© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

BAU UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DES EMBRYOSACKES VON EUPHRASIA ROSTKOVIANA

VON

MAX WURDINGER.

AUS DEM BOTANISCHEN INSTITUTE DER K. K. UNIVERSITÄT WIEN.

Mit 3 Tafeln.

VORGELEGT IN DER SITZUNG AM 30. JUNI 1910.

Einleitung.

»Es ist naturgemäß, daß die Überzeugung von dem entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang zweier Formen auch eine Vorstellung von der Art und Weise des Entstehens derselben, von der die Entstehung bedingenden Ursache ergibt. Die Bildung solcher Vorstellungen ist aber nach meiner Überzeugung auch eines der wesentlichsten Ergebnisse, die eine Monographie überhaupt liefern kann, So sagt v. Wettstein einleitend zu dem Kapitel über Artbildung in seiner Monographie der Gattung *Euphrasia*. Es muß also ein Hauptziel der modernen Monographie sein, auf Grund der gewonnenen, phylogenetischen Erkenntnis eines Formenkreises die artbildenden Faktoren festzustellen. Um aber in dieser Hinsicht ein möglichst vollständiges Bild zu gewinnen, ist es von Wichtigkeit, auch die embryologischen Verhältnisse eingehend zu studieren. Verschiedene Arbeiten aus dem letzten Dezennium haben dies dargetan. Darauf will ich nun zunächst etwas näher eingehen.

In seiner zusammenfassenden Schrift über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich führt Winkler eine große Anzahl von Arbeiten an, durch welche habituelle oder fakultative Parthenogenesis auf Grund eingehender cytologischer Studien nachgewiesen wurde. So Juel im Jahre 1900 für die Komposite *Antennaria alpina*, Murbeck 1901 für die Gattung *Alchemilla*; Strasburger erweiterte diese Untersuchungen und zeigte, daß die parthenogenetische Keimesentwicklung auf die Sektion *Eualchemilla* beschränkt ist. Ferner Overton für *Thalictrum purpurascens*, Kirchner 1904 für *Taraxacum officinale* (vulgare) und Murbeck für dieses und *Taraxacum speciosum*; Juel studierte die Sache mit besonderer Berücksichtigung der Kernverhäitnlsse. Auch bei *Hieracium* wurde nach den experimentellen Feststellungen von Raunkiaer und Ostenfeld Parthenogenese nachgewiesen ebenfalls von Kirchner und Murbeck, und zwar bei *Hieracium aurantiacum*, *H. grandidens*, *H. serratifrons* und *H. colophyllum*. Bei *Wikstroemia indica* zeigte Winkler, daß Parthenogenese vorliegt. Aus dem letzten Jahre könnten noch einige andere Fälle hinzugefügt werden. Bei allen diesen von Winkler angeführten Pflanzen geht der Embryo aus der unbefruchteten Eizelle hervor, die wegen der unterbliebenen Reduktionsteilung die diploide Chromosomenanzahl besitzt. Winkler nennt diese

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Parthenogenese somatische im Gegensatz zur generativen, bei welcher der Keimling aus einer unbefruchteten Eizelle mit haploider Chromosomenanzahl hervorgeht. Was Strasburger unter Parthenogenese versteht, deckt sich mit dem Winkler'schen Begriff der generativen Parthenogenese, während er somatische Parthenogenesis gar nicht kennt; er sieht diese Fortpflanzung als eine apogame an. Von niederen Pflanzen führt Winkler noch als Fälle von sicher erwiesener somatischer Parthenogenesis an: Von den *Polypodiaceae*: *Athyrium Filix-femina* und *Scolopendrium vulgare* und von den *Marsiliaceae: Marsilia Drummondii.* Generative Parthenogenese gibt er für gewisse Algen an. Bei *Chara*, die man schon seit langer Zeit als parthenogenetisch sich fortpflanzend erkannt hat, ist es noch zweifelhaft, welcher Typus von Parthenogenesis vorliegt. Überblickt man nun die angeführten Gattungen, innerhalb derer Parthenogenese konstatiert wurde, so fällt sofort die hochinteressante Tatsache auf, daß es in den meisten Fällen stark polymorphe Gattungen sind: *Alchemilla, Taraxacum, Hieracium, Marsilia, Athyrium, Chara, Wikstroemia*, welche Pflanze auch sehr variabel sein soll. Es ist wohl kaum daran zu zweifeln, daß Beziehungen zwischen Polymorphismus und Parthenogenese bestehen. Zuerst weist Strasburger darauf hin in seiner Arbeit über die parthenogenetischen Eualchemillen. Diese so viele Arten umfassende Untersuchung wurde ja zu dem Zwecke gemacht, einen Einblick über die die Parthenogenesis auslösenden Ursachen zu erhalten. Die Ansicht, zu der er gelangte, ist kurz folgende. Starke Mutation hat den Polymorphismus bedingt, der eine allmähliche Geschlechtsschwächung zur Folge hatte, die schließlich mit totaler Sterilität endete. Diese Sterilität aber war es, welche die Apogamie (somatische Parthenogenese) ausgelöst hat, gleichsam als Ersatz für die verloren gegangene normalsexuelle Fortpflanzung. Hugo de Vries hat nämlich gezeigt, daß die mit jeder Mutation entstehenden Mutantenkreuzungen unfruchtbar sind. Tischler in seinen »Zellstudien über sterile Bastardpflanzen« ist ziemlich derselben Ansicht wie Strasburger, nur meint er, daß es überflüssig sei, von Mutantenkreuzungen zu sprechen, da es doch Pflanzen gebe, wie zum Beispiel die pelorischen Linarien, wo die Mutanten bereits unfruchtbar seien. Polymorphe Gattungen können aber auch ganz normalgeschlechtlich bleiben; davon überzeugte sich Strasburger selbst durch seine embryologischen Untersuchungen an *Rubus* und *Rosa.* Auch Winkler betont in seiner Arbeit, daß Beziehungen zwischen Polymorphismus und Parthenogenesis nicht geleugnet werden können, er stellt sich aber den kausalen Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen anders vor als Strasburger und Tischler, deren Ansicht er kritisch prüft und als unhaltbar ansieht. Winkler ist der Meinung, daß »bei stark mutierenden Gattungen oder Arten eher als bei durchaus konstanten einmal eine Mutante auftreten konnte, die eben gerade durch die Tendenz zur parthenogenetischen Fortpflanzung charakterisiert ist, oder die so organisiert war, daß bei ihr durch die in ihrem Entstehungsbezirk obwaltenden Außenbedingungen Parthenogenesis induziert wurde.« Dieser Erklärungsversuch scheint mir aber auch nicht einwandfrei zu sein. Es bleiben dadurch vollständig unaufgeklärt jene Fälle von parthenogenetischer Keimesentwicklung, wo bei ein und derselben Spezies normale und parthenogenetische Fortpflanzung nebeneinander vorkommen, ja, wo sogar Blüten mit beiderlei Fortpflanzungsart nebeneinanderstehen, wie dies bei *Thalictrum purpurascens* oder *Hieracium* der Fall ist. Während Strasburger sagt, daß die der Sexualität verlustig gegangenen Mutanten höchstens nur mehr auf vegetativem Wege durch Vermittlung von Ausläufern und der apogam (parthenogenetisch) erzeugten Samen mutieren könnten, nimmt Winkler an, daß auch der diploiden Eizelle die Fähigkeit zu mutieren weiter zukommt; die Eizelle ist nämlich für Winkler eine Zelle sui generis, wie er sagt, für Strasburger nur eine gewöhnliche, somatische Zelle. Für *Marsilia Drummondii* und für verschiedene parthenogenetische Angiospermen, wie *Alchemilla, Taraxacum* wurde nämlich gezeigt, daß der Kern der Embryosackmutterzelle die Prophasen der heterotypischen Teilung, also das Synapsisstadium, bei *Taraxacum officinale* sogar das Stadium der Diakinese durchmacht und dann erst zur homöotypischen Teilung übergeht. Gerade diese Stadien der heterotypischen Kernteilung sind bestimmend für die Eigenschaften des daraus hervorgehenden Individuums, wie es die Ansicht vieler Forscher ist. Strasburger nimmt an und führt dies in seiner Schrift »die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich« genauer aus, daß während dieser Vorgänge — der Prophase und Diakinese — die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verschiedenartigsten Kombinationen der Erbeinheiten, der Pangene, wie er sie nennt, stattfinden können. Hat durch eine große phylogenetische Epoche normale Amphimixis geherrscht, so muß das Keimplasma eine überaus mannigfaltige Zusammensetzung haben und müssen also die verschiedenartigsten Kombinationen der Pangene auch noch in der diploiden Eizelle möglich sein, da ja die dabei in Betracht kommenden Stadien des zur Reduktionsteilung sich anschickenden Kernes derselben durchlaufen werden. Es muß aber bemerkt werden, daß keine Beobachtungen für ein Weitermutieren vorliegen; es zeichnen sich vielmehr die Alchemillen zum Beispiel durch große Beständigkeit ihrer so unbedeutenden Merkmale aus.

Meine bisherigen Ausführungen haben den Zweck verfolgt, zu zeigen, daß Parthenogenese wiederholt im Pflanzenreich und in letzter Zeit speziell bei mehreren Angiospermen festgestellt wurde und daß wohl zweifellos Beziehungen zwischen Parthenogenese und Polymorphismus bestehen, wobei man bemüht ist, den kausalen Zusammenhang beider Erscheinungen zu ergründen. Der Systematiker, dem es, wie zu Beginn schon gesagt wurde, darum zu tun ist, die Ursachen der Artbildung festzustellen, kann daraus einen höchst bedeutungsvollen Schluß ziehen: Stellt sich bei der embryologischen Untersuchung einer polymorphen Gattung Parthenogenese heraus, totale oder partielle, so muß in der letzten, jüngsten, phylogenetischen Epoche die Mutation ein artbildender Faktor gewesen sein, und zwar von großer Bedeutung; Hybridisation dagegen kann keine oder bei partieller Parthenogenese nur eine untergeordnete Rolle gespielt haben. Auf Grund dieser Schlußfolgerung muß also dem Studium der embryologischen Verhältnisse bei der monographischen Bearbeitung einer polymorphen Gattung entsprechende Aufmerksamkeit geschenkt werden; denn dann erst kann ein abschließendes Urteil über die artbildenden Faktoren gewonnen werden. Wenn ich daher *Euphrasia*, welche Gattung von v. Wettstein bereits im Jahre 1896 ihre monographische Bearbeitung gefunden hat, auf den Gametophyten hin untersuchte, so sollte damit eben ein kleiner Anfang gemacht werden, dieser Forderung nachzukommen. Ich sage ein Anfang dazu, weil es selbstverständlich ist, daß sich jede derartige Untersuchung auf eine möglichst große Anzahl von Arten erstrecken muß. Es dürfte aber ein nicht ganz uninteressantes Ergebnis sein, wenn ich feststellen konnte, daß bei *Euphrasia Rostkoviana* ganz normalsexuelle Verhältnisse bestehen; in seiner Monographie von *Euphrasia* gibt nämlich v. Wettstein als artbildende Faktoren die geographischen Verhältnisse, Hybridisation und Unterbrechung der Vegetationszeit des Individuums durch äußere Verhältnisse an, während Mutation als Ursache der Entstehung neuer Arten nicht in Betracht gezogen wird.

Euphrasia, und zwar dieselbe Spezies und ferner auch *Euphrasia Odontitis* haben bereits in einem anderