Bald aber durchbricht der Embryosack den Nucellusscheitel, zerdrückt auch die seitlichen Nucelluszellen und verlängert sich unter leichter

Krümmung bis fast zur Spitze des Integuments, dabei oft unregelmäßige Form annehmend. Der Mikropylegang kann nie deutlich

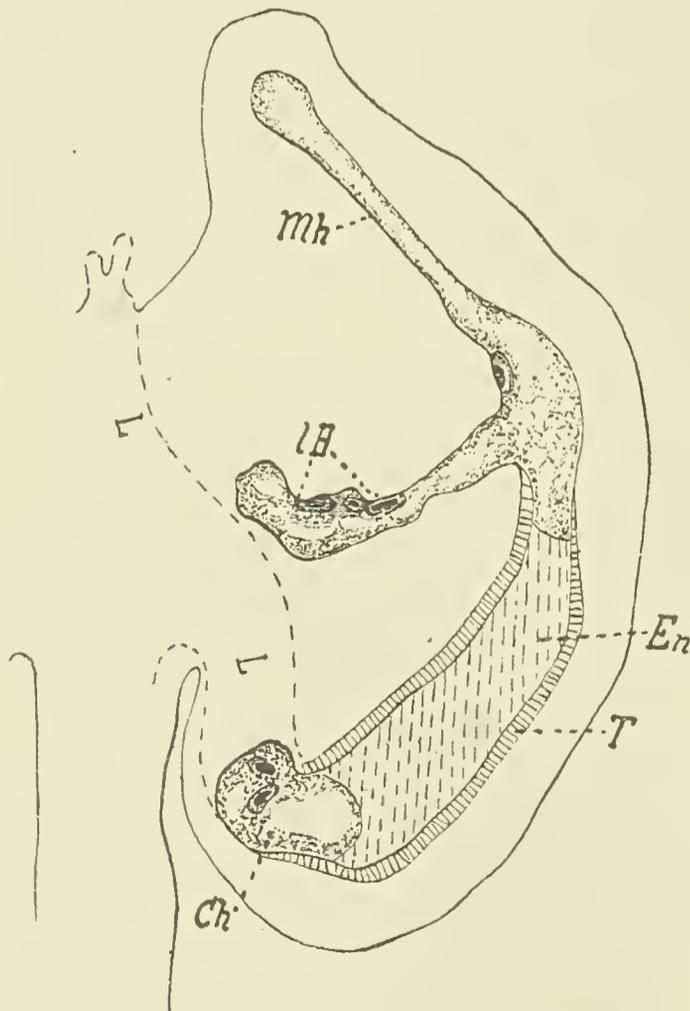


Fig. 54. *Tozzia alpina*. Samenanlage mit Endosperm. — Vergr. 70.

erkannt werden, die angrenzenden Zellen greifen ganz in einander. Nur im hintern Teil, da, wo der Nucellushöcker war, können Tapeten beobachtet werden, die sich schon früh vor den übrigen Integumentzellen auszeichnen. Antipoden scheinen keine angelegt zu werden, wenigstens gelang es mir nie, solche nachzuweisen. Ob es immer zu einer Verschmelzung der Polkerne kommt, scheint mir fraglich, da ich Fälle finden konnte, wo beide noch unvereinigt neben dem Eikern lagen, während in andern der primäre Endospermkern erst die Mitte einnahm; hie und da scheint die Verschmelzung schon im untern Ende des Embryosackes stattzufinden, da man die Polkerne etwa hier nebeneinander liegend vorfindet.

Nach der Befruchtung bildet sich durch zweimalige Querteilung in der Tapetengegend die Mutterzelle des Endosperms, aus der bald

2, dann 4 Reihen Endospermzellen hervorgehen, die jedoch nur einen kleinen Teil des Embryosackes ausfüllen. Der große, mehr als die Hälfte ausmachende obere bleibt zellenleer und treibt gegen den Hilus hin eine starke Aussackung, das für viele Rhinantheen charakteristische laterale Haustorium. Auch hier können ziemlich regelmäßig 4 Kerne gezählt werden, die teilweise in die Aussackung einwandern und stark zu hypertrophieren beginnen. Der unter dem Endosperm gelegene Embryosackteil verlängert sich zugleich nach unten, indem er den kleinen Nucellusrest resorbiert, und senkt sich dann ziemlich tief in das Chalazagewebe ein, sich etwas verbreiternd und dem Leitungsstrang leicht entgegenkrümmend. Er enthält, wie auch das laterale Haustorium, dichtes, körniges Plasma, jedoch nur 2 Kerne. Diese vergrößern sich rasch, nehmen unregelmäßige Form an, ebenso ihre Nukleolen, die sich schließlich einzuschnüren beginnen und zerfallen (Fig. 30 Taf. III). Das eigentliche Mikropylhaustorium, d. h. der obere Teil des ursprünglichen Embryosackes scheint bei der weiteren Entwicklung keine große Rolle zu spielen, wenigstens kann man immer nur wenig Plasma in demselben bemerken. — In der Folge wächst das Endosperm nicht nur in die Länge, sondern auch in die Breite, auf seiner ganzen Oberfläche vom Tapetum bekleidet, das sich fortwährend in lebhafter Teilung befindet. Auffallend verhalten sich die Zellen des Integuments, die zwischen der Epidermis und dem Tapetum liegen. Während sie in der Mikropyl- und Chalazaregion sich einfach etwas dehnen, sich teilweise abrunden und inhaltsarm werden, bekommt das Gewebe um das Endosperm mehr und mehr ein schwammiges Aussehen. Zwischen den einzelnen, sich abrundenden Zellen treten große Interzellularräume auf; die Zellen werden dadurch immer mehr isoliert und verschwinden nach und nach. Nur die Epidermis erhält sich lange. Ihre Zellen haben anfänglich ein ähnliches Aussehen, wie die des Tapetums, und teilen sich ebenfalls mit dem Wachstum der Samenanlage. Da das dazwischen liegende Gewebe mehr und mehr verschwindet, kommen sie schließlich an das Tapetum zu liegen. Es könnte vermutet werden, daß diese Art der Degeneration der Zwischenschicht auf eine resorbierende Tätigkeit der Tapetenschicht zurückzuführen sei. Allein dann frage ich mich: warum werden dann nicht alle Zellen gleichzeitig aufgelöst und warum bleibt die Epidermis so lange erhalten, während auch die unmittelbar darunter liegende Schicht weichen muß? Es scheint mir eine andere Erklärung, die weniger hypothetischer Natur ist, eher am Platze zu sein: ich möchte die ganze Erscheinung mit dem Wachstum des Endosperms, der Tapetenschicht und der Epidermis in Zusammenhang bringen. Diese wachsen alle stark in die Länge und in die Breite, und vermehren ihre Zellen fortwährend, das Zwischengewebe zeigt hingegen keine Zellteilungen. Die Folge davon ist, daß seine Zellen gedehnt und, da diese Dehnung auf einer gewissen Stufe ihr Maximum erreicht, schließlich aus dem Verbande gelöst werden. Damit stimmt auch das Verhalten der Integumentzellen in der Mikropylregion vollständig überein. Hier findet nur eine schwache Streckung des Embryosackteiles statt, der die Zellen durch Dehnung

folgen; nachher aber unterbleibt sie, da das Endosperm sich in dieser Gegend nicht entwickelt, und die einzelnen Zellen verharren in einem geschlossenen Gewebe. Die gleiche Erscheinung kann man übrigens auch in der Scheidewand des Fruchtknotens beobachten, wo sie zu einem vollständigen Schwund des über der Insertionsstelle der Samen gelegenen Teils führt (Fig. 54), offenbar, weil er dem Wachstum des Fruchtknotens nicht zu folgen vermag. — Es gelangen nie mehr als 2 Samen zur Ausbildung, die andern verkümmern früh. Schon Heinricher (31) macht hierauf aufmerksam und erwähnt auch, daß die Samen innerhalb des Früchtchens auskeimen, bei der Ablösung ihre Reife aber noch nicht erreicht hätten. Er weist auch auf die Kleinheit des Embryos hin, der neben dem von *Lathraea* der kleinste sei. Leider konnte ich die letzten Stadien der Entwicklung nicht verfolgen, da mir das betreffende Material nicht zur Verfügung stand; doch geht aus den untersuchten Stadien hervor, daß der Embryo während seiner ersten Teilungen eine normale Entwicklung einschlägt.

#### 24. *Lathraea squamaria* L.

Schon Hofmeister (34, 35) hat diese parasitisch lebende Pflanze zu wiederholten Malen sehr eingehend studiert und hat sogar die frühesten Stufen der Embryosackentwicklung aufgedeckt, allerdings ohne sie richtig deuten zu können. In neuester Zeit hat Ch. M. Bernard (6) diese Studien wieder aufgegriffen und ergänzt, doch ohne auf die ersten Stadien einzutreten. Wenn ich sie daher nochmals als Objekt meiner Untersuchung wähle, so geschieht dies einmal aus dem Grunde, um die Lücken in der Entwicklungsreihe auszufüllen, dann aber auch, um die Resultate Bernards einer Nachprüfung und eventuellen Bestätigung zu unterziehen, was mir bei einer Pflanze, deren systematische Stellung während der letzten Jahre so oft Gegenstand lebhafter Debatten war, nicht unwichtig erscheint.

Der Fruchtknoten von *Lathraea squamaria* unterscheidet sich von demjenigen aller übrigen Scrophulariaceen dadurch, daß er einfächerig ist und zwei wandständige Samenträger besitzt, zwei Momente, die neben anderen viele Systematiker bewogen haben, diese Pflanze aus der Familie der Scrophulariaceen zu entfernen und ihr einen andern Platz anzuweisen. Die Zahl der Samenanlagen eines Fruchtknotens beträgt oft über 100. Sie sind äußerst klein und anatrop. Schon wenn der Nucellus erst als Höcker über der Placenta erscheint, kann man 1—2 große, subepidermale Zellen, die Archesporezellen, erkennen, von denen sich aber immer nur eine weiter entwickelt, indem sie sich zu strecken beginnt und die Epidermis vor sich hertreibt (Fig. 55 a, b). Diese gliedert alsbald in tangentialer Richtung Zellen ab und legt so das Integument an. Sobald dieses sich der Nucellusspitze nähert, geht die inzwischen stark gestreckte Archesporezelle die erste Teilung ein, auf die meist ein kürzeres Ruhestadium zu folgen scheint (Fig. 55 c). Durch nochmalige Teilung der zwei Tochterzellen entsteht auch hier die charakteristische Reihe von 4 Tetradenzellen. Wie aus Fig. 55 d hervorgeht,

entwickelt sich die hinterste derselben zum Embryosack, indem sie die vordern nach und nach zerdrückt. Nicht selten kann man aber beobachten, daß einzelne vordere Schwesterzellen lange widerstehen und sich gegenseitig verschieben, so daß sie nebeneinander zu liegen kommen (Fig. 55 e). Damit ist auch die Möglichkeit zu einer Entwicklung gegeben, wie sie uns die Figuren 56 b und c vorführen. Man bemerkt hier 2 Embryosäcke, die teilweise vor, teilweise nebeneinander gelagert sind. Ich bin geneigt, sie auf Zellen ein und derselben Tetradenreihe zurückzuführen, da mir ihre Lagerung sehr dafür zu sprechen scheint und ich übrigens nie 2 Tetradenreihen nebeneinander auffinden konnte. Wir haben also hier den interessanten Fall, wo noch mehrere Tetradenzellen das Vermögen

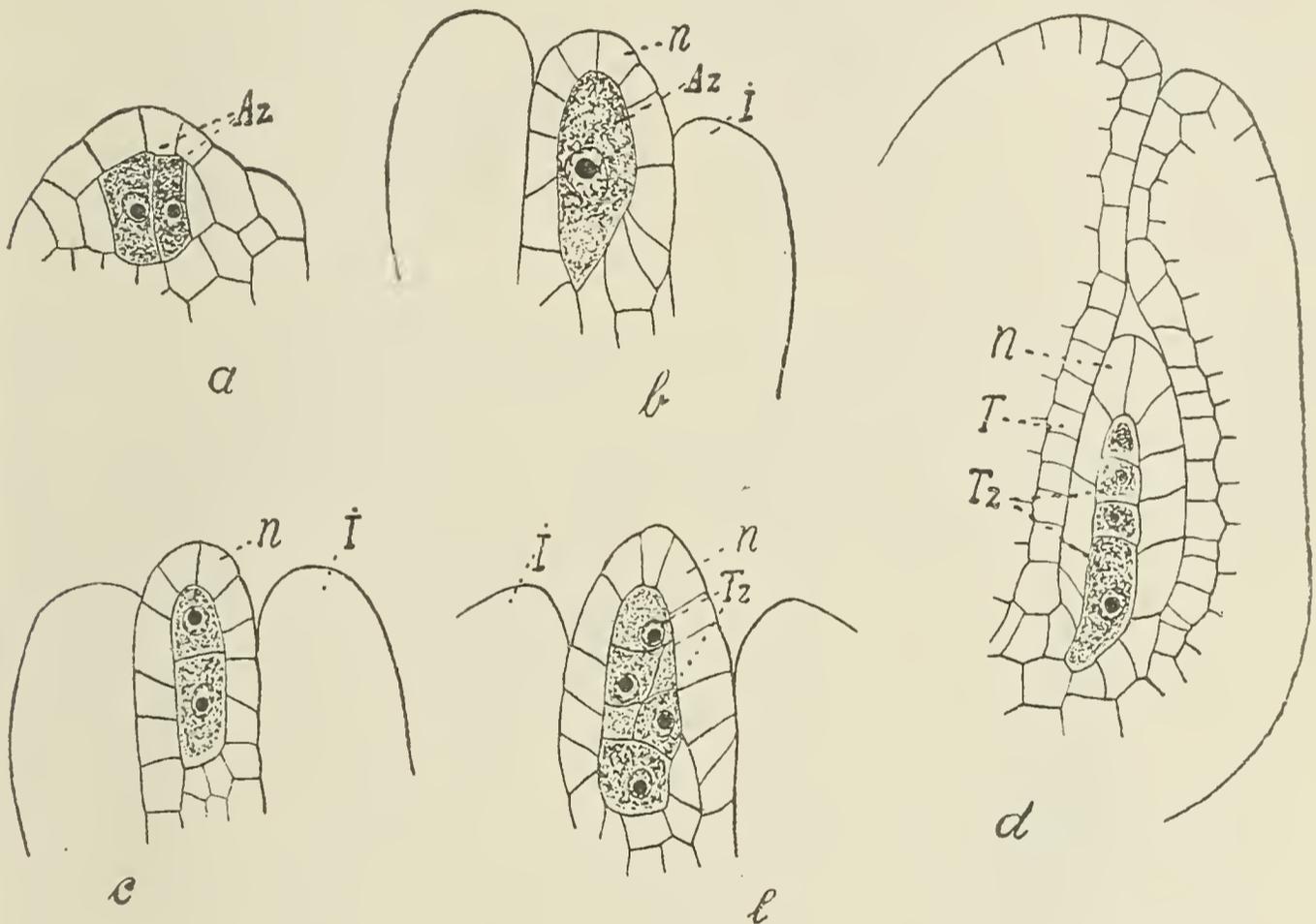


Fig. 55. *Lathraea squamaria*. a) Nucellus mit 2 Archesporzellen. — b) Archesporzelle. — c) Erste Teilung der Archesporzelle. — d) Samenanlage mit Tetraden. — e) Verschobene Tetraden. — Vergr. 400.

besitzen, zu Embryosäcken auszuwachsen. Sowohl das Archesporzellenstadium, wie auch das Tetradenstadium wurden von Hofmeister (33) beobachtet, doch in falsche Beziehung zueinander gesetzt. Er sagt (S. 450): „Schon früh, ehe das sehr massige, einfache Integument den Eikern auch nur zur Hälfte überzogen hat, verdrängt eine der untersten Zellen dieses Zellstranges die ihr übergelagerten, endlich auch die sie umhüllenden, so daß eine einzige langgestreckte Zelle, der Embryosack, den vom Integument umschlossenen Hohlraum einnimmt“. Seine Fig. 6 Taf. X ist jedoch nicht der einkernige Embryosack, wie er glaubt, sondern die Archesporzelle, was deutlich aus dem noch weit zurückstehenden Integument ersichtlich ist. Das Stadium in Fig. 5 Taf. X, das er als das ursprünglichere betrachtet, entspricht dem Tetradenstadium,

sollte also auf die Fig. 6 folgen. — Die weitere Entwicklung des Embryosackes ist von Bernard (6) in gründlicher Weise verfolgt

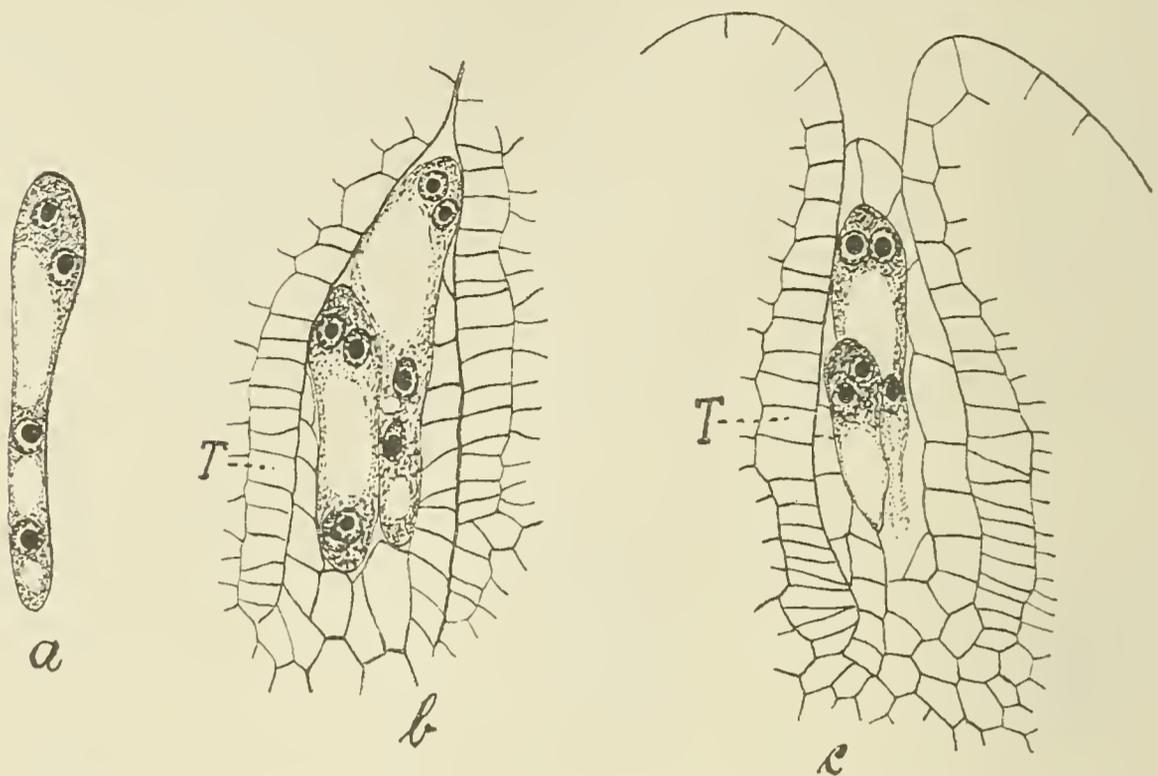


Fig. 56. *Lathraea squamaria*. a) Vierkerniger Embryosack. — b) 2 Embryosäcke nebeneinander. — c) Dasselbe. — Vergr. 400.

worden, so daß ich sie im allgemeinen nur bestätigen kann. Auf dem Vierkernstadium (Fig. 56 a) treffen wir in der Regel die 2 vordern

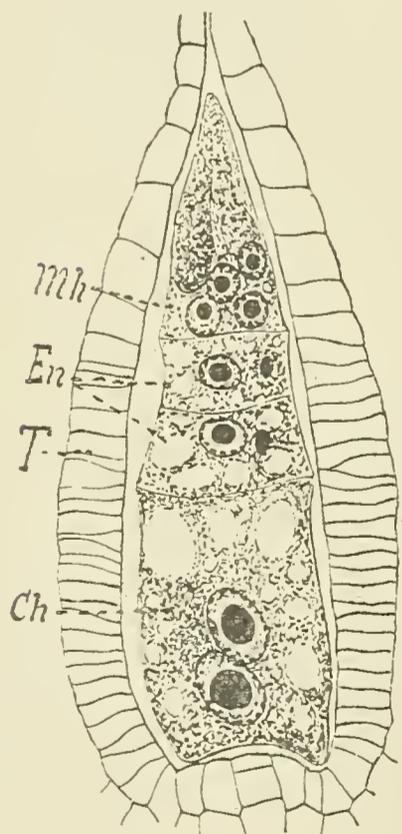


Fig. 57. *Lathraea squamaria*. Endosperm aus 2 Lagen zu 2 Zellen bestehend. (Längswand in der Schnittebene). — Vergr. 400.

worden, so daß ich sie im allgemeinen nur bestätigen kann. Auf dem Vierkernstadium (Fig. 56 a) treffen wir in der Regel die 2 vordern Kerne schief nebeneinander, während die zwei hintern im schmälern Teil hintereinander gelagert und durch große Vakuolen getrennt sind. In der Folge verbreitert sich der Embryosack noch bedeutend, behält aber seine geradegestreckte Form bei. Die Polkerne vereinigen sich sehr früh zum großen primären Endospermkern, der zur Befruchtungszeit immer nahe dem Eiapparat angetroffen wird. Die Antipoden finden sich in Dreizahl übereinander gelagert, also ähnlich wie bei *Veronica*, sind jedoch zur Zeit der Befruchtung meist nicht mehr zu unterscheiden (Fig. 31 Taf. III). In seiner ersten Untersuchung scheint Hofmeister sie nicht beachtet zu haben, und später sagt er, sie seien nicht immer und oft nur in Einzahl vorhanden, was aber angesichts der Befunde Bernards und der meinigen einer Berichtigung bedarf. Schon Bernard teilt mit, daß sich der eindringende Pollenschlauch so stark färbe, daß man die Details der Befruchtung, die Verschmelzung der Kerne, nicht wahrnehmen könne. In der Tat gelang es mir nur mit großer Mühe, unter den zahlreichen hergestellten Präparaten einen Schnitt ausfindig

worden, so daß ich sie im allgemeinen nur bestätigen kann. Auf dem Vierkernstadium (Fig. 56 a) treffen wir in der Regel die 2 vordern Kerne schief nebeneinander, während die zwei hintern im schmälern Teil hintereinander gelagert und durch große Vakuolen getrennt sind. In der Folge verbreitert sich der Embryosack noch bedeutend, behält aber seine geradegestreckte Form bei. Die Polkerne vereinigen sich sehr früh zum großen primären Endospermkern, der zur Befruchtungszeit immer nahe dem Eiapparat angetroffen wird. Die Antipoden finden sich in Dreizahl übereinander gelagert, also ähnlich wie bei *Veronica*, sind jedoch zur Zeit der Befruchtung meist nicht mehr zu unterscheiden (Fig. 31 Taf. III). In seiner ersten Untersuchung scheint Hofmeister sie nicht beachtet zu haben, und später sagt er, sie seien nicht immer und oft nur in Einzahl vorhanden, was aber angesichts der Befunde Bernards und der meinigen einer Berichtigung bedarf. Schon Bernard teilt mit, daß sich der eindringende Pollenschlauch so stark färbe, daß man die Details der Befruchtung, die Verschmelzung der Kerne, nicht wahrnehmen könne. In der Tat gelang es mir nur mit großer Mühe, unter den zahlreichen hergestellten Präparaten einen Schnitt ausfindig

zu machen, in welchem man das Phänomen der Befruchtung unzweideutig erkennen konnte. Fig. 31 Taf. III zeigt, daß die Synergiden mit dichtem, undurchsichtigem Plasma vollgepfropft sind. Die Spermkerne liegen als dunkle, leicht gekrümmte, kleine Körper der Oberseite des Eikerns und des primären Endospermkerns an und unterscheiden sich namentlich gegenüber letzterem auffallend in ihrer Größe. Oft kann man die Pollenschläuche sehr lange an den Samenanlagen haftend antreffen, nicht selten davor blasig aufgetrieben.

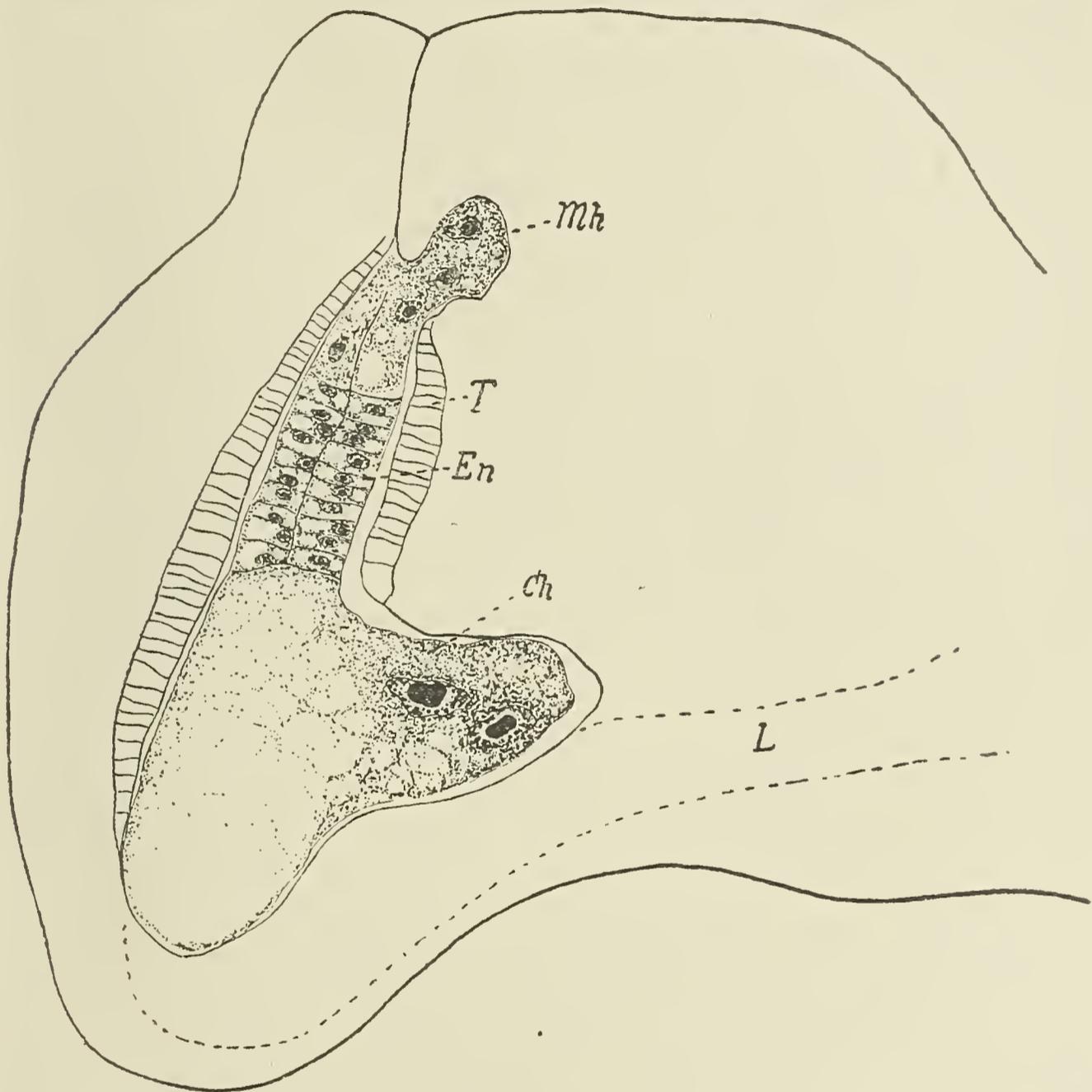


Fig. 58. *Lathraea squamaria*. Junges Endosperm mit Haustorien.  
Vergr. 210.

Die erste Teilung des primären Endospermkerns findet über der Mitte des Embryosackes statt. Auf dieselbe folgt rasch eine zweite Querteilung, so daß wieder eine mittlere Zelle aus dem Embryosack herausgeschnitten wird. Diese liefert allein das eigentliche Endosperm, ist also die „Endospermutterzelle“. Bernard scheint in seiner Arbeit noch der Meinung gewesen zu sein, daß auch die obere dieser 3 Zellen sich noch weiter quer geteilt habe, was jedoch nicht der Fall ist. Vielmehr gehen die nun entstehenden 2 Endospermetagen durch Querwandbildung aus der Mutterzelle hervor. Sie teilen sich alsbald der Länge nach, sodaß zunächst ein 2-, später

ein 4reihiges Endosperm entsteht. Die Teilungsfolge kann aber insofern eine andere sein, als auf die erste Querteilung eine Längsteilung der obern Zelle und auf diese wieder Querteilungen stattfinden können; doch geht auch in diesem Fall das eigentliche Endosperm nur aus der mittlern der drei ursprünglichen Zelllagen hervor. — Die unterste der 3 ersten Endospermzellen teilt sich, wie auch die obere, nicht weiter, verlängert sich hingegen durch Streckung und Einsenkung in das Chalazagewebe. Sie enthält dichtes, stark tingierbares Plasma und 2 Kerne, die rasch an Größe zunehmen, verhält sich also wie eine Haustorialzelle. Es konnte hier deutlich beobachtet werden, daß die beiden Kerne ebenfalls das Produkt einer mitotischen Teilung sind, bei der aber die Chromosomen jeweilen nur schwer vom dichten Plasma zu unterscheiden sind und sehr dünne Fäden repräsentieren. Nach den ersten Teilungen des Endospermkerns können stets mehrere kleine Nukleolen wahrgenommen werden, die nach und nach zu einem großen verschmelzen, eine für die Endospermkerne ja sehr bekannte Erscheinung. Auf einem Stadium, wo das Nährgewebe aus etwa 4 Zelllagen zu 4 Zellen sich zusammensetzt, hat sich die Chalazahaustorialzelle bereits stark verbreitert und beginnt unter dem Endosperm gegen den Hilus eine breite Aussackung zu treiben (Fig. 58) unter Zerdrücken und Auflösen der benachbarten Zellen. Das umgebende Gewebe ist zu dieser Zeit mit großen Stärkekörnern dicht erfüllt. Der seitliche Auswuchs legt sich dem Leitungsstrange an, löst aber seine Zellen nicht auf. Zugleich treibt auch das Mikropylhaustorium, das bald längsgeteilt, bald ungeteilt angetroffen wird, einen Arm schräg aufwärts in das innere Gewebe. Es enthält stets 4 Kerne, die durch mitotische Teilung entstanden sind. Ist eine erste Längswand angelegt worden, finden sich in jeder der beiden Haustorialzellen 2 Kerne, die alle zu hypertrophieren beginnen. Auch hier konnte, wie bei *Alectorolophus*, beobachtet werden, daß die Trennungswand, wenn eine solche überhaupt vorhanden ist, stets durchbrochen wird bei Bildung der lateralen Aussackung und daß dann alle Kerne in das immer weiter vordringende Haustorium einwandern und stark an Größe zunehmen (Fig. 58). Das Haustorium kann das Gewebe ganz durchbrechen, aus der Samenanlage austreten und sich an die Placenta anlegen. Gegen die Samenreife hin werden beide Haustorien teilweise mit Endosperm ausgefüllt. — Die Samenschale besteht aus wenigen Schichten, deren äußere verdickte Membranen aufweisen. Die Außenwände der Epidermis bleiben dünn und hängen in das Zelllumen hinein. Die Tapeten zeigen an ihrer Innenseite bereits zur Zeit der Befruchtung eine deutliche Cuticula, die nach und nach an Dicke zunimmt.

## Allgemeiner Teil.

### 1. Entwicklung des Embryosackes.

Der Embryosack der Scrophulariaceen nimmt seinen Ursprung aus einer subepidermalen Zelle des Nucellushöckers, schließt sich also in dieser Hinsicht der für die Angiospermen allgemein gültigen Regel an. Schon früh, lange bevor das Integument angelegt wird, zeichnet sich diese Zelle durch ihre Größe und ihr dichtes, vakuolenarmes Plasma, sowie durch die größeren Dimensionen ihres Kerns und Kernkörperchens vor den übrigen Nucelluszellen aus. Sie ist aber oft nicht in Einzahl vorhanden, sondern wird noch von 1—2 weiteren Archesporzellen von ganz ähnlichem Aussehen begleitet, so daß wir also auch hier, wie bei andern hochstehenden Familien, so z. B. den *Rubiaceae*, noch ein, wenn auch nur wenigzelliges Archesporgewebe vorfinden. Dasselbe konnte Strasburger (75) auch bei *Lamium maculatum* beobachten: „Öfters fand ich hier auf einem Längsschnitte 2 völlig gleiche subepidermale Zellen nebeneinander, scheinbar gleichberechtigt, die Rolle der Embryosackmutterzelle zu übernehmen“. Von diesen Zellen hat jedoch in weit-aus den meisten Fällen nur noch eine die Fähigkeit, sich zum Embryosack heranzubilden, indem sie durch zweimalige Querteilung in eine axile Reihe von 4 Tetradenzellen zerfällt. Bei *Pedicularis verticillata* gelang es mir in mehreren Fällen 2 Tetradenreihen nachzuweisen, wie sie auch Lloyd (48) für gewisse *Rubiaceae* und Strasburger für *Lamium maculatum* angeben. Diese Art der Teilung der Archesporzelle scheint den meisten Sympetalen eigen zu sein, so wurde sie bei den *Labiatae* von Guignard (20) und Strasburger (75), bei den *Borraginaceae*, *Jasmineae*, *Bignoniaceae*, *Lobeliaceae* und *Campanulaceae* von Guignard (20), bei den *Compositae* von Guignard (20), Merell (53), Oppermann (58) und Strasburger (75) gefunden. Abweichungen von diesem Typus scheinen bei den *Scrophulariaceae* nur höchst selten vorzukommen. Während Guignard bei den *Borraginaceae* und *Solanaceae* hie und da statt vier drei Archesporzellen beobachten konnte, fand ich unter allen untersuchten Knospen nur eine einzige (*Pedicularis verticillata*), bei welcher in der Teilung der Archesporzelle eine Reduktion in dem Sinne eingetreten war, daß von den zwei zuerst gebildeten Tochterzellen die untere keine Querwand mehr gebildet hatte. — Immer entwickelt sich die hinterste der 4 Tetradenzellen unter Zerdrückung der vordern zum Embryosack. Auch in den Fällen, wo 2 Archesporzellen in Teilung treten, verdrängt alsbald die hinterste Zelle der einen Reihe auch die Zellen der andern. Immerhin kommt es etwa zur Ausbildung von 2 Embryosäcken, und es konnte sogar beobachtet werden, daß beide aus ein und derselben Tetradenreihe hervorgehen können (*Lathraea*). Damit wäre aufs neue die Vermutung gerechtfertigt, daß ursprünglich allen 4 Archespor-tochterzellen die Fähigkeit zukam, zu Embryosäcken auszuwachsen, daß aber die vordern drei in den meisten Fällen dieses Vermögen verloren haben.

Vesque (88) hat in seinen Untersuchungen über den Embryosack der *Phanerogamen* sich ebenfalls mit der Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae* abgegeben, ist aber zu Resultaten gelangt, die meinen Befunden, sowie auch den für andere Familien längst bekannten Regeln vollständig widersprechen, teilweise auch bereits widerlegt sind. Dieser Autor zählt die Familie der *Scrophulariaceae* zu jenem „Typus“, bei dem die „cellule-mère (= Archesporzelle) in mehr als 2 „cellules-mères spéciales“ (= Tetradenzellen) zerfalle, von denen jedoch nur die oberste „tétrades“ erzeuge, d. h. 4 Kerne hervorbringe. Von diesen 4 sollen 3 den Eiapparat bilden, während der vierte mit dem Kern der folgenden „cellule mère spéciale“ verschmelze. Die untern „cellules-mères spéciales“ lieferten sogen. „anticlines“, die entweder zu grunde gingen oder, wie bei den *Scrophulariaceae* (angeblich) nach der Befruchtung „une variété particulière d'endosperme“ bildeten oder aber sich zu „cotyloïdes“ umwandeln, die unter Streckung und Verzweigung in das Gewebe eindringen. Das einzig Richtige in diesen vermeintlichen Beobachtungen Vesques besteht darin, daß er die Teilung der Archesporzelle bemerkt hat; alles übrige beruht auf Täuschung. So bildet er z. B. für *Veronica gentianoides* 4 Tetradenzellen (= „cellules-mères spéciales“) ab, spricht aber immer von 5 solchen, indem die oberste der in Fig. 12 Taf. 21 dargestellten Reihe durch Verschmelzung aus zweien entstanden sei. Auch seine Fig. 13 zeigt deutlich 4 Zellen in einer Reihe, die vorderste jedoch mit 2 Kernen, was natürlich kaum der Fall sein kann. Diese vorderste Zelle liefert seiner Meinung nach den Eiapparat und einen vierten frei bleibenden Kern, welcher „descend pour se confondre avec le noyau 2 ou pour se détruire. Je ne puis décider lequel des deux est l'expression de la vérité“. Hieraus geht deutlich hervor, daß Vesque über das Schicksal dieses vierten Kerns ganz im Ungewissen ist, also überhaupt seine Theorie auf äußerst mangelhafte Beobachtung gegründet hat. Ebenso unrichtig sind seine Angaben über das Verhalten der untern Tetradenzellen (= „cellules-mères spéciales“), die zu „anticlines“ werden sollen, deren oberste die „Mutterzelle“ des Endosperms abgibt. Wenn Vesque Hofmeister vorwirft, er habe einen „grave erreur“ begangen, indem er die nach der Befruchtung im mittlern Teil des Embryosackes auftretende Zelle (d. h. die „Endospermutterzelle“ der *Rhinantheae*) als durch die Befruchtung entstanden auffasse, so fällt natürlich dieser Vorwurf vollständig dahin, denn nicht Hofmeister hat falsch beobachtet, sondern Vesque. Auch das von ihm beschriebene Verhalten der untersten „anticline“ widerspricht ganz den Tatsachen. Was er bei *Veronica gentianoides* als solche „anticlines“ auffaßt, dürften wohl die übereinander gelagerten Antipoden sein, die aber ja ganz und gar nicht aus Tetradenzellen hervorgehen. Ebenso wenig kommt es vor, daß die „anticline vide inférieure“ sich verzweigt und in das Gewebe eindringt, d. h. ein Haustorium bildet. Die Beobachtung diesbezüglicher Tatsachen ist zwar hier eine richtige, wie wir bereits im speziellen Teil gesehen haben, die ontogenetische Deutung aber vollkommen verfehlt. Damit dürfte die „Anticlinentheorie“ Vesques ein für alle mal abgetan sein. —

Die Ausbildung des achtkernigen Embryosackes, sowie die Zellbildung zum Eiapparat erfolgt auf durchaus normale Weise. Mannigfaltige Verhältnisse bieten sich hingegen in Bezug auf die Antipoden dar. Obgleich die Frage nach der morphologischen und physiologischen Bedeutung dieser Gebilde in letzter Zeit oft Gegenstand lebhafter Erörterungen geworden ist, gehen doch die Ansichten der verschiedenen Forscher noch sehr auseinander. Auch bezüglich der Rolle der Antipoden der *Scrophulariaceae* sind Meinungsäußerungen getan worden, die zueinander in Gegensatz stehen und eine nochmalige Prüfung der Verhältnisse forderten. Zunächst gibt es eine Anzahl von *Scrophulariaceae*, bei denen Antipoden überhaupt nicht angelegt zu werden scheinen, wenigstens gelang es mir nie, das Vorhandensein solcher zu konstatieren. Hierher gehören *Linaria vulgaris*, *Antirrhinum majus*, *Melampyrum silvaticum*, *Mel. pratense*, *Tozzia alpina*. Bei den übrigen kommen sie wohl regelmäßig vor, sind aber nur von kurzer Existenz und gehen bald nach der Befruchtung zugrunde, zeigen sogar vielfach schon vor dem Eintreffen des Pollenschlauches an der Mikropyle Spuren von Degeneration. Ihre Form und Lagerung ist eine sehr verschiedene. Während sie bei *Verbascum*, *Linaria alpina*, *Scrophularia nodosa*, *Digitalis* und *Pedicularis* (ausgen. *P. caespitosa*) fast immer in gewöhnlicher Weise nebeneinander gelagert sind, konnte ich sie bei *Euphrasia odontitis* und *Pedicularis caespitosa* teilweise hinter-, teilweise nebeneinander, bei *Veronica*, *Euphrasia Rostkoviana*, *Alectorolophus* und *Lathraea* stets hintereinander vorfinden. Bei letztern Gattungen ist der hintere Teil des Embryosackes ziemlich schmal, so daß die Lage der Antipoden hier jedenfalls dadurch bedingt ist. *Alectorolophus* weist zudem die Merkwürdigkeit auf, daß nur 2 Gegenfüßlerzellen vorkommen, von denen die vorderste in der Regel zwei Kerne enthält. Die Kerne zeigen hie und da mehr oder weniger Hypertrophie, namentlich bei den *Rhinantheae*, wo die chromatische Substanz sich regelmäßig stark färbt, Nukleolen dagegen oft nicht wahrgenommen werden können. Diese leichten Hypertrophien sind begreiflich, wenn man bedenkt, daß die Antipoden da gelegen sind, wo der Nährstrom in den Embryosack eintritt. Für die Annahme einer besonders ernährungsphysiologischen Funktion liegen aber, wie mir scheint, nicht die geringsten Anhaltspunkte vor. Schon das auf einen sehr kurzen Zeitraum beschränkte Dasein der Antipoden macht es kaum wahrscheinlich, daß der Embryosack während dessen eines besonderen ernährungsphysiologischen Organs bedürfe. Manche Autoren glauben in der Hintereinanderlagerung eine zweckdienliche Anpassung an die Nahrungszuleitung erblicken zu müssen. Allein mir scheint, daß diese oft — und so auch bei genannten Pflanzen — eine Folge der besondern Form des Embryosackes sei. Ob zudem in solchen Fällen die Leitung eine schnellere und leichter von statten gehende sei, ist sehr fraglich. Die Bedeutung der Antipoden der *Scrophulariaceae* ist in letzter Zeit von Lötscher (49) wieder zum Gegenstand der Diskussion erhoben worden: Lötscher nimmt gegen die Ansicht, daß das allmähliche Verschwinden der Antipoden physiologisch bedeutungslos sei, Stellung und wendet sich damit

auch gegen Balicka-Iwanowska (5), die am Schlusse ihrer Arbeit den Satz ausspricht (S. 68): „Les antipodes, dans les genres étudiés, quand elles existent, semblent avoir une fonction transitoire, elles possèdent un contenu pauvre pour la pluspart et disparaissent très vite“. Schon der Ausdruck „funktion transitoire“ scheint mir zuviel gesagt. Die teleologische Betrachtungsweise auf die Spitze treiben heißt es aber, wenn man, wie Lötscher es tut, den „Zweck“ der Antipoden darin erblicken will, daß sie einfach dazu dienen, die Plasmamasse des Embryosackes zu vergrößern, wenn sie von diesem resorbiert werden. Was für eine „Bedeutung“ einem solchen Zuwachs von seiten der oft ganz minim ausgebildeten drei Zellen zukommt, ist leicht einzusehen. Lötscher weist seinem ersten Typus der Antipoden (die Antipoden als nackte Protoplasten) als Hauptfunktion die Resorption des Nucellus zu und glaubt damit auch die Ansicht Billings' widerlegen zu müssen, der sagt, daß der Embryosack nach der Befruchtung die darunter liegenden Zellen des Leitungsgewebes auflöse (8). Diese Auflösung kommt aber, wo sie überhaupt stattfindet, den Antipoden der *Globulariaceae* und anderer von Billings erwähnter Familien sicher ebenso wenig zu, als den Antipoden der *Scrophulariaceae*. Ich habe schon im ersten Teil darauf aufmerksam gemacht, daß die Angabe Balicka-Iwanowskas (5, S. 59), die Antipoden „persistent jusqu'à la formation complète du haustorium chalazien“, unrichtig ist; denn tatsächlich werden überall bei den *Scrophulariaceae* zuerst die Antipoden resorbiert und nachher das darunterliegende Gewebe. Die Auflösung des Nucellusrestes geschieht immer durch das vordringende Chalazahaustorium.

Lötscher (49) hat speziell 2 nicht näher bestimmte Arten von *Torenia* untersucht und ist dabei zu Ergebnissen gelangt, die mit den von Balicka-Iwanowska und mir für die *Scrophulariaceae* gewonnenen allgemeinen Regeln in Widerspruch stehen, sodaß ich mich veranlaßt sehe, einige Bedenken zu äußern. Er schreibt (S. 223): „In dem stiel förmigen untern Teil (des Embryosackes) ist ein freier Antipodenkern in nicht immer gleicher Höhe zu sehen. Von dem zweiten und dritten Kern bemerkte ich nur in jüngern Samenanlagen undeutliche Spuren“. Zunächst ist es sehr auffällig, daß von den 3 Kernen nur ein einziger sich erhalten haben sollte, da doch sonst überall bei den *Scrophulariaceae* entweder kein oder alle drei Kerne zur Bildung der Antipoden verwendet werden. Aus der in Fig. 26 Taf. II gegebenen Lage und Größe dieses Kerns könnte man zudem fast vermuten, es wäre der primäre Endospermkern unmittelbar nach der Verschmelzung der Polkerne, um so mehr, als dieser sonst in der betreffenden Figur nicht aufzufinden ist. Lötscher nimmt dann an, dieser Kern bilde die für diese Spezies typische eine Antipode, welche für die Resorption des schwächtigen Nucellus genüge, indes die andern nicht gebildet oder bald nach ihrem Entstehen dem übrigen Embryosackinhalt einverleibt würden. Er kann aber eine Abbildung dieser „Antipode“ erst auf einem Stadium geben, wo das Endosperm schon teilweise gebildet ist. Aus einer Vergleichung seiner Figuren 27, 28 und 29 mit den

von Balicka-Iwanowska und mir für die übrigen *Scrophulariaceae* gewonnenen Resultaten geht aber deutlich hervor, daß es sich hier nicht um eine Antipode, sondern höchst wahrscheinlich um ein Chalazahaustorium handelt. Bei keiner einzigen der untersuchten *Scrophulariaceae* erhielten sich die Antipoden so lange oder lagen direkt unter dem eigentlichen Endosperm und enthielten so große Kerne. An deren Stelle tritt stets, sobald das Endosperm einmal das Stadium von Fig. 27 und namentlich Fig. 28 erreicht hat, das Chalazahaustorium. Die Vermutung, daß Löttscher die betreffende Zelle falsch gedeutet habe, wird zur Gewißheit, wenn man seine Abbildungen 27—29 mit der von Balicka-Iwanowska für *Torenia Fournieri Deli et Sp. Nov.* gegebenen Figur 24 vergleicht, wo die Autorin eine genau gleich geformte und gelagerte Zelle mit ebenfalls 1 großen Kern als Haustoriumzelle abbildet, die unzweifelhaft durch die erste Querwandbildung vom übrigen Embryosackteil abgetrennt worden ist. Übrigens ist Löttscher über die Entstehung seiner vermeintlichen Antipode selber im unklaren, wenn er sagt (S. 251): „In welchem Stadium die Antipode ihre bleibende Gestalt erlangt, konnte nicht genau festgestellt werden; es scheint bald nach der Befruchtung der Fall zu sein. Von da an bleibt sich die Antipode bis in die ältesten Stadien ziemlich gleich“. Ebenso lassen seine Bemerkungen (S. 252): „An die frei in den Embryosack hineinragende Antipodenblase schließt sich das Endosperm so eng an, daß es beim Isolieren der Antipode daran hängen bleibt, während es sich von der Embryosackwand, bzw. dem Epithel leicht löst“, und: „Inhalt und Membranen des Endosperms verhalten sich chemisch wie die der Antipode“, keinen Zweifel mehr übrig, daß die „Antipode“ eine bei der ersten Teilung abgegrenzte Endospermzelle ist, welche die charakteristische Haustoriumfunktion übernommen hat. Die Antipoden der *Scrophulariaceae* können also sicher nicht als den Haustorien analoge Organe aufgefaßt werden. Sie repräsentieren nichts anderes, als ein rudimentäres weibliches Prothallium, wie es auch bei andern Familien festgestellt wurde, dem aber keinerlei Bedeutung und Funktion mehr zukommt.

## 2. Die Befruchtung.

Der Embryosack der *Scrophulariaceae* zeigt zur Zeit der Befruchtung sehr mannigfaltige Form und Größe, doch stimmt er hinsichtlich der einzelnen Teile mit dem allgemeinen Angiospermentypus überein. Der Eiapparat weist die gewöhnliche Zusammensetzung aus den zwei kürzern Synergiden und der etwas längern Eizelle auf. Er schließt sich in bezug auf die Lage seiner Kerne meistens der von Strasburger gegebenen Regel an, indem die Synergidenkerne gewöhnlich gegen die Basis zu gerückt sind, während der Eikern die Spitze der Zelle einnimmt. Sehr verschiedenes Verhalten zeigen die Polkerne. Bald kommt es zu einer Verschmelzung derselben (*Verbascum*, *Linaria*, *Antirrhinum*, *Scrophularia*, *Digitalis*, *Euphrasia*, *Pedicularis*, *Melampyrum pratense*, *Lathraea*), bald bleiben sie vollständig getrennt oder legen sich höchstens an einander (*Veronica*,

*Melamp. silvaticum*). Findet eine Verschmelzung zum primären Endospermkern statt, so geschieht sie bei den meisten der untersuchten Arten in der mittlern Region des Embryosackes. Der Ort derselben kann aber bei ein und derselben Art wechseln: so konnte ich bei *Pedicularis palustris* die Vereinigung nicht bloß in der Mitte, sondern auch im obern und sogar im untern Teil des Embryosackes beobachten. Eine auffallende Stellung nehmen in dieser Beziehung *Pedicularis joliosa* und *Tozzia alpina* ein, bei denen sowohl Vereinigung als auch Nichtvereinigung vorzukommen scheint. Shibata (71, 72) konnte bekanntlich dasselbe Phänomen bei *Monotropa uniflora* L. feststellen und glaubte den Grund dafür in der Einwirkung verschiedener Temperaturen gefunden zu haben. Ob es sich auch hier um Temperatureinflüsse handelt (das Material beider Pflanzen stammte aus einer Höhe von 1500—1800 m) oder ob die betreffenden Pflanzen Übergänge zwischen dem Freibleiben und dem Verschmelzen der Polkerne darstellen, muß dahingestellt bleiben. Immerhin neige ich eher zu letzterer Auffassung. — Der aus der Vereinigung der Polkerne hervorgehende primäre Endospermkern zeichnet sich noch mehr als jene durch seine Dimensionen und die Größe seines Nucleolus vor den andern Kernen aus und wandert fast immer ganz in die Nähe der Eizelle. Balicka-Iwanowska (5) wollte hierin ebenfalls eine ernährungsphysiologische Bedeutung erblicken. Ich habe jedoch schon im ersten Teil darauf hingewiesen, daß das Verbleiben des primären Endospermkerns in der Nähe der Eizelle sich nicht auf die Zeit unmittelbar nach der Befruchtung, sondern vor derselben bezieht und daß diese Zeit, wo der Kern auf das Ei „einwirken“ würde, eine sehr kurze wäre. Übrigens bemerkt man während seiner Anwesenheit keine Verminderung seiner Substanz und Größe. Es scheint mir also völlig unbegründet, von einer Rolle des primären Endospermkerns bei der Ernährung der Eizelle sprechen zu wollen. Der Zweck dieser Wanderung scheint lediglich der zu sein, dem aus dem Pollenschlauch austretenden Spermakern möglichst nahe zu kommen. Auch die auffallende Größe des Nucleolus möchte ich nicht mit der Ernährung der Eizelle, sondern mit der nach der Befruchtung zu entfaltenden Teilungstätigkeit in Beziehung bringen und schließe mich völlig Ernst (16) an, wenn er sagt (S. 27): „Die ungewöhnlich starke Ausbildung der Nukleolen dieser Kerne, deren Vereinigungsprodukt eine intensive Teilungsfähigkeit zu entwickeln hat, spricht in hohem Maße für ihren Charakter als nukleäre Stoffwechselprodukte“. Dies wird noch wahrscheinlicher, wenn man bedenkt, daß hier nicht bloß rasch auf einander folgende Teilungen in Betracht kommen, sondern daß auch zugleich Wandbildung erfolgt, bei der immer große Spindelanlagen nötig sind; denn daß die Nukleolarsubstanz zu der Entwicklung kinoplasmatischer Strukturen in enger Beziehung steht, darf jetzt wohl als sicher angenommen werden.<sup>1)</sup>

Das Vordringen der Pollenschläuche zu den Samenanlagen und in die Mikropyle kann leicht beobachtet werden und wird bereits

<sup>1)</sup> Strasburger: „Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich“. (Histol. Beiträge Heft VI. Jena 1900.)

von Schleiden, Hofmeister und andern Autoren jener Zeit erwähnt. Schwer zu sehen ist hingegen der Akt der Kernverschmelzung, da die Spermakerne nicht bloß sehr klein sind, sondern auch in einem undurchsichtigen, dichten, braunen Plasma eingebettet liegen, das bei der Befruchtung die Gegend des Eiapparates meist vollständig verdeckt und eine Beobachtung unmöglich macht. Trotzdem gelang es mir, bei einigen der untersuchten Pflanzen das Phänomen der „Doppelbefruchtung“, d. h. die Verschmelzung des einen Spermakerns mit dem Eikern und die des andern mit dem primären Endospermkern, resp. den Polkernen, nachzuweisen, so bei *Linaria vulgaris*, *Digitalis purpurea*, *Pedicularis foliosa*, *Melampyrum silvaticum*, *Lathraea squamaria*. Die Spermakerne sind mehr oder weniger gekrümmt, bei *Melampyrum* sogar leicht gewunden und scheinen äußerst rasch mit den andern Kernen zu verschmelzen. Guignard und Strasburger (75) haben in den letzten Jahren wiederholt die Anschauung entwickelt, daß es sich bei der Befruchtung des primären Endospermkerns, resp. der Polkerne, nicht um eine eigentliche, sondern um eine „vegetative“ Befruchtung („Pseudofécondation“) handle, die offenbar nur den Zweck habe, jene Kerne zu einer raschen Weiterentwicklung anzuregen. Daß es weniger auf eine Übertragung erblicher Substanz, eine Amphimixis im Sinne Weismanns ankomme, wurde namentlich von Guignard betont, der darauf aufmerksam machte, daß Spermakern und Endospermkern ungleiche Chromosomenzahlen aufweisen. Diese Ansicht scheint mir eine Bestätigung in der Tatsache zu finden, daß bei der Teilung des Endosperms oft nicht die gesamte chromatische Substanz in die Tochterkerne einbezogen wird, sondern in größeren und kleineren Stücken in der Spindel zurückbleibt, also jedenfalls ungleich auf die Tochterkerne verteilt wird (*Melampyrum*). Ähnliche Unregelmäßigkeiten in den Teilungen der Endospermkerne erwähnt Tischler (79) für *Corydalis cava*. — Wiederholt konnte bei der ersten Teilung des Endospermkerns ein Ausstoßen von Nukleolarsubstanz wahrgenommen werden, dessen Ursache jedenfalls in einem Überschuß dieser Masse in den großen Kernen zu suchen ist. Analoge Erscheinungen sind ja aus der botanischen Literatur zur Genüge bekannt. — Die Bildung des Embryo aus der befruchteten Eizelle erfolgt in normaler Weise. Die erste Teilung findet spät statt; oft verlängert sich die Zelle zu einem langen, dünnen Schlauch, bevor die kleine Embryokugel abgetrennt wird. Diese zerfällt alsdann durch zwei Längs- und eine Querteilung in Oktanten, die sich zunächst durch tangentielle Wände teilen. Während dessen gliedert auch die bei der ersten Teilung entstandene Trägerzelle an ihrem vordern Ende fortwährend neue Zellen ab, sodaß schließlich ein vielzelliger, manchmal ziemlich langer Embryoträger zu stande kommt, der die regelmäßig gebaute Embryokugel in das Endosperm einschiebt.

### 3. Die Endospermbildung.

Strasburger (75) faßt das Endosperm der Angiospermen als „fraktionierte Prothalliumbildung“ auf, welche durch die

Befruchtung unterbrochen werde und sich erst nach derselben wieder fortsetze. Er möchte deshalb die mittlere Embryosackzelle, welche das Nährgewebe liefert, als „Endosperminitialie“ bezeichnen. Die *Scrophulariaceae* gehören zu demjenigen Typus, der das Endosperm nur durch fortwährende Zellteilung bildet, und zwar beteiligt sich nicht überall die ganze „Endosperminitialie“ an seiner Entstehung. Bei den Gattungen *Verbascum*, *Scrophularia* und *Digitalis* besitzen die ersten Endospermzellen ein völlig gleichartiges Aussehen und füllen in vier Längsreihen den ganzen Embryosack aus. Früh werden aber die obersten und untersten vier Zellen des jungen Nährgewebes von den weiteren Teilungen ausgeschaltet, so daß also nur noch der zwischen ihnen liegende, allerdings größere Teil des Embryosackes sich in der Folge zum Nährgewebe entwickelt. *Linaria* und *Antirrhinum* gehen bereits einen Schritt weiter, indem hier durch die erste Querwandbildung zum vornherein ein etwa die Hälfte der Macropore einnehmender unterer Teil abgeschnürt wird und nur der obere das Endosperm erzeugt. Es ist also offenbar eine Reduktion eingetreten, die noch deutlicher zu Tage tritt bei einer dritten Gruppe, welche die Gattungen *Alectorolophus* und *Lathraea* (teilweise) umfaßt, und wo nicht nur der untere Teil des Embryosackes zellenleer bleibt, sondern auch in der Mikropylgegend von Anfang an nur noch zwei Zellen ausgebildet werden, die sich in der Folge nicht mehr teilen. Die weitgehendste Reduktion treffen wir jedoch bei *Veronica*, *Euphrasia*, *Pedicularis*, *Melampyrum* und *Tozzia*. Hier wird durch zwei erste Querteilungen eine kleine Zelle aus dem mittlern Teil des Embryosackes herausgeschnitten, aus der allein das Nährgewebe hervorgeht, die also mit Hofmeister als „Endospermutterzelle“ aufgefaßt werden kann. Hofmeister scheint zwar bei Aufstellung dieses Begriffs von falschen Vorstellungen geleitet worden zu sein, wenigstens drückt er sich an verschiedenen Stellen so aus, als ob diese Mutterzelle frei im Embryosack entstehen würde und sich dann den Wänden desselben teilweise anlege; andernorts macht er freilich schon Andeutungen, daß sie eventuell durch zweimalige Querwandbildung entstanden sein könnte, doch äußert er sich nirgends mit Gewißheit. — Diese Zelle liefert regelmäßig durch Quer- und Längsteilungen vier Längsreihen symmetrisch angeordneter Zellen, deren Teilungen erst von einem gewissen Stadium an nicht mehr streng gesetzmäßig erfolgen. Bei allen untersuchten Gattungen entsteht ein wohl ausgebildetes Nährgewebe, das als Reservestoffe Stärke, Cellulose, Fett und Aleuron enthalten kann.

Diese Art der Endospermbildung durch bloße Zellteilung findet sich nicht nur bei einer Anzahl dikotyler Familien, sondern auch bei manchen Monokotylen; eine ausführliche Aufzählung der betreffenden Familien gibt Hofmeister (35). Wir können sie aber wohl kaum gegenüber andern Formen als primitiven Typus auffassen, wie dies Campbell für die *Araceae* tut, wenn er sagt (10, S. 21): „The early development of a solid endosperm seems to be a pretty constant character in all the forms yet examined, and is an important one. A comparison with the prothallial tissue of

*Isoëtes* or *Selaginella* is inevitable, and is probably represents a primitive condition as compared with most Angiosperms. Auch die Erscheinung, daß oft ein großer Teil der Macrospore nicht zur weitem Prothalliumbildung benützt wird, scheint in den verschiedensten Zweigen des Systems sich zu finden. Bereits Hofmeister gibt eine große Zahl solcher Fälle an, wo entweder ein oberer oder ein unterer Teil des Embryosackes zellenleer bleibt. Hegelmaier (27) fand das gleiche Phänomen auch in Embryosäcken, welche das Endosperm nicht durch Teilung bilden, so bei *Linum*. Große Ähnlichkeit mit den *Scrophulariaceae* weist das Verhalten des Embryosackes von *Balanophora elongata* auf, wo nach Treub (84) ebenfalls nur die obere der durch die erste Querwand entstehenden zwei Endospermzellen sich weiter teilt. Dasselbe findet sich nach Guignard (21) bei gewissen *Santalaceae* und nach Johnson bei *Saururus cernuus* (41). Als weitere Beispiele mögen noch *Sagittaria variabilis* nach Schaffner (66) und *Custalia odorata* und *Nymphaea advena* nach Cook (13) genannt werden. Offenbar handelt es sich in all den genannten Fällen um eine Arbeitsteilung, die in dem Maße weiter schritt, als gewisse Teile des Embryosackes besondere Funktionen übernahmen.

#### 4. Die Haustorien.

Hand in Hand mit der fortschreitenden Reduktion des Endosperms auf gewisse Teile des Embryosackes geht die Ausbildung von Haustorien, so daß letztere geradezu als Ursache jener besonderen Art der Nährgewebeentwicklung aufzufassen sind. Ihrer Entstehung nach sind sie einfache Endospermzellen, die bei den ersten Teilungen abgeschnürt werden und schnell ihre Teilungsfähigkeit einbüßen. Ihre Lage ist eine streng gesetzmäßige am obern und untern Pol des Embryosackes. Bei *Verbascum*, *Scrophularia* und *Digitalis* finden wir an diesen Stellen stets 4 Zellen, die aus den ersten Teilungen des primären Endospermkerns hervorgehen und sich von den übrigen Endospermzellen durch ihre Form und Größe, sowie durch den starken plasmatischen Inhalt unterscheiden. *Linaria* und *Antirrhinum* entwickeln an Stelle der vier Chalazahaustorialzellen nur noch eine einzige mit meist 2 Kernen, die schon bei der ersten Teilung abgetrennt wird; in der Mikropylregion besteht das Haustorium hingegen hier noch aus 4 Zellen, die sich jedoch hinsichtlich ihrer Form kaum von den andern Nährgewebszellen unterscheiden, wohl aber stets mehr und stärker färbbares Plasma enthalten, ein Zeichen, daß sie wirklich als Haustorien „funktionieren“. Die stärkste Entwicklung der Haustorien weisen jedoch die Gattungen *Alectorolophus*, *Lathraea*, *Veronica*, *Euphrasia*, *Pedicularis*, *Melampyrum* und *Tozzia* auf. Aber auch hier lassen sich wieder verschiedene Stufen der Ausbildung unterscheiden. Während bei *Alectorolophus* und teilweise auch bei *Lathraea* an Stelle der 4 Mikropylhaustorialzellen 2 getreten sind, deren jede 2 Kerne enthält, findet sich bei allen übrigen immer nur eine einzige mit 4 Kernen. Man darf wohl angesichts dieser verschiedenen

Grade der Haustorienentwicklung behaupten, daß in diesen Teilen des Embryosackes eine Rückbildung der Zellteilung erfolgt ist, daß also die 2- und 1zelligen Haustorien phylogenetisch von den 4zelligen abzuleiten seien. Diese Hypothese gewinnt durch einige weitere Tatsachen der ontogenetischen Entwicklung an Wahrscheinlichkeit. Bei *Alectorolophus* wird die oberste Zelle regelmäßig noch durch eine Längswand geteilt; der Kern einer jeden der so entstehenden zwei Zellen geht hierauf noch eine Teilung ein, die Ausbildung der zweiten Längswand, wie sie für *Verbascum* u. a. charakteristisch ist, unterbleibt jedoch. Bei der weitem Entwicklung dieses 2zelligen Haustoriums tritt nun die eigentümliche Erscheinung auf, daß die Längswand in ihrem obern Teil durchbrochen wird und beide Teile in Kommunikation treten. Noch bezeichnender ist das Verhalten von *Lathraea*, wo bald eine Längswand angelegt wird und dann 2 Haustoriumzellen mit je 2 Kernen entstehen, die später ebenfalls kommunizieren, bald aber auch diese Längsteilung unterbleibt, also eine 4kernige Haustoriumzelle ausgebildet wird. Rascher scheint die Reduktion des 4zelligen Haustoriums der Chalazagegend erfolgt zu sein; wir sehen schon bei *Linaria* und *Antirrhinum* an dieser Stelle nur noch eine einzige Zelle, deren Kernzahl nie 2 überschreitet. Diese stärkere Rückbildung der Kern- und Zellteilungen erscheint uns leicht verständlich, sobald wir uns über die Ursachen der Haustoriumbildung einmal klar sind. —

Es ist eine sowohl im Pflanzen-, als auch im Tierreich weit verbreitete Erscheinung, daß Zellorganismen, die eine über das gewöhnliche Maß hinausgehende Ernährung erleiden, einen Teil ihrer Fähigkeiten einbüßen, ja schließlich zu grunde gehen können. So zeigte, um nur einen Fall aus dem Tierreich anzuführen, R. Hertwig für gewisse *Protozoen* (32), daß sie bei Überfütterung stark an Größe zunehmen und darauf absterben können. Magnus (51) konnte bei seinen Mycorrhizastudien in den verdauenden Zellen von *Neottia nidus avis* L. eine Überernährung mit darauf folgender Degeneration feststellen. Bei Gallenhypertrophieen kommt es nach Küster (45) ebenfalls zu einer reichlichen Nahrungszufuhr, die sich in enormer Anhäufung von Eiweißmaterial, Stärke und andern Stoffen kund gibt. Namentlich auffallend treten solche Erscheinungen in den Riesenzellen zu Tage, die zu ganz abnormer Größe heranwachsen und dabei ihre Teilungsfähigkeit einbüßen.

Bei den Endospermhaustorien der *Scrophulariaceae* haben wir es ohne Zweifel mit ganz analogen Erscheinungen zu tun. Diese Zellen liegen da, wo der Nährstrom in den Embryosack eintritt und zwar sind dies, wie ich weiter unten noch zeigen werde, höchst wahrscheinlich die einzigen Stellen, wo nach der Befruchtung Nahrung zugeführt wird. Zieht man ferner in Betracht, daß diese Zufuhr eine sehr beträchtliche und lang andauernde ist, so kann wohl kaum bestritten werden, daß sich schließlich ihr Einfluß auf die Gestalt und Funktion der an der Eingangspforte liegenden Zellen geltend mache. Es ist wohl denkbar, daß dieser konstant auftretende Reiz auch in der phylogenetischen Entwicklung von Bedeutung werden mußte, derart, daß die durch ihn erzeugten Veränderungen sich

vererben und in der Folge steigern konnten. Welche andern Bedingungen dabei noch mitspielen, daß bei den einen Gattungen diese Zellveränderungen nur gering, bei den andern hingegen sehr ausgeprägt erscheinen, kann zur Zeit noch nicht mit Sicherheit entschieden werden. Es wurde zwar schon von verschiedenen Seiten betont, daß der Saprophytismus oder Parasitismus, also äußere Erscheinungen, ihre Wirkung auch auf die innern Organe und so auch auf die Haustorien geltend gemacht hätten. So schreibt z. B. Balicka-Iwanowska (5, S. 59): „Chez les *Rhinantheae* tout prend des proportions plus considérables: l'épaisseur du tégument, les noyaux endospermiques agrandis, enfin le développement des haustoriums. Ces caractères semblent se rattacher au semi-parasitisme de cette famille“. Auch Goebel (18), Moebius (55, 56) und andere machen wiederholt auf das Zusammentreffen von Parasitismus und Abnormität in der Ausbildung der Sexualorgane aufmerksam. Dieses ist allerdings oft sehr auffallend und scheint manchenorts in der Tat in ursächlichem Zusammenhang zu stehen. Treub (82) glaubt z. B. die starke Reduktion der Samenanlage der *Loranthaceae* auf den Einfluß des „äußern“ Parasitismus zurückführen zu können. Auch die parasitären *Balanophoraceae* weisen in ihrer Reproduktion manche Eigentümlichkeiten auf (Treub 84). Sehr an die *Scrophulariaceae* erinnern aber namentlich die *Santalaceae*, eine bekanntlich ebenfalls hemiparasitische Familie. Hier dringt nach Guignard (21) der Embryosack mit seinem untern Ende bereits vor der Befruchtung tief in das Gewebe der Placenta ein, bildet also ein Haustorium. Sein primärer Endospermkern zeigt dieselben ins Auge fallenden Größenunterschiede wie bei den *Rhinantheae*. Nach der ersten Teilung bleibt der ganze untere Teil des Embryosacks zellenleer und steigt in der Folge noch beträchtlich in das Placentagewebe hinab. — Andererseits fehlt es aber auch nicht an Beispielen, wo solche eigentümliche Bildungen vorhanden sind, die parasitische oder saprophytische Lebensweise aber fehlt. Gerade in der Familie der *Scrophulariaceae* kann diese Tatsache beobachtet werden: *Veronica* entwickelt eines der stärksten Haustorien und doch ist sie, soviel mir bekannt, weder eine holo-, noch eine hemiparasitische Pflanze. Es wäre ja immerhin denkbar, daß sie von einer Form abstammen würde, die dem Parasitismus ergeben war. Doch möchte ich vorläufig die Frage, ob die stärkere Ausbildung der Haustorien dem Parasitismus zuzuschreiben sei, noch unbeantwortet lassen. Soviel scheint mir hingegen sicher, daß sie einem durch den bestimmt lokalisierten Nährstrom bedingten Reiz ihre Entstehung verdanken. Dafür spricht die Tatsache, daß bei den 1- und 2 zelligen Haustorien die Kernteilungen noch in ganz normaler Weise erfolgen, die bei den 4zelligen Haustorien sonst eintretende nachherige Scheidewandbildung aber ganz oder teilweise unterbleibt. Es sind dies Erscheinungen, die den durch gleiche Ursachen bedingten Hemmungsbildungen vollkommen entsprechen. Daher stehe ich auch nicht an, das erste Stadium der vielkernigen Haustorien als solche zu bezeichnen. Daß dieselben in der Chalazagegend intensiver ausgeprägt erscheinen, sodaß nur noch eine Kernteilung erfolgt, scheint

mir mit dem eben gegebenen Erklärungsversuch übereinzustimmen. Es mußte hier zu einer stärkern Hemmung kommen, da das Chalazaende des Embryosackes ja am Ende des Leitungsstranges liegt, also gerade da, wo unzweifelhaft die stärkste Nahrungszufuhr erfolgt und daher auch von jeher der größte Reiz ausgeübt wurde. Allein die Haustorien können nicht als bloße Hemmungsbildungen aufgefaßt werden, denn sie erleiden im weitem Wachstum der Samenanlage Veränderungen, die auf eine andere Kategorie pathologischer Phänomene hinweisen: auf die Hypertrophieen. Diese sind wohl, „physiologisch“ betrachtet, das Primäre, d. h. die erste unmittelbare Folge der reichlichen Ernährung. So finden wir sie bei den einzelnen Zellen der Haustorien von *Verbascum*, *Scrophularia*, *Linaria* (Mikropylhaust.) und *Digitalis*. Während bei *Linaria* die vier Zellen noch gar nicht hypertrophiert erscheinen, wohl aber ihre Kerne leicht, tritt uns bei *Verbascum* bereits eine Formveränderung derselben entgegen, die sich bei *Scrophularia vernalis* noch steigert, um schließlich bei *Digitalis* ihre höchste Stufe zu erreichen. Auch die sich stark vergrößernden Endospermzellen am Chalazaende von *Veronica chamaedris*, die erst nachträglich ihre besondere Form erlangen, sind nichts anderes, als solche Hypertrophieen. Noch weiter gehen sie aber bei den mehrkernigen Haustorien. Wir sehen, wie diese sich vergrößern und oft tief in das Gewebe eindringen, immer dem Nahrungsstrom, als dem Reiz, entgegenwachsen. Ich möchte also die Endospermhaustorien der *Scrophulariaceae* (und dies trifft wohl auch noch für andere Familien zu) teilweise als Hypertrophieen, teilweise als Hemmungsbildungen und Hypertrophieen, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung in bestimmter, für fast jede Gattung, manchmal auch Art, charakteristischerweise erblich fixiert wurden und mit steigender Ausbildung zugleich eine raschere und intensivere Nahrungszufuhr ermöglichten, auffassen.

Für diese Auffassung als Hypertrophieen spricht auch das den Haustorien eigentümliche, höchst auffällige Verhalten der Kerne. Dasselbe ist, entsprechend den verschiedenen Stufen der Haustorienausbildung, ein sehr verschiedenes. Nur geringe Veränderungen erfährt der Kern bei den *Pseudosolaneae* und *Antirrhinoideae*. sehr starke dagegen bei den *Rhinanthoideae*. Dabei erhalten die Kerne eine fast für jede Gattung ganz charakteristische Struktur, sodaß ich Magnus (51) völlig beipflichte, wenn er sagt, in der Struktur der hypertrophierten Kerne kämen die individuellen Eigenschaften zum Ausdruck. Im allgemeinen erfolgt immer zuerst eine starke Zunahme der chromatischen Substanz, die in meist groben, scharf umschriebenen Körnern auftritt, verbunden mit intensivem Wachstum des Nucleolus und des ganzen Kerns. Später nimmt der Kern oft flockige Struktur an, die Umrisse der Chromatinstücke werden undeutlich, oft auch die des Kerns; er erhält unregelmäßige, amoeboider Gestalt, ebenso das Kernkörperchen, welches letzteres sich einschnüren und in mehrere kleine Nucleolen teilen kann. Selbst der ganze Kern bekommt gelegentlich ein zerklüftetes Aussehen und zerfällt in Stücke (*Veronica*). — Die Veränderungen, welche der Zellkern

in Zellen, die eine reichliche Ernährung erleiden, erfährt, sind bisher hauptsächlich auf zoologischem Gebiete beobachtet und beschrieben worden; doch hat auch die Botanik angefangen, ihnen ihr Interesse zuzuwenden. Von Arbeiten aus dem erstgenannten Gebiete möchte ich namentlich die von Korschelt (44) anführen. Dieser Autor fand, daß die Kerne von Eizellen nach jener Gegend hin Fortsätze ausstrecken, von welcher die Zellen Substanz aufnehmen. Dabei verliert der Kern an diesen Stellen oftmals seine scharfe Umgrenzung und scheint mit seiner Substanz unmittelbar in das Plasma überzugehen. Auch starke Strukturveränderungen treten auf, die chromatische Substanz häuft sich im Innern an und der Kernkörper verändert seine Gestalt. Ähnliche Erscheinungen konnten bei sezernierenden Zellen festgestellt werden. Eine eingehende Beschreibung der Kernveränderungen in pflanzlichen Zellen gibt Magnus (51) in seinen Mycorrhizastudien. Die Kerne der „Verdauungszellen“ nehmen hier ein amoebenartiges Aussehen, das ganz an dasjenige gewisser Haustorienkerne erinnert, an und erhalten großkörnig flockige Struktur. Auch die Kerne der „Pilzwirtzellen“ zeigten hier und da vorübergehend ähnliche Bilder, wenn sich der Einfluß der „Verdauungszellen“ auf sie bemerkbar gemacht habe. Bei der Heteroderagallenbildung finden sich nach Tischler (81) in den großen plasmareichen Zellen ebenfalls umfangreiche, unregelmäßig gelappte, zahlreiche Nukleolen enthaltende Kerne. Auch Prillieux<sup>1)</sup> konnte in den durch experimentelle Eingriffe erzeugten Riesenzellen von Keimpflanzen Kerne nachweisen, deren Oberfläche stark gelappt und oft ganz zerklüftet war, die also denjenigen in den Haustorien von *Veronica* sehr ähnelten. Schließlich weise ich noch auf die von H. Huss beschriebenen Strukturveränderungen der Antipodenkerne hin (38). Wesentlich anderer Natur sind dagegen die von Rosenberg (60) angeführten Kernveränderungen in den Drüsenzellen von *Drosera*. Dieser Forscher konnte zwar bei Fütterung mit Fleisch- und andern Substanzen ebenfalls eine Zunahme der chromatischen Substanz beobachten, die Nukleolen und die Kerngröße verhalten sich aber gerade entgegengesetzt, sie nehmen ab. Auch die Angaben von Schniewind-Thies (70) über die Kerne der Septalnektarien lauten teilweise ähnlich. Die Kerne nehmen hier gebuchtete, gelappte, zackige, verzweigte Gestalt an und lösen die Kernwand teilweise auf, treiben sogar im Stadium der höchsten Sekretion pseudopodienartige Fortsätze und zerfallen zuweilen in mehrere Stücke. Chromatin und Nukleolen können aber sowohl zu- als auch abnehmen.

Über die Rolle, welche die Kerne der Haustorien spielen sollen, äußert sich Balicka-Iwanowska (5) wie folgt (S. 67): „Nous sommes à même de confirmer l'opinion de certains auteurs qui attribuent au noyau un rôle considérable dans la nutrition. Dans mes recherches j'ai pu constater effectivement qu'il se dirige toujours vers la partie, où la nutrition est plus forte“. Die Autorin schließt sich also damit der namentlich von Haberlandt (23) begründeten

<sup>1)</sup> Zitiert bei Küster (45).

Ansicht an, daß viele Funktionen der Zellen vom Zellkern abhängig seien. Haberlandt betont auch, daß die Mehrkernigkeit der Zellen mit ihrer bedeutenden Größe in Beziehung stehe. — Man wäre geneigt — und bei vielen Forschern scheint dies auch der Fall zu sein — den Kernen der Haustorien, da sie oft in Mehrzahl vorkommen, eine entsprechende wichtige Rolle zuzuschreiben. Dies tut auch Magnus; welcher in der in den letzten Stadien eintretenden Fragmentation eine zweckdienliche Verteilung der Kernsubstanz in der ganzen Zelle“ erblickt, bei der es sich weniger um eine „Erbgleichheit der Stücke“, als um eine bloße Vermehrung der Substanz handle. Ich habe bereits zu zeigen versucht, daß die Mehrkernigkeit dieser Zellen als Ausdruck der „Hemmung“ aufzufassen sei. Wir finden z. B. bei *Digitalis* sehr große Zellen und doch enthalten sie nur einen Kern. Ebenso verhält es sich mit den Haustorienzellen von *Scrophularia vernalis*. Andererseits weist das Mikropylhaustorium von *Euphrasia odontitis* wohl 4 Kerne auf, bleibt aber während der ganzen Entwicklung des Samens relativ klein und vermag keine seitliche Aussackung zu treiben. Wenn wir bei verschiedenen Pflanzen die Ausdehnung des Mikropyl- und des Chalazahaustoriums vergleichen, kann leicht beobachtet werden, daß das Mikropylhaustorium oft keine stärkere Ausbildung erreicht als das Chalazahaustorium, obschon es 4 Kerne und dieses nur 2 enthält. Es scheint mir dies daraufhin zu deuten, daß die Größe der Haustoriumzellen nicht von der Zahl der Kerne abhängig ist. Ob die Kerne bei dem Wachstum dieser Zellen, namentlich bei Bildung der Aussackung, in dem Maße beteiligt seien, wie es Haberlandt (23) für die Entstehung der Haare usw. angibt, scheint mir ebenfalls zweifelhaft. Man bemerkt ja allerdings, daß bei Beginn der Mikropylausstülpung in der Regel etwa 2 Kerne sich an der betreffenden Stelle vorfinden. Allein es wäre ebenso gut möglich, daß sie einfach dem durch den Nahrungsstrom auf sie ausgeübten Reiz Folge leisten würden. Und dies scheint mir seine Bestätigung darin zu finden, daß nach und nach meist alle 4 Kerne in das laterale Haustorium einwandern, d. h. sich dahin begeben, wo die reichste Nahrungszufuhr erfolgt. Das weitere Wachstum des Haustoriums ist aber nicht von der Zahl der Kerne abhängig, es können im fertigen Zustande ebenso gut bloß 2 Kerne darin angetroffen werden, als deren 4. Bei *Euphrasia odontitis* liegen ja wohl manchmal 4 Kerne nahe der schwachen Ausbuchtung und trotzdem vermag diese nicht, sich wie bei *Euphrasia Rostkorianae* weiter zu entwickeln. Es soll damit keineswegs bestritten werden, daß der Kern beim Wachstum der Membran eine gewisse Rolle spiele. Nur möchte ich hervorheben, daß die Stärke des Wachstums der Haustorien nicht durch die Zahl der Kerne bedingt sei, sondern daß andere Faktoren maßgebend sind, wohl die Stärke des durch die Ernährung ausgeübten Reizes. Zudem erfolgt dieses Wachstum des Haustoriums oft noch auf einem Stadium, wo der Kern wohl kaum mehr eine entsprechende Funktion ausüben kann. Ich erinnere nur an die eminente Entwicklung des Mikropylhaustoriums von *Veronica hederifolia*, das immer noch wächst, wenn

die Kerne bereits stark zerfallen und degeneriert sind und auch häufig sehr weit von seiner Spitze entfernt liegen. Es können wohl kaum Zweifel gehegt werden, daß die Größe des Haustoriums mit der Menge der zugeführten Nahrung in Zusammenhang steht, denn diese muß angesichts der starken Entwicklung des Endosperms und der zahlreichen Reservestoffe, eine ausnahmsweise große sein. Ich weise noch auf die Fälle hin, wo kaum behauptet werden kann, daß das Wachstum des Haustoriums vom Kern abhängig sei. Guignard (21) beschreibt für *Thesium divaricatum*, daß das Haustorium sich tief in die Placenta hinab erstrecke und einen Kern enthalte; nach seinen Figuren 19—22 Taf. 13 liegt derselbe während der ganzen Entwicklung aber immer direkt unter dem Endosperm, also sehr weit von der vorwachsenden Spitze entfernt. Nach Billings (8) wachsen bei gewissen *Globulariaceae* Teile des Haustoriums fadenförmig aus, ohne daß Kerne hinein wanderten; diese bleiben in der Zentralplasmamasse zurück. Dasselbe konnte ich bei *Alectorolophus* beobachten, wo die bereits stark hypertrophierten Kerne dem Haustorium nur eine Zeit lang folgen, aber nicht in die Verzweigung einwandern.

Die Gestalts- und Strukturveränderungen, welche die Kerne erleiden, betrachte ich als eine Folge der reichen Ernährung, als einen krankhaften Zustand derselben, nicht aber als den Ausdruck einer höchst gesteigerten „Aktivität“, welche die Stoffwechselprozesse beherrsche. Ich muß mich auch der Ansicht von Magnus (51) entgegenstellen, der die Chromatinansammlung „morphologisch“ als den Anfang der indirekten Teilung betrachtet und auch die spätere Fragmentation noch mit jener in Zusammenhang bringen möchte (S. 250): „Die innere Abstoßung, die den Kern auf seine normale Größe zurückzubringen strebt, scheint auch jetzt noch die Hälften nunmehr auf direktem Wege auseinander zu treiben“. Die Bilder, welche die Haustorienkerne im ersten Stadium darbieten, haben aber mit denjenigen bei der indirekten Kernteilung nichts zu tun; das Chromatin verhält sich wesentlich anders, es ist in viel reicherm Maße vorhanden, besteht aus gröberen Körnern, die aber nicht immer zu deutlichen Fäden angeordnet sind und zudem nimmt ja der Nucleolus während der ganzen Zeit beständig an Größe zu. Die später stattfindende Fragmentation ist die letzte Folge einer starken Hypertrophie und nur als ein bloßes „Zerfallen“ aufzufassen, das von der direkten Teilung anderer Kerne wohl zu unterscheiden ist. Es ist kaum anzunehmen, daß der hypertrophierte Kern bei der weitem Nahrungsleitung und Verdauung noch eine wichtige Rolle spiele. Ich möchte vielmehr zu der Ansicht Chodats hineigen, der die besondern Strukturveränderungen der hypertrophierten Kerne als einen Ausdruck ihrer Reaktion auf die Aktivität des umgebenden Plasmas ansieht, wobei sich die Kerne der verdauenden Tätigkeit des Protoplasmas zu erwehren hätten (12). Mit der Annahme eines solchen „sich-Wehrens“ des Kerns gegenüber den durch das Plasma erzeugten Fermenten würde auch die Erscheinung in Einklang zu bringen sein, daß in spätern Stadien, wenn offenbar die Reaktionsfähigkeit erlahmt ist, sehr oft eine beträchtliche

Abnahme der chromatischen Substanz konstatiert werden kann. Immerhin glaube ich, daß es sich bei der so eminenten Größen- und Inhaltzunahme der Kerne nicht bloß um den Ausdruck der Reaktion gegenüber dem Plasma handelt, sondern daß zugleich auch ein eigentliches Schmarotzen der Kerne im Medium stattfindet, das vereint mit dem Bestreben, auf die schädlichen Fermente zu reagieren, zu gleichen Hypertrophieen und zur vollständigen Degeneration führt, wie dies für im Übermaß ernährte Protozoen, Gallenzellen usw. bekannt ist. —

Das Vorkommen von Endospermhaustorien scheint eine im Pflanzenreich ziemlich verbreitete Erscheinung zu sein, die aber erst durch die Arbeiten der Goebelschen Schule die ihr zukommende Beachtung gefunden hat. Balicka-Iwanowska (5) wies sie außer für die *Scrophulariaceae* noch für die *Gesneraceae*, *Pedalinaceae*, *Plantaginaceae* und *Campanulaceae* nach. Nach Billings (8) finden sich Haustorien auch bei den *Linaceae*, wo ein Teil des Embryosackes abgeschnürt wird und einige freie Endospermkerne erhält, noch bevor Zellbildung zum Endospermgewebe stattfindet; ähnlich verhalten sich gewisse *Polemoniaceae*. Sehr an die *Scrophulariaceae* erinnern die Befunde bei den *Globulariaceae*, wo das Mikropylhaustorium ebenfalls 4, das Chalazahaustorium 2 oder 4 Kerne enthält. Von weiteren Familien mit Haustorien nennt Billings noch die *Lobeliaceae* und *Goodeniaceae*. Merz (54) erwähnt Endospermhaustorien auch für die Utricularieen, Lang (46) für *Polypompholyx* und *Byblis gigantea*, Artopoeus (3) für die *Ericaceae*, Treub (83) für die *Verbenaceae*. Bei den *Santalaceae* entstehen sie nach Guignard (21) schon vor der Befruchtung. Hegelmaier (25) fand bei *Agrostemma githago* und *Stellaria holostea* mit der Bildungsgeschichte des Endosperms in Zusammenhang stehende Divertikel, welche in das Nucellusgewebe eindringen und sich bis zur Samenreife verlängern. Ein großes Chalazahaustorium mit stark hypertrophiertem Kern, welches tief in das Perisperm sich einsenkt, findet sich nach Johnson (41) bei *Saururus cernuus* L. Von weiteren Haustorienbefunden mögen noch die von Cook (13) und York (93) bei den *Nymphaeaceae* und von M. Benson (7) bei gewissen *Amentiferae* genannt werden. Eine große Zahl von Angaben sind noch anzuführen, die Hofmeister schon machte und die in neuester Zeit teilweise bestätigt wurden, bei denen aber in der Regel nur von einer „Abtrennung eines Teils des Embryosackes vom übrigen Endosperm“ gesprochen wird. Die gegebenen Beschreibungen lassen zwar oft vermuten, daß es sich auch um Haustorien handle, immerhin ist noch zu untersuchen, ob wirklich eine haustoriale „Funktion“ ausgeübt werde. So gibt Treub (84) für *Balanophora elongata* Bl. an, daß die untere der zwei ersten Endospermzellen keine weiteren Zellteilungen, selten noch eine Kernteilung eingehe. Dasselbe beobachtete Schaffner (66) bei *Sagittaria variabilis*. Zum Schlusse erwähne ich noch einige Fälle, wo die Haustorien ebenso auffallende Größe, wie bei gewissen *Scrophulariaceae* erreichen, aber von ganz anderem morphologischem Werte sind. Hofmeister (34) entdeckte, daß bei *Calendula* eine Synergide zum Haustorium auswächst. Nach Leidicke (47)

treibt der Vorkeim von *Tropaeolum majus* zwei starke Wucherungen, deren eine mittelst eines zellhautlösenden Enzyms die Samenschale durchbricht und in die Fruchtwand eindringt, während die andere die Placenta aufsucht und auf eine weite Strecke dem Leitbündel folgt. Beide hätten die Aufgabe, Kohlehydrate in Form von Zucker zuzuführen. Eine äußerst merkwürdige Art der Haustorienbildung hat Longo (50) bei *Cucurbita pepo* gefunden, wo der Pollenschlauch an der Basis des Nucellushügels eine Art Blase bilden soll, von welcher blind endigende Äste abzweigen, das innere Integument durchqueren, zwischen den beiden Integumenten verlaufen und oft auch in das äußere eindringen. Die Ausbildung dieses Haustoriums ist jedoch keine erblich fixierte, sondern hängt ganz von äußern Umständen ab. Ist nämlich im Nucellushals keine Stärke vorhanden, bildet sich auch keine Blase; sind nur ganz kleine Stärkekörner da, entsteht wohl eine Blase, aber keine Verästelung. Dieses Beispiel zeigt klar und deutlich, daß die Bildung der Haustorien durch einen Nahrungsreiz verursacht wird, daß also die Haustorien Hypertrophien parasitischer Natur darstellen.

### 5. Umwandlung von Plasma in Cellulose.

Schacht war der erste, der eine Umwandlung von Plasma in Cellulose entdeckte, und zwar in der „Aussackung“, d. h. dem lateralen Haustorium von *Pedicularis silvatica*. Seither haben sich die Befunde hierüber bedeutend vermehrt. Schon seit längerer Zeit bekannt ist das Vorkommen von Cellulosebalkennetzen bei *Veronica triphyllos*, *hederifolia*, *Plantago lanceolata*, *Caulerpa*, sowie die Umwandlung von Plasma in Cellulose bei *Verbascum*, *Azolla* usw. Tischler (79) fand dieselbe Erscheinung auch in der Samenschale von *Corydalis cava*; andere Fälle sind da und dort im Pflanzenreich noch bekannt geworden. Innerhalb der Familie der *Scrophulariaceae* gelang es mir, diese Umwandlung auch noch bei *Pedicularis verticillata*, *recutita*, *tuberosa*, *Veronica chamaedris*, *Bartsia alpina*, *Digitalis purpurea*, *ambigua* nachzuweisen. Während sie aber bei *Pedicularis* sehr deutlich zu Tage trat, offenbar auch bei den nicht untersuchten Vertretern der Gattung sich findet, traf ich sie bei den übrigen genannten Pflanzen nur in schwacher, manchmal äußerst zarter Ausbildung an. Über die Bedeutung der Cellulosebildung ist schon viel hin- und hergestritten worden; soviel scheint sicher, daß sie in den verschiedenen Abteilungen des Pflanzenreichs eine verschiedene Rolle spielt. Nach Janse (39) sollen die Cellulosebalken von *Caulerpa* dazu dienen, die beiden Blattflächen, die sonst durch den Turgor auseinander getrieben würden, zusammenzuhalten und sie so vor Schädigung zu bewahren; sie hätten also eine mechanische Funktion. Er widerspricht damit der Meinung Nolls,<sup>1)</sup> der den Zweck der Balkenbildung in einem erleichterten Stoffaustausch erblickt. Magnus (51) betrachtet die Cellulosebildung in den von Pilzen befallenen Zellen von *Neottia* und andern als ein Schutzmittel gegen

<sup>1)</sup> Noll: „Über die Funktion der Zellstofffasern von *Caulerpa prolifera*“. (Arbeiten aus d. bot. Instit. Würzburg. Bd. III. 1888.) Zitiert bei Janse (39).

den Eindringling oder möglicherweise als ein vom Eindringen des Pilzes unabhängiges Ausscheiden von überflüssigem Baumaterial. Tischler (80) faßt diese Prozesse als senile Vorgänge, die sich in unbrauchbaren oder zu totem Gewebe verwendeten Zellen abspielen, auf. Für die letztere Auffassung sprechen in der Tat verschiedene Faktoren. Es ist dabei nicht ausgeschlossen — was auch Tischler für die Cellulosebildung in den Samenschalen sagt —, daß das Balkenwerk eine mechanische Funktion, wie bei *Caulerpa*, ausüben könne. Für eine solche spricht sein Auftreten in den extraovularen Teilen bei *Veronica hederifolia*, wo die zarten, plasmatischen Organe einer Festigung bedürfen und auch die periphere Ansammlung der Balken darauf hin zu deuten scheint. Ob aber die Cellulosebalken in den Haustorien von *Pedicularis*, *Bartsia* usf. eine gleiche Funktion haben, scheint mir fraglich. Man kann sich hier die Notwendigkeit eines solchen Gerüsts nur sehr schwer vorstellen und fragt sich unwillkürlich, warum es alsdann in den einen Haustorien nötig sei und in den andern nicht! Denn *Euphrasia* und *Tozzia*, die ganz ähnliche Haustorien wie *Pedicularis* besitzen, haben z. B. keine Cellulosebalken: ebenso fehlen diese in den Chalazahaustorien. Es wäre möglich, daß das Vorkommen oder Nichtvorkommen im Mikropyl- und Chalazahaustorium ein und derselben Pflanze mit der Nahrungszufuhr zusammenhänge; man kann nämlich beobachten, daß in jenen Fällen, wo im Mikropylhaustorium ein Cellulosenetz ausgebildet wird, hier die Nahrungszufuhr meist schon abgenommen zu haben scheint und hauptsächlich noch durch den Leitungsstrang zum Chalazaende erfolgt. Immerhin bleibt dies eine bloße Vermutung, sodaß gegenwärtig über die „Zweckdienlichkeit“ der Cellulosebildung in den Haustorien nichts Bestimmtes geäußert werden kann; eher möchte ich behaupten, daß eine solche überhaupt nicht vorhanden sei; denn auch die extraovularen Haustorien-teile genießen wohl genug Schutz von seiten der Fruchtwand. Dagegen scheint es mir unzweifelhaft, daß es sich hier um senile Vorgänge handelt, wie Tischler betont; denn auf dem Stadium, wo die Cellulosebildung eintritt, zeigt die Zelle unläugbare Spuren höchster Degeneration des Kerns und fällt alsdann bald dem Tode anheim. Ich kann daher, wie Tischler, dem Kern keine aktive Beteiligung am Vorgang der Cellulosebildung, wie es Magnus (51) tut, zuschreiben.

## 6. Die Entwicklung der Samenschale.

Die *Scrophulariaceae* besitzen, wie die Mehrzahl der Sympetalen überhaupt, nur 1 Integument, welches durchwegs beträchtliche Größe erreicht. Der Nucellus nimmt am Aufbau des Samens keinen Anteil, die Samenschale setzt sich also nur aus Integumentgewebe zusammen. Man kann am letztern fast immer 3 scharf von einander getrennte Teile unterscheiden: zu äußerst die Epidermis, zu innerst das sog. Tapetum, d. h. ebenfalls eine epidermale Schicht und dazwischen mehrere Lagen, Zwischengewebe. Bachmann (4) hat die Entwicklung der Samenschale bereits sehr gründlich behandelt, sodaß ich mich in der vorliegenden Untersuchung nur auf kurze Angaben beschränke. Die wichtigste Rolle spielt beim Entwicklungs-

vorgang das Tapetum, auf das ich im folgenden Abschnitt zu sprechen kommen werde. Das Zwischengewebe bleibt nur in wenigen Fällen einigermaßen gut erhalten (*Alectorolophus*, *Linaria*), meist erfährt es eine teilweise oder vollständige Zertrümmerung. Die Epidermis erhält sich oft sehr lang; sie verdickt alsdann ihre Membranen teilweise. Totales Verschwinden des Integuments findet sich bei *Veronica hederifolia* und *Melampyrum*, bei welchen Pflanzen das Endosperm nur von einer dünnen Haut aus zusammengedrückten Zellresten umgeben ist. Holfert (36) faßt die Epidermis und eine mehrreihige obliterierende Schicht der Samenanlage als „Nährschicht“ auf, die ein transitorisches Speichergewebe darstelle, dessen Inhalt während der Reifung zu sekundären Membranverdickungen anderer Gewebepartien verbraucht werde. Es geht aber kaum an, nur einem Teil des Integuments diese Funktion zuzuschreiben, da man in allen seinen Teilen Nahrungsstoffe aufgespeichert findet, allerdings in verschiedener Verteilung und Art. Meist kann man bemerken, daß an der Peripherie des Integuments die meisten und größten Stärkekörner sich vorfinden; nach innen nehmen sie immer an Zahl und Größe ab, sodaß oft in den innersten Schichten nur ganz wenige, kleine wahrgenommen werden können. Auch die Epidermis enthält vielfach nur kleine Körner in geringer Zahl. In gleicher Weise tritt stets der Gegensatz zwischen Mikropyle und Chalaza hervor, derart, daß die Körner der Mikropylregion diejenigen des Chalazaendes an Zahl und Größe bedeutend übertreffen. Mit der lokalen Abnahme der Stärke geht eine Zunahme der Eiweißsubstanz parallel und diese charakterisiert zugleich wieder die Stellen, wo die lebhaftesten Teilungen stattfinden. So sind das Tapetum und die daran stoßenden Zwischengewebsschichten, sowie manchmal auch die Epidermis immer sehr eiweißreich. Es scheint hier die Stärke vorzu zum Aufbau der jungen Zellen verbraucht zu werden. Daß das Mikropylgewebe größere Stärkekörner enthält, ist ebenfalls verständlich, wenn man bedenkt, daß die Zufuhr der Stoffe von der Chalaza her erfolgt, dort also noch keine Speicherung stattfinden kann. Diese Verhältnisse beziehen sich hauptsächlich auf die Zeit vor, während und kurz nach der Befruchtung. Später tritt eine allmähliche Entleerung der Schichten des Zwischengewebes ein, die Stärke verschwindet und wird teils zu Membranverdickungen, teils zum Aufbau des Endosperms verwendet, nicht aber bloß zu erstern; denn das Vorkommen von Haustorien zeigt deutlich, daß Stoffe zum Nährgewebe wandern. Holfert (36) sucht die Ansichten Bachmanns über die „Degeneration“ der Zwischenschichten zu „widerlegen“ und sie als eine „natürliche“ Folge der Abnahme des Inhalts der Nährschichtzellen hinzustellen. Allein ich kann in seiner Darstellung keine „Widerlegung“ erblicken. Vielmehr hat Bachmann den Vorgang einer bedeutend genauern Beobachtung unterzogen, als es Holfert tut.

### 7. Das Tapetum.

Die Frage nach der Rolle der oft eigentümlich gestalteten innersten Integumentschicht, des sogen. „Tapetums“, hat die

entwicklungsgeschichtliche Forschung bereits seit Jahrzehnten beschäftigt, ist aber noch immer zu keiner befriedigenden Lösung gelangt. Schon Schleiden<sup>1)</sup> beobachtete diese Schicht, deutete sie aber als äußerste Nucellusschicht. Erst Tulasne und Hofmeister wiesen ihren morphologischen Wert richtig nach und Tulasne ist auch der erste, der sich über ihre Funktion näher ausspricht (86, S. 61): „elle joue le rôle de la secondine (integumentum internum) dans les ovules pourvues de deux enveloppes, et n'est peut-être, en effet, qu'une secondine tardive née du dédoublement du tégument primitivement simple de l'ovule“. Hegelmaier (26) bezeichnet das Tapetum als „Endodermis“, deren Zellen sich durch „feste Verbindung bei nur mäßiger Wandungsverdickung, dichten Plasmakörper und länger fortdauernde Wachstums- und Teilungsfähigkeit“ auszeichnen und möchte die Schicht als ein Schutzmittel für das zarte Endosperm auffassen. Es sei zwar schwierig, „eine ganz bestimmte Vorstellung von der Art der schädlichen Einflüsse, welche fern zu halten sind und damit auch von der eventuellen Richtung der Schutzwirkung zu gewinnen“; eher als an die Abhaltung eines mechanischen Druckes sei an die chemischer Schädlichkeiten von seiten der verschleimenden Gewebe zu denken. Einen wesentlich andern Standpunkt vertritt Balicka-Iwanowska (5). Ihre Widerlegung der Schutzfunktion ist aber gegenüber Hegelmaier nicht stichhaltig, wenn sie sagt (S. 67): „car elles (die Tapeten) manquent justement dans le voisinage des haustoriums qui ne possèdent pas de membranes cellulaires et auraient par conséquent besoin de protection“, denn Hegelmaier will ja die schützende Wirkung nur auf das Endosperm bezogen haben und hier sind die Tapeten stets zu finden. Ihre Auffassung der Rolle dieser Schicht ist folgende (S. 67): „Les tapètes possèdent probablement un ferment dans leur contenu mucilagineux et semblent exercer une fonction digestive, car elles persistent, tandis que les tissus avoisinants sont désagrégés. Elles entourent les parties en voie d'accroissement rapide, ayant par conséquent besoin d'une nutrition activée“. Wenn ich Balicka-Iwanowska recht verstehe, soll sich also diese verdauende Tätigkeit auf den Embryosack, resp. das Endosperm erstrecken, was mir besonders aus dem letztzitierten Satze hervorzugehen scheint. Ähnlich äußert sich M. Goldflus (19), doch ist die Wirkungsrichtung nach ihr eine entgegengesetzte (S. 34): „En outre, il nous semble que la richesse en matières protéiques, non seulement des antipodes, mais des cellules épithéliales (Tapetum), permet de les considérer comme cellules digestives..... tous ces faits ne sauraient être interprétés autrement que comme relatifs à une fonction des cellules épithéliales et antipodes, fonction qui est évidemment celle de digérer les couches internes de l'ovule au profit du sac embryonnaire et de son contenu“. Goebel (17) faßt die Bedeutung der Tapetenschicht wie folgt (S. 806/807): „Ihre Bedeutung kann bis jetzt nur aus äußern Betrachtungen erschlossen werden, die darauf hinweisen, daß sie die Aufgabe hat, gewissermaßen das zur Ernährung der wachsenden

<sup>1)</sup> Zitiert bei Tulasne (86).

Makrospore dienende Gewebe einzuschmelzen und in die Makrospore überzuführen, darauf deutet (außer der oben erwähnten Inhaltsbeschaffenheit) namentlich hier die lange Dauer dieser Schicht (bei *Linum* ist sie noch im reifen Samen vorhanden, bei andern bleibt sie wenigstens länger als die andern Schichten erhalten) und die Tatsache, daß dort, wo der Embryosack Haustorien bildet, an den haustorienbildenden Teilen die Tapete fehlt“. Der gleichen Meinung ist auch Billings, wenn er sagt (8, S. 314): „Diese Zelllage umschließt nicht nur den Embryosack, sondern dient auch dazu, Nahrungsmaterial von den umgebenden Integumentzellen disponibel zu machen und durch ihre Zellen durchzulassen“. — Sehen wir zunächst zu, welches die Argumente sind, die die einzelnen Autoren zur Begründung ihrer Ansichten anführen! Es sind überall dieselben: regelmäßige, epithelartige Anordnung der Zellen, reicher plasmatischer Inhalt, wohl ausgebildete Kerne mit relativ großen Nukleolen und lange Persistenz der Schicht. Diese Merkmale sprechen wohl für Ausübung einer verdauenden Funktion der Zellen, aber nicht bloß hiefür, sie können ebensogut der Ausdruck ganz anderer Tätigkeiten sein, wie ich sogleich ausführen werde. — Es soll zunächst die Ansicht der Goebelschen Schule, daß die Tapetenschicht Baustoffe in die Makrospore überführe, etwas näher ins Auge gefaßt werden. Bei einer Vergleichung der verschiedenen Gattungen und Arten in bezug auf die Lokalisation des Tapetums fallen sofort die großen Unterschiede auf. Wenn eine Nahrungszufuhr zum Embryosack stattfinden soll, ist zu erwarten, daß das Tapetum einen möglichst großen Teil desselben bekleide und sich namentlich da vorfinde, wo das wichtigste Organ, die Eizelle, liegt. Dies ist jedoch nicht der Fall, wir sehen im Gegenteil nur sehr selten, daß die Tapetenschicht der ganzen Länge des Embryosackes folgt (*Alectorolophus*, *Lathraea*). In den meisten Fällen trifft man sie nur mit seinem untern Teil, manchmal sogar nur auf eine ganz kurze Strecke, in Kontakt, ich erinnere nur an *Pedicularis palustris*, *Tozzia alpina* etc. Bei ersterer umgibt das Tapetum in der Zone seiner stärksten Ausbildung den Nucellusrest und reicht nur noch mit wenigen, schon nicht mehr so typisch gebauten Zellen an das hintere Ende der Makrospore. Auch die Ausbildung des Tapetums vor der Befruchtung spricht gegen eine ernährungsphysiologische Beziehung zum Embryosack. Wir sehen sofort mit Entstehung des Integuments einige wenige Zellen sich bald von den übrigen unterscheiden, ihre Zahl nimmt rasch zu, sie stehen aber lange Zeit gar nicht in direkter Berührung mit der Makrospore, sondern werden von dieser noch durch die Nucellusschicht getrennt, liegen auch oft ziemlich weiter zurück gegen die Chalaza zu. Auch von Portheim (59) macht auf diesbezügliche Erscheinungen bei den Compositae aufmerksam. Dazu kommt aber noch als wichtiges Moment das Vorhandensein einer Cuticula auf der Seite gegen den Embryosack. Schon in ganz jungen Samenanlagen, die erst auf dem Tetradenstadium angelangt waren, konnte ich eine leichte Kutinisierung nachweisen. Diese tritt aber bei der Mehrzahl der untersuchten Arten ganz deutlich zur Zeit der Befruchtung hervor und

erstreckt sich genau soweit, als das Tapetum reicht. Mit Beginn der Endosperm bildung kann diese Cuticula unter Umständen eine ganz beträchtliche Dicke erhalten (*Pedicularis, Lathraea*). Es ist also kaum anzunehmen, daß alsdann Stoffe aus den Zellen des Tapetums an das Endosperm abgegeben würden, dafür spricht auch nicht die geringste Struktur in den angrenzenden Endospermzellen. Man könnte vielleicht einwenden, daß das Vorhandensein einer Cuticula kein einwandfreies Kriterium darstellt. Bekanntlich gibt es ja kutinisierte Membranen, welche für Wasser und Zuckerlösungen durchlässig sind;<sup>1)</sup> daß sie aber auch für andere Stoffe permeabel seien, ist damit noch nicht gesagt und zudem muß man sich dann fragen, was für einen Nutzen die Kutinisierung der Tapetenschicht haben könne, da sie ja gerade eine Hemmung ihrer vermeintlichen Funktion bedeuten würde. Ich kann daher in der besondern Gestaltung der Tapetenschicht keine ernährungsphysiologische Beziehung weder zum Embryosack, noch zum Endosperm erblicken. Wozu wäre überhaupt eine Ernährung von dieser Seite noch nötig, da doch in Form der Haustorien Einrichtungen gegeben sind, die eine reiche und rasche Zufuhr ermöglichen. Dafür, daß eine solche nur durch die Haustorien erfolge, spricht auch ganz das Verhalten der unmittelbar an diese angrenzenden Endospermzellen. — Wenden wir uns nun zu der Wirkungsweise, welche das Tapetum gegen die übrigen Integumentzellen besitzen soll. Sowohl Goebel und seine Schule, als auch M. Goldflus nehmen eine Absonderung von Fermenten an, welche eine verdauende Funktion ausüben sollen. Eine solche könnte sich meiner Meinung nach einmal auf die in den Zellen gespeicherten Kohlehydrate, die Eiweißsubstanzen und die Cellulosemembranen erstrecken (von andern Möglichkeiten abgesehen); denn man kann bei allen ein mehr oder weniger starkes Verschwinden verfolgen. Dies setzt aber zum mindesten 3 ganz verschiedene Fermente voraus, die von den gleichen Zellen erzeugt werden müßten. Wenn dies an und für sich schon höchst unwahrscheinlich erscheint, so kommt noch dazu, daß die Wirkung auch in den oft weit vom Tapetum entfernten Zellen der Mikropylregion sich fühlbar macht, also angenommen werden müßte, daß die betreffenden Fermente bis zu jener Gewebepartie hindurch diffundierten. Haben die Tapeten wirklich das Vermögen, Fermente abzusondern, so muß naturgemäß zuerst in den unmittelbar angrenzenden Zellschichten eine Abnahme des Inhalts mit darauffolgender Degeneration eintreten. Dies ist aber sehr oft nicht der Fall; vielmehr kann man bemerken, daß die angrenzenden Zellen sich oft fast ebenso lange lebenskräftig erhalten und ganz ähnliches Aussehen zeigen, wie die Tapetenzellen selber. Erst nach außen gehen sie allmählich in großlumigere, leere Zellen über (*Pedicularis, Linaria*). Allerdings findet man eine Abnahme des Stärkegehaltes, dafür aber eine Zunahme der Eiweißstoffe; es hängt dies mit der stärkern Teilungsfähigkeit dieser Zellen zusammen. Man könnte etwa einwenden,

<sup>1)</sup> S. Haberlandt (24), Jost (42), Koorders (43).

daß auch diese nächstliegenden Schichten des Integuments noch die Fähigkeit der Fermentbildung hätten; allein dann müßte eine solche auch der Epidermis zugeschrieben werden, denn diese kann sich ebenfalls lange erhalten und ähnliches Verhalten aufweisen, wie die Tapetenzellen; ich erinnere nur an *Alectorolophus*, *Tozzia* etc. Zudem wäre es höchst sonderbar, daß das Tapetum diese besondere Fähigkeit erst nach der Befruchtung erlangen sollte. Wir können doch schon von den ersten Stadien an, wenn das Integument sich über dem Nucellus geschlossen hat, eine deutliche Differenzierung der Zellen erblicken und diese bieten auf dem Stadium der Befruchtung ein Aussehen, das auf den Höhepunkt einer solchen Tätigkeit schließen ließe. In Tat und Wahrheit ist aber das ganze Gewebe zu dieser Zeit noch völlig intakt und mit Reservestoffen dicht erfüllt. — Ich möchte noch einen Grund allgemeinerer Natur anführen. Bekanntlich kann Stärke in den verschiedensten Pflanzenteilen gespeichert und wieder aufgelöst werden, z. B. in der Fruchtwand, den Scheidewänden, der Placenta etc.; ebenso können auch anderswo Gewebeteile resorbiert werden, ich erinnere z. B. an das Schwinden der obern Hälfte der Fruchtknotenscheidewand von *Tozzia*, das genau gleiche Bild gibt, wie die Degeneration des Zwischengewebes jener Samen. Muß nun in diesen Fällen auch immer eine besondere Zellschicht angenommen werden, welche die Aufgabe hat, diese Gewebeteile einzuschmelzen? Ich glaube kaum. All dies scheinen mir daher gewichtige Gründe, die Annahme einer solchen verdauenden Funktion des Tapetums abzulehnen.

Die besondere Ausbildung der Tapetenschicht erklärt sich aus einer genauen Verfolgung ihrer ganzen Entwicklung und derjenigen des übrigen Integumentgewebes. Ich habe bereits mehrfach erwähnt, daß das Tapetum schon früh erkannt werden kann und anfangs aus wenigen Zellen besteht. Dann bemerkt man mit dem Wachstum des Embryosackes und der Samenanlage überhaupt eine stete Zunahme seiner Zellenzahl bis zur Befruchtung. Zugleich tritt aber auch eine Formveränderung auf, die anfangs ziemlich regelmäßig kubischen Zellen verlängern sich mehr und mehr quer zur Längsachse der Samenanlage, werden aber dafür sehr schmal tafelförmig (vgl. *Pedicularis*). Sobald aber die Endospermibildung einsetzt, erlangen sie wieder eine etwas breitere und weniger in die Quere gestreckte Form, teilen sich noch mehr oder weniger lange Zeit und können in gewissen Fällen stark aufgebläht werden, indem große Vakuolen im Innern auftreten. (*Verbascum*, *Scrophularia*.) Aber nicht alle Zellen des Tapetums setzen nach der Befruchtung ihre Teilung fort, nur die unmittelbar an das eigentliche Endosperm grenzenden; diejenigen, welche etwa noch einen Teil der Haustorien bekleiden, teilen sich meist nur noch wenig oder gar nicht und nehmen den Charakter von gewöhnlichen Integumentzellen an. Wenn auch benachbarte Zellreihen ähnliche Ausbildung zeigen, so kann man auch in diesen stets lebhaftere Teilungen beobachten; doch immer erstrecken sich diese gleichgebauten Schichten nur auf die durch das Vorkommen des Tapetums und des Endosperms bestimmte Region.

Sehr deutlich tritt dies z. B. bei *Alectorolophus*, *Melampyrum*, *Pedicularis verticillata* (Fig. 41d) hervor. Die Zellen der Chalaza und Mikropyle, sowie die meisten Zellen des Zwischengewebes, mit Ausnahme der erwähnten Schichten, zeigen hingegen beim weiteren Wachstum der Samenanlage und teilweise auch schon vor der Befruchtung nur wenige oder gar keine Zellteilungen mehr. Sie folgen zunächst der Zellvermehrung durch einfache Streckung und werden in vielen Fällen schließlich aus dem Zellverbände gelöst und degenerieren. Ich betrachte daher, gestützt auf die Beobachtungen über das Wachstum der Samenanlage, das Tapetum als ein embryonales Gewebe. Die Samenanlagen der *Scrophulariaceae* wachsen in der Zone, welche durch das Tapetum gekennzeichnet ist, sie haben ein ausgeprägtes intercalares Wachstum. Aus dieser Auffassung ihrer Funktion ergibt sich auch mit Leichtigkeit die besondere Gestalt dieser Zellen. Haberlandt (24) beschreibt die Struktur der Meristemzellen folgendermaßen (S. 69): „Die Plasmakörper der Meristemzellen kennzeichnen sich vor allem durch ihre massige Ausbildung und füllen die Zelllumina meist vollständig aus. Größere Vakuolen und Zellsafträume sind in der Regel nicht vorhanden. Alle grobkörnigen Einschlüsse und Einlagerungen, wie größere Stärkekörner (man vergleiche hiermit die oben gegebene Verteilung der Stärke!), Öltropfen usw. fehlen vollständig; Stoffspeicherung findet in den Bildungsgeweben, deren Stoffwechsel ein sehr lebhafter ist, nicht statt. Von relativ besonderer Größe sind die Zellkerne der Meristemzellen . . . . .“ Alle diese Eigenschaften treffen für die Tapetenzellen vollständig zu; es braucht also nicht nach einer andern, hypothetischen Erklärung ihres Aussehens gesucht zu werden. Daß die Gestalt der Tapetenzellen zur Zeit der Befruchtung besonders auffällig ist, erklärt sich durch die sich gleichsam anhäufenden Teilungen, die eine Zeit lang von keinem Wachstum des Embryosackes gefolgt werden, so daß eine Art „Spannung“ entsteht. Die Zellen vermögen dabei nicht in der Längsrichtung sich zu dehnen, nehmen aber eine in die Quere gestreckte Form an. Sobald aber die Endosperm bildung einsetzt, erfährt diese „Spannung“ eine Auslösung. Bei *Alectorolophus* kann deutlich konstatiert werden, daß die Epidermis sich in der Wachstumszone genau gleich verhält, d. h. daß sich hier vor der Befruchtung ebenfalls eine ganze Anzahl tafelförmiger Zellen ansammeln, die von den gegen die Mikropyle und Chalaza zu gelegenen deutlich verschieden sind (Fig. 28). Es darf nicht verwundern, daß zwischen diesen Teilungszellen und den übrigen Integumentzellen — und wie mir schien, auch etwa Endospermzellen (*Pedicularis palustris*) — beim Wachstum etwa Verschiebungen vorkommen, da ja solche allgemein verbreitet sind.<sup>1)</sup> Es ist auch gar nicht ausgeschlossen, daß dem Tapetum neben dieser Funktion als embryonales Gewebe noch eine schützende zukomme, wie sie Hegelmaier erwähnt. Sie wird sogar zur Gewißheit, wenn man seine Verteilung über den ganzen Endospermkörper, um den es einen dicht geschlossenen Mantel bildet,

<sup>1)</sup> S. Haberlandt (24).

und die Absonderung einer oft sehr beträchtlichen Cuticula ins Auge faßt.

Die Frage, ob die Resultate der entwicklungsgeschichtlichen Forschung auch in der Systematik ihre Verwendung finden könnten, ist schon oft erörtert worden. Billings (8) möchte ihnen z. B. nur bedingten Wert zusprechen; er sagt, diese Anwendung sei nur dann berechtigt, „wenn sie im Zusammenhang mit den gewöhnlichen systematischen Charakteren genommen wird, in zweifelhaften Fällen wohl auch als Bestimmungsmittel in Betracht kommt“. Doch machen er und auch Balicka-Iwanowska (5) bereits davon Gebrauch, indem sie auf Grund der Haustorienbefunde und anderer entwicklungsgeschichtlicher Tatsachen die nahe Verwandtschaft gewisser Familien, die auch schon auf anderem Wege festgestellt wurde, bestätigen. Tatsache ist, daß es sich bei der Samenentwicklung vielfach um konstantere Merkmale handelt, als sie z. B. die Blütengestaltung darbietet. Ich möchte daher gerade innerhalb solcher Familien, wie die *Scrophulariaceae*, wo die mannigfaltigsten, sicher erst sekundär erworbenen Blütenformen vorkommen, jene konstanteren Merkmale der Entwicklungsgeschichte für die Aufstellung verwandtschaftlicher Verhältnisse verwendet wissen. Als solche brauchbare Charaktere betrachte ich die Ausbildung der Haustorien und die damit Hand in Hand gehende Entwicklung des Endosperms. Es sind dies Merkmale, welche nicht nur innerhalb der *Scrophulariaceae* in ihrer eigentümlichen Form wiederkehren, sondern auch bei *Plantaginaceae*, *Utriculariaceae* und andern Familien angetroffen werden können, die der herrschenden Auffassung nach größtenteils von Unterfamilien der *Scrophulariaceae* abzuleiten sind. Für ihre Verwendbarkeit spricht auch die Tatsache, daß sie nicht nur innerhalb der Gattungen mit größter Konstanz auftreten, sondern auch in Gattungen, deren nahe Verwandtschaft nicht bestritten werden kann, in ganz ähnlicher Ausbildung sich finden. Bei den *Scrophulariaceae* scheinen mir diese Merkmale eine nicht unwichtige Rolle zu spielen in der Klarlegung der natürlichen Verwandtschaft, da ja die übrigen systematischen Charaktere, wie von Wettstein (91) betont, hier vielfach im Stiche lassen. Ich möchte keineswegs eine bestimmte systematische Anordnung der Gattungen geben, eine solche kann erst unternommen werden, wenn eine vollständige entwicklungsgeschichtliche Behandlung vorliegt; doch will ich immerhin auf jene Punkte hinweisen, die sich mir aus den gewonnenen Resultaten zu ergeben scheinen. Als ursprünglichen Typus betrachte ich die Ausbildung von vierzelligen Haustorien, wie sie die Gattungen *Verbascum*, *Scrophularia* und *Digitalis* aufweisen. Daß *Verbascum* und *Scrophularia* nahe verwandt sind und daher eine andere gegenseitige Stellung beanspruchen dürfen, als sie im gegenwärtigen System gegeben wird, geht nicht nur aus der Endosperm- und Haustorienentwicklung, sondern auch aus dem Verhalten der Tapetenschicht hervor. *Digitalis* wird von Wettstein in die Unterfamilie der *Rhinanthoideae* gestellt, eine

Stellung, die angesichts der entwicklungsgeschichtlichen und auch anderer, z. B. biologischer Befunde (Parasitismus) schwere Bedenken hervorruft; denn die Gattung hat in dieser Hinsicht keinerlei gemeinschaftliche Merkmale mit den übrigen Vertretern der Unterfamilie, weist vielmehr auf einen ursprünglichen Zustand hin. *Linaria* und *Antirrhinum*, die von von Wettstein derselben Tribus zugeteilt werden, zeigen auch entwicklungsgeschichtlich ganz übereinstimmende Merkmale. Innerhalb der *Rhinanthoideae* tritt als allen gemeinsam die Entwicklung des Endosperms aus einer „Mutterzelle“ hervor; bezüglich der besondern Ausbildung der Haustorien können deutliche Reihen aufgestellt werden. Eine solche Reihe würden einmal bilden *Euphrasia*, *Pedicularis*, *Bartsia*, *Tozzia*, welche alle durch ein gleichgeformtes laterales Haustorium ausgezeichnet sind. Auch *Veronica* und *Lathraea* weisen hinichtlich ihrer Haustorienbildung und auch der Gestalt des Embryosackes (Antipoden!) große Ähnlichkeit auf, so daß man versucht wäre, für beide eine, allerdings weit zurückliegende Stammform anzunehmen. Es mag zwar gewagt erscheinen, diese beiden Gattungen in Zusammenhang bringen zu wollen, allein dem gegenüber darf wohl gesagt werden, daß die Stellung von *Lathraea* noch ganz unklar ist; erst soviel ist sicher, daß dank den Untersuchungen Heinrichers (28) — und seine Angaben finden auch entwicklungsgeschichtlich ihre vollkommene Bestätigung — diese Pflanze den ihr zukommenden Platz bei den *Scrophulariaceae* gefunden hat. Schinz und Keller (68) stellen sie, entgegen der Annahme Heinrichers, der größere Verwandtschaft zu *Tozzia* behauptet, neben *Pedicularis*. Welche Stellung die natürlichere sei, kann bis jetzt nicht entschieden werden. Kaum wahrscheinlich erscheint mir, daß *Melampyrum* und *Tozzia* zusammen gehörten, wenn man ihre Endosperm- und Haustorienentwicklung verfolgt, die stark verschieden ist. Ich möchte noch auf die von vielen Autoren vorgenommene Abtrennung von *Euphrasia odontitis* von den übrigen *Euphrasia*-Arten zur besonderen Gattung *Odontites* aufmerksam machen, da eine solche auch in der Entwicklungsgeschichte ihre Begründung findet; *Euphrasia odontitis* unterscheidet sich durch die schwache Ausbildung des lateralen Haustoriums von *Euphrasia Rostkoviana* und wohl auch von den andern Arten. — Mit diesen kurzen Bemerkungen begnüge ich mich, da ich es kompetenteren Autoren überlassen muß, die verwandtschaftlichen Verhältnisse sicher zu stellen. Meine Angaben weichen von den in neuerer Zeit durch Heinricher (28—31) gegebenen vielfach ab, doch scheinen mir diese Merkmale jedenfalls ebenso berechtigt, als jene Heinrichers, der sich größtenteils auf biologische Momente stützt, Momente, die leicht sekundären Veränderungen zugänglich sind und, wie auch anderwärts betont, für die Systematik geringern Wert aufweisen.

Es sei mir vergönnt, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Ernst, unter dessen Leitung vorliegende Arbeit ausgeführt wurde, für das Interesse, das er derselben stets entgegenbrachte, und die trefflichen Ratschläge meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Zürich, im Juli 1905.

### Literaturverzeichnis.

1. Areschoug, F. W. C.: „Det fanerogama embryots nutrition.“ (Lunds Univ. Årsskrift. Tom XXX. 1894.)
2. Arnoldi, W.: „Beiträge zur Morphologie der Gymnospermen.“ (Flora 1900.)
3. Artopoeus, A.: „Über die Entwicklung der Samen bei den Ericaceen.“ (Flora 1903.)
4. Bachmann, E. Th.: „Darstellung der Entwicklungsgeschichte und des Baues der Samenschale der Scrophulariaceen.“ (Nova acta Leop. Vol. 43. 1882.)
5. Balicka-Iwanowska, G.: „Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains Gamopétales.“ (Flora Bd. 86. 1899.)
6. Bernard, M. Ch.: „Sur l'embryogénie de quelques plantes parasites.“ (Extrait du journal de Bot. T. XVII. 1903.)
7. Benson, M.: „Contributions to the embryology of the Amentiferae.“ (The Transactions of the Linnean Society of London. Ser. 2. Vol. III. Part. X. 1894.)
8. Billings, F. H.: „Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung.“ (Flora Bd. 88. 1901.)
9. Buscalioni, L.: „Contribuzione allo studio della membrana cellulare.“ Parte III. Genova 1893.
10. Campbell, D. H.: „Studies on the Araceae.“ (Ann. of Botany. Vol. XIV. 1900.)
11. Chatin: „Etudes sur le développement de l'ovule et de la graine.“ (Ann. d. sc. nat. Sér. 5. T. XIX. 1874.)
12. Chodat: „Le noyau cellulaire dans quelques cas de parasitisme ou de symbiose intracell.“ (Congrès de Bot. Paris. Extr. du Compte-rendu.)
13. Cook, M. Th.: „Development of the embryo-sac and embryo of *Castalia odorata* and *Nymphaea advena*.“ (Bull. of the Torrey bot. Club. XXIX. 1902.)
14. Coulter, J. M. und Chamberlain, Ch. J.: „Morphology of Angiosperms.“ New York 1903.
15. Deeke, M. Th.: „Zur Entwicklungsgeschichte des Embryo der *Pedicularis silvatica*.“ (Bot. Zeitung. XIII. 1855.)
16. Ernst, A.: „Chromosomenreduktion, Entwicklung des Embryosackes und Befruchtung bei *Paris quadrif.* u. *Trillium grandifl.*“ (Flora. 1902.)
17. Goebel, K.: „Organographie der Pflanzen.“ Teil II. Jena 1898.
18. —: „Bemerkungen zu der vorstehenden Mitteilung (Moebius: Parasitismus und sexuelle Reproduktion im Pflanzenreich).“ (Biolog. Centralbl. XX. 1900.)
19. Goldflus, M.: „Sur la structure et les fonctions de l'assise épithél. et des antipodes chez les Composées.“ (Extr. du journ. de Bot. XII. XIII. 1898—1899.)
20. Guignard: „Recherches sur le sac embryonn. des phanérogames angiosp.“ (Ann. d. sc. nat. Sér. 6. T. XIII. 1882.)
21. —: „Observations sur les Santalacées.“ (Ann. sc. nat. Sér. 7. T. II. 1885.)
22. —: „Recherches sur le développement de la graine.“ (Journal de Bot. 1893.)

## 296 Schmid, Beiträge z. Entwicklungsgeschichte d. Scrophulariaceae.

23. Haberlandt, G.: „Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen.“ Jena 1887.
24. —: „Physiolog. Pflanzenanatomie.“ 3. Aufl., 1904.
25. Hegelmaier, Fr.: „Untersuchungen über die Morphologie des Dikotylen-endosperms.“ (Nova acta Leop. Car. Bd. 49. 1887.)
26. —: „Über den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung.“ (Bot. Zeitung. 1889.)
27. —: „Über partielle Abschnürung und Obliteration des Keimsacks.“ (Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. IX. 1891.)
28. Heinricher, E.: „Biologische Studien an der Gattung Lathraea.“ (Ber. d. d. bot. Gesellsch. 1893.)
29. —: „Die Keimung von Lathraea.“ (Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. XII. 1894.)
30. —: „Die grünen Halbschmarotzer I.“ (Pringsh. Jahrb. 1898.)
31. —: „Die grünen Halbschmarotzer III.“ (Pringsh. Jahrb. Bd. 36. 1901.)
32. Hertwig, R.: „Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma.“ München 1903.
33. Hofmeister, W.: „Zur Entwicklungsgeschichte des Embryos der Perispermata.“ (Flora. 1851.)
34. —: „Neuere Beobachtungen über die Embryobildung der Phanerogamen.“ (Pringsh. Jahrb. Bd. 1. 1858.)
35. —: „Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen.“ 1859.
36. Holfert, J.: „Die Nährschicht der Samenschalen.“ (Flora. 1890.)
37. Holferty, G. M.: „Ovule and Embryo of Potamogeton natans.“ (Bot. Gazette. Vol. XXXI. 1901 (Refer. Bot. Centralbl. 1902).
38. Huss, H.: „Beiträge zur Morphologie u. Physiologie der Antipoden.“ Arbeit aus d. Laborat. f. allgem. Bot. und Pflanzenphys. d. Univers. Zürich. Im Erscheinen begriffen. 1905.
39. Janse: „Bewegung des Protoplasmas von Caulerpa prolifera.“ (Pringsh. Jahrb. Bd. 21. 1890.)
40. Ikeda, F.: „Studies in the physiol. funct. of Antipodals and related phenomena of fertilization in Liliaceae.“ 1. Tricyrtis hirta. (Bullet. of the College of Agricult. Tokyo Imper. Univers. Vol. V. 1902.)
41. Johnson, D. S.: „On the Developpement of Saururus cernus L.“ (Bull. Torrey bot. Club. 1900.)
42. Jost, L.: „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.“ Jena 1904.
43. Koorders, S. H.: „Über die Blütenknospenhydathoden einiger tropischer Pflanzen.“ (Ann. du jardin bot. de Buitenzorg. Vol. XIV. 1897.)
44. Korschelt, E.: „Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns.“ (Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anatomie u. Ontogenie. Bd. IV. 1891.)
45. Küster, E.: „Pathologische Pflanzenanatomie.“ Jena 1903.
46. Lang, F. H.: „Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von Polypompholyx und Byblis gigantea.“ (Flora. Bd. 88. 1901.)
47. Leidicke, J. W.: „Beiträge zur Embryologie von Tropaeolum majus. L.“ Dissertation Breslau 1903 (Refer. Bot. Centralbl. 1904).
48. Lloyd, F. E.: The comparative Embryologie of the Rubiaceae.“ II. Part. (Memoirs of the Torrey Bot. Club. Vol. VIII. 1902.)
49. Lötscher, P. K.: „Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermensamenanlage.“ (Flora 1905. Heft 2.)
50. Longo, B.: „Ricerche sulle Cucurbitaceae ed il significato del percorso intercellulare (endotropico) del tubetto pollinico.“ Atti dei Lincei Mem. Cl. Sc. fis. mat. e nat. Ser. V. Vol. IV. Roma 1903 (Referate Bot. Centralbl. 1903 und 1904).
51. Magnus, W.: „Studien an der endotrophen Mycorrhizza von Neottia nidus avis L.“ (Pringsh. Jahrb. Bd. 35. 1900.)
52. Meier, H.: Zur Entwicklungsgesch. von Viscum album. Arbeit aus d. Labor. f. allgem. Bot. u. Pflanzenphys. d. Univ. Zürich. Noch unveröffentlicht.
53. Merrell, W. D.: „A contribution to the life-history of Silphium.“ (Refer. Bot. Zeitung. 1900.)

54. Merz: „Untersuchungen über die Samenentwicklung der Utricularieen.“ (Flora Bd. 84. Ergänzungsband zum Jahrgang 1897.)
55. Möbius, M.: „Parasitismus und sexuelle Reproduktion im Pflanzenreiche.“ (Biolog. Centralbl. XX. 1900.)
56. —: „Nachträgliche Bemerkungen über Parasitismus und sexuelle Reproduktion im Pflanzenreiche.“ (Biol. Centralbl. XX. 1900.)
57. Mottier: „Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes und den Vorgang bei der Befruchtung.“ (Pringsh. Jahrb. 1898.)
58. Oppermann, M.: „A contribution to the life history of Aster.“ (Bot. Gazette XXXVII. No. 5. 1904.)
59. Porthem, L. von: „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Achaene und des Embryos der Compositen. I. Senecio vulgaris. L.“ (Sitzungsber. d. deutsch. nat.-med. Vereins für Böhmen „Lotos“ in Prag. 1901.)
60. Rosenberg, O.: „Physiol.-cytolog. Untersuchungen über *Drosera rotundifolia* L.“ Upsala 1899.
61. Rothert, W.: „Über Sklerotien in den Früchten von *Melampyrum pratense*.“ (Flora. 1900.)
62. Schacht: „Entwicklungsgeschichte des Pflanzenembryo.“ Amsterdam 1850.
63. —: „Über den Ursprung des Pflanzenembryo.“ (Flora. 1855.)
64. —: „Beiträge zur Anatomie.“ 1859.
65. —: „Über die Zellstoffäden in der vordern Aussackung des Embryosackes von *Pedicularis silvatica*.“ (Pringsh. Jahrb. 1863.)
66. Schaffner, J. H.: „Contributions to the life-history of *Sagittaria variabilis*.“ (Bot. Gazette XXIII. 1897.)
67. —: „The embryosac of *Alisma plantago*.“ (Bot. Gazette XXI. 1896.)
68. Schinz, H. und Keller, R.: „Flora der Schweiz.“ Zürich, 2. Aufl. 1905.
69. Schlotterbeck, J. O.: „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte pharmakogn. wichtiger Samen.“ Dissertation. Bern 1896.
70. Schniewind-Thies: „Beiträge zur Kenntnis der Septalnectarien.“ Jena 1897.
71. Shibata, K.: „Die Doppelbefruchtung bei *Monotropa uniflora* L.“ (Flora. 1902.)
72. —: „Experiment. Studien über die Entwicklung des Endosperms bei *Monotropa*.“ Vorl. Mitteilung. (Biol. Centralbl. 1902.)
73. Smith, J. S.: „The nutrition of the egg in *Zamia*.“ (Bot. Gazette. Vol. XXXVII. 1904. No. 5.)
74. Strasburger, Ed.: „Befruchtung und Zellteilung.“ Jena 1878.
75. —: „Angiospermen und Gymnospermen.“
76. —: „Neuere Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen.“ 1884.
77. —: „Einige Bemerkungen zur Frage nach der doppelten Befruchtung bei den Angiospermen.“ (Bot. Zeitung. 1900.)
78. Tischler, G.: „Über die Verwandlung der Plasmastränge in Cellulose im Embryosack bei *Pedicularis*.“ (Berichte d. Königsberger physikal.-oekon. Ges. 1899.)
79. —: „Untersuchungen über die Entwicklung des Endosperms und der Samenschale von *Corydalis cava*.“ (Verhandl. d. naturhistor.-medic. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. VI. 1900. Heft 4.)
80. —: „Die Bildung der Cellulose.“ Eine theoret. Studie. (Biolog. Centralblatt XXI. 1901.)
81. —: „Über Heteroderagallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana* L.“ (Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. XIX. 1901.)
82. Treub, M.: „Observations sur les Loranthacées.“ (Ann. d. sc. nat. Sér. 6. T. XIII. 1882.)
83. —: „Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule.“ (Ann. du jardin bot. de Buitenzorg. Vol. III. 1883.)
84. —: „L'organe femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata* Bl.“ (Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. Vol XV.)
85. —: „L'organe femelle et l'embryogénèse dans le *Ficus hirta* Vahl.“ (Extrait des Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. Sér. 2. Vol. III. 1902.)

86. Tulasne: „Etudes d'embryogénie végétale.“ (Ann. d. sc. nat. Sér. 3<sup>e</sup>. T. XII. 1849.)
87. —: „Nouvelles études d'embryogénie végétale.“ (Ann. d. sc. nat. Sér. 4<sup>e</sup>. T. IV. 1855.)
88. Vesque: „Développement du sac embryonnaire.“ (Ann. sc. nat. Sér. 6<sup>e</sup>. T. VI et VIII. 1879.)
89. Warming: „De l'ovule.“ (Ann. d. sc. nat. Sér. 6<sup>e</sup>. Vol. V. 1878.)
90. Westermaier, M.: „Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogen. Antipoden.“ (Nova acta Leopold. Bd. 57. 1890.)
91. Wettstein, R. von: Die Scrophulariaceae in „Engler-Prantl's Natürl. Pflanzenfamilien.“
92. Winkler, Hs.: „Über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica (L.) C. A. Mey.“ (Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1904. Heft 10.)
93. York, H.: „The embryosac and embryo of Nelumbo.“ The Ohio Naturalist. Vol. IV, No. 8, 1904.

### Zeichenerklärung.

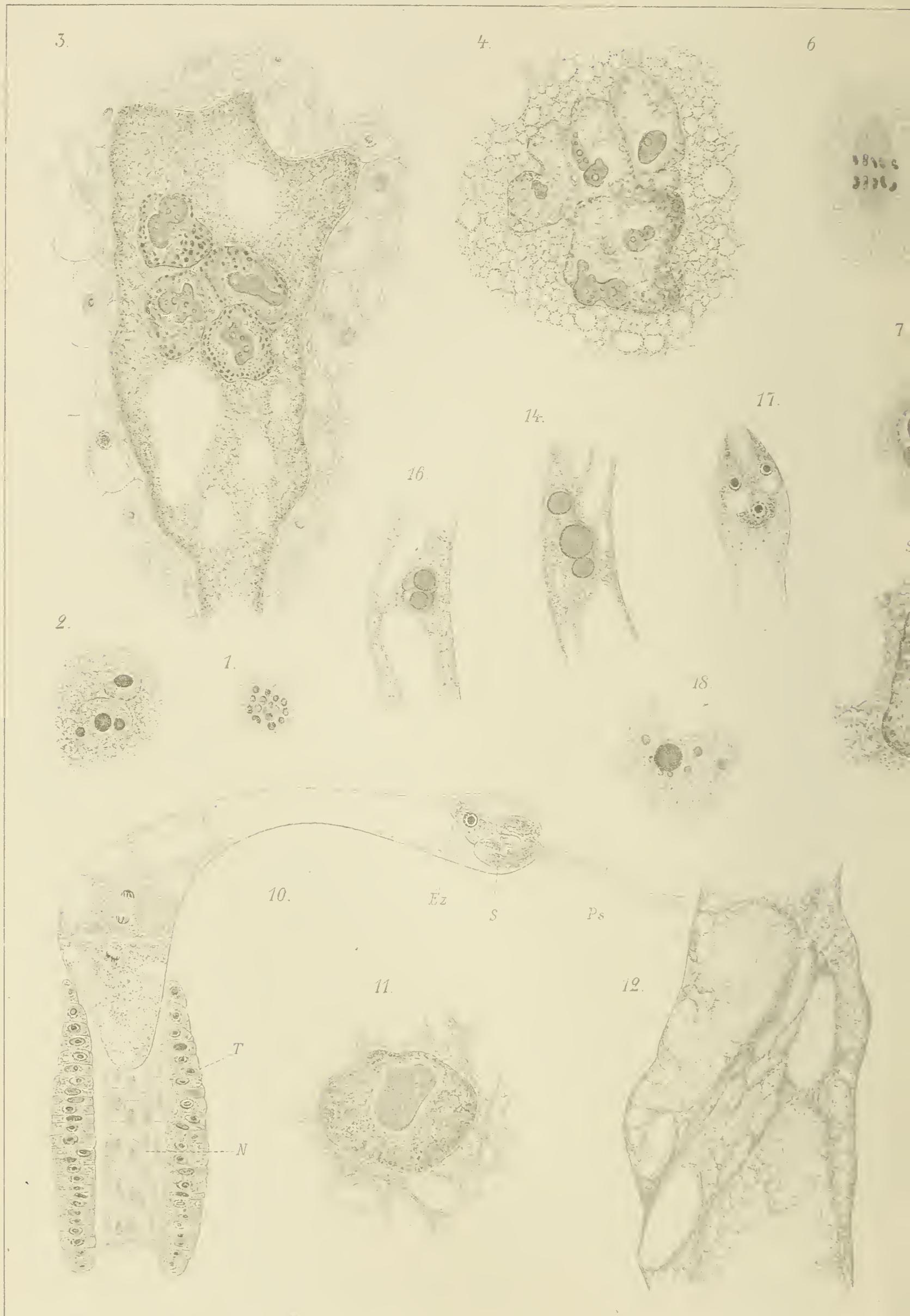
A = Antipoden. Az = Archesporzelle. Ch = Chalazahaustorium. E = Embryo. En = Endosperm. Ez = Eizelle. pE = primärer Endospermkern. Ep = Epidermis. lH = laterales Haustorium. Hz = Haustorialzellen. I = Integument. L = Leitungsstrang. Mh = Mikropylhaustorium. N = Nucellus. Pk = Polkerne. Ps = Pollenschlauch. S = Synergiden. Spk = Spermakern. T = Tapetum. Tz = Tetradenzellen.

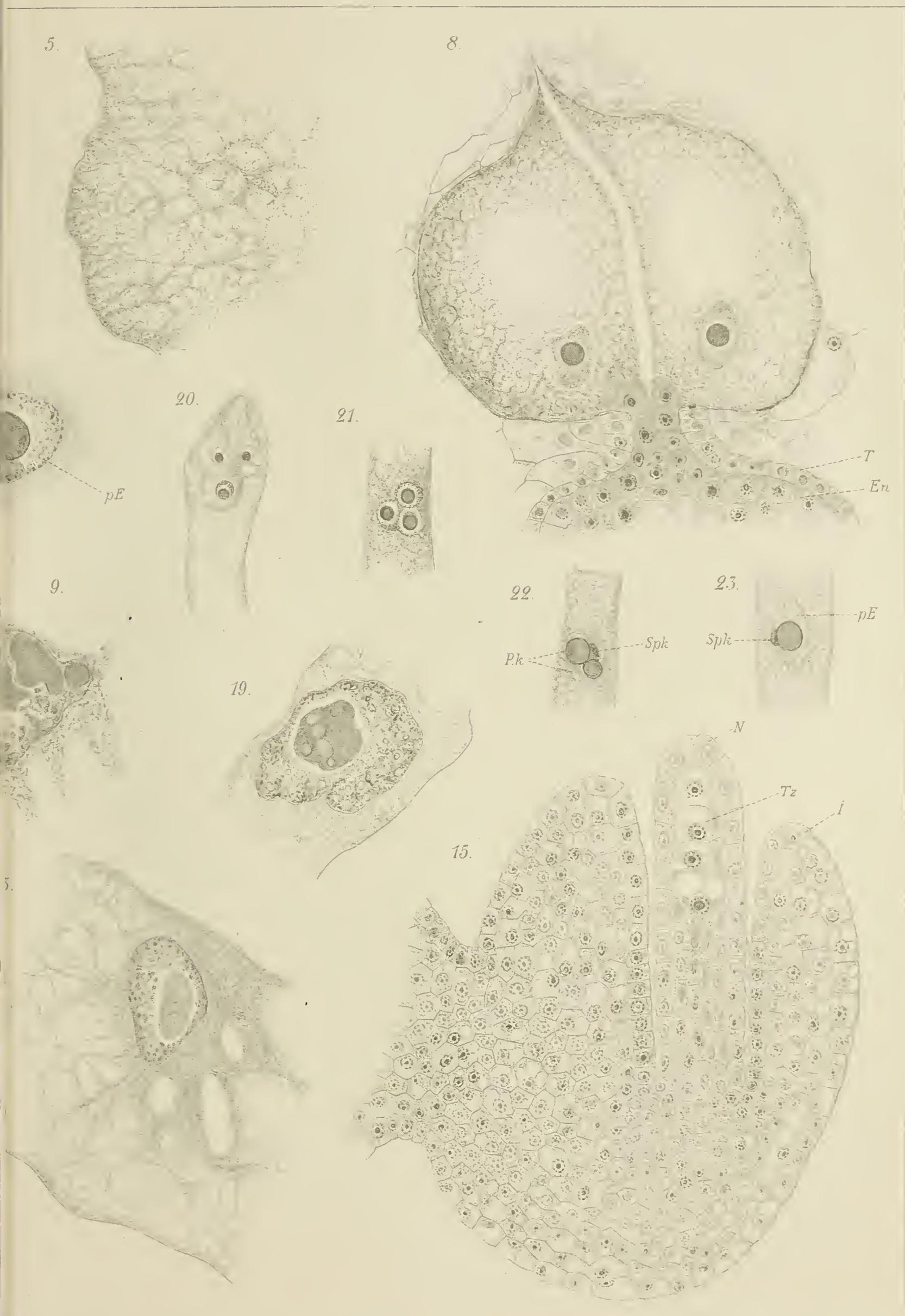
### Erklärung der Tafeln.

#### Taf. I/II.

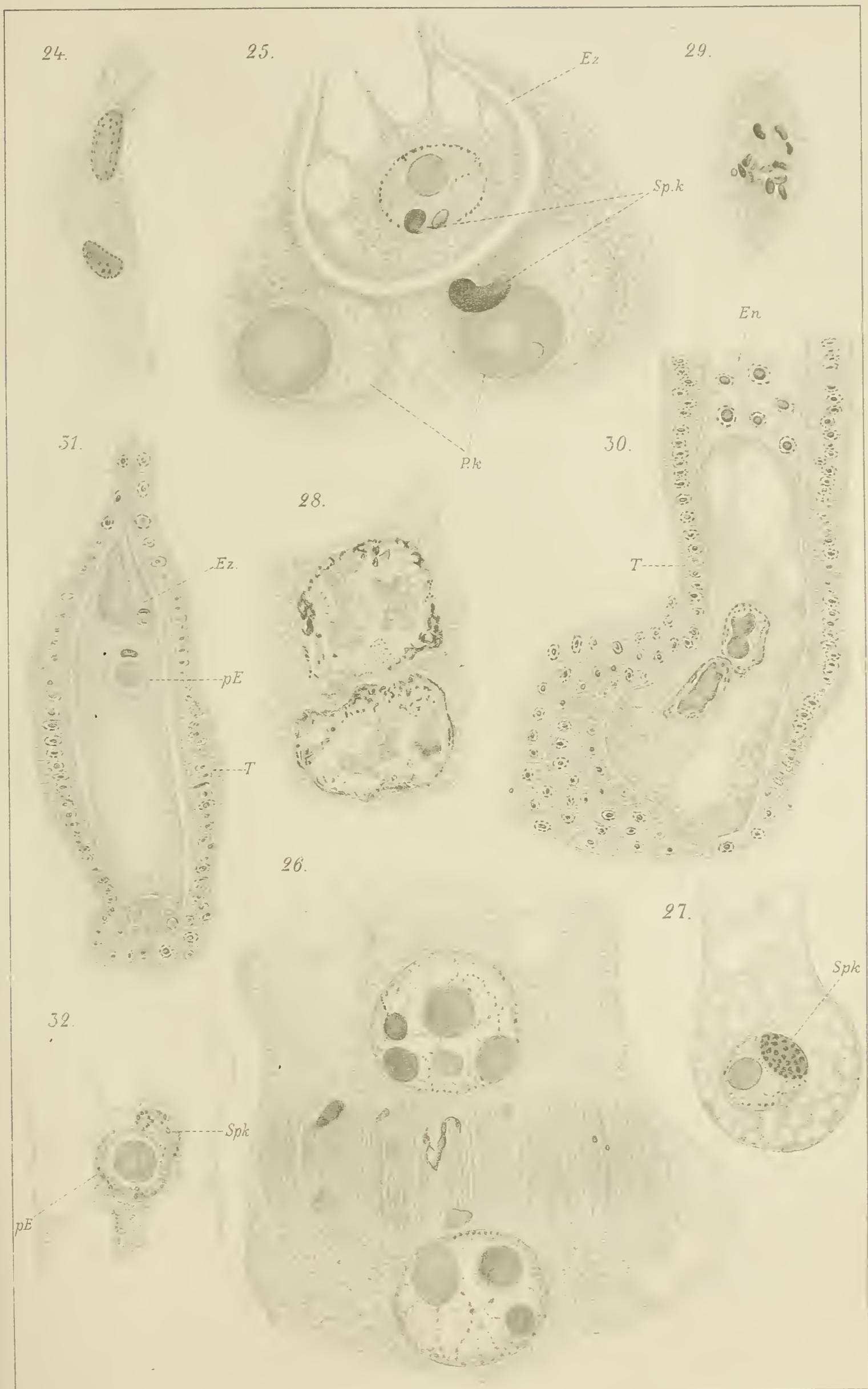
- Fig. 1. *Verbascum montanum*. Chromosomen des Archesporzellkerns. Vergr. 1200.
- Fig. 2. *Veronica chamaedris*. Ausstoßen von Nucleolarsubstanz bei der ersten Teilung des Endosperms. Vergr. 520.
- Fig. 3. *Veronica chamaedris*. Mikropylhaustorium mit hypertr. Kernen. Vergr. 520.
- Fig. 4. *Veronica chamaedris*. Stark hypertr. Kerne des Mikropylhaustoriums. Vergr. 520.
- Fig. 5. *Veronica hederifolia*. Partie des Mikropylhaustoriums mit Cellulosebalken. Vergr. 400.
- Fig. 6. *Digitalis purpurea*. Erste Teilung der Archesporzelle. Vergr. 1200.
- Fig. 7. *Digitalis purpurea* Endospermbeefruchtung. Vergr. 1200.
- Fig. 8. *Digitalis purpurea*. Mikropylhaustorium. Vergr. 400.
- Fig. 9. *Alectorolophus hirsutus*. Hypertr. Haustoriumkern. Vergr. 520.
- Fig. 10. *Pedicularis palustris*. Embryosack mit zweiter Teilung des Endosperms. Vergr. 400.
- Fig. 11. *Pedicularis palustris*. Hypertrophierter Kern des lateral. Haustoriums. Vergr. 400.
- Fig. 12. *Pedicularis palustris*. Partie des lateral. Haustoriums mit Beginn der Cellulosebalkenbildung. Vergr. 400.
- Fig. 13. *Pedicularis verticillata*. Partie des lateral. Haustoriums mit hypertr. Kern. Vergr. 400.
- Fig. 14. *Pedicularis recutita*. Ausstoßen von Nucleolarsubstanz bei der ersten Teilung des Endosperms. Vergr. 400.
- Fig. 15. *Pedicularis recutita*. Samenanlage mit Tetradenzellen. Vergr. 400.













- Fig. 16. *Pedicularis tuberosa*. Polkernverschmelzung. Vergr. 400.  
 Fig. 17. *Pedicularis tuberosa*. Eiapparat. Vergr. 400.  
 Fig. 18. *Pedicularis tuberosa*. Ausstoßen von Nucleolarsubstanz bei der ersten  
 Teilung des Endosperms. Vergr. 400.  
 Fig. 19. *Pedicularis tuberosa*. Hypertr. Kern des lateral. Haustor. Vergr. 400.  
 Fig. 20. *Pedicularis foliosa*. Eiapparat. Vergr. 400.  
 Fig. 21. *Pedicularis foliosa*. Verschmelzung von 3 Polkernen. Vergr. 400.  
 Fig. 22. *Pedicularis foliosa*. Befruchtung der 2 Polkerne. Vergr. 400.  
 Fig. 23. *Pedicularis foliosa*. Befruchtung des primären Endospermkerns.  
 Vergr. 400.

## Tafel III.

- Fig. 24. *Melampyrum silvaticum*. Pollenschlauch mit 2 Kernen. Vergr. 1200.  
 Fig. 25. *Melampyrum silvaticum*. Doppelbefruchtung. Vergr. 1200.  
 Fig. 26. *Melampyrum silvaticum*. Spindelfigur der ersten Endospermteilung.  
 Vergr. 1200.  
 Fig. 27. *Melampyrum pratense*. Befruchtung des Eikerns. Vergr. 1200.  
 Fig. 28. *Melampyrum pratense*. Hypertroph. Kerne des Chalazahaustoriums.  
 Vergr. 400.  
 Fig. 29. *Tozzia alpina*. Erste Teilung der Archosporzelle. Vergr. 1200.  
 Fig. 30. *Tozzia alpina*. Chalazahaustorium. Vergr. 400.  
 Fig. 31. *Lathraea squamaria*. Embryosack mit Doppelbefruchtung. Vergr. 400.  
 Fig. 32. *Linaria vulgaris*. Befruchtung des primären Endospermkerns. Vergr.  
 1200.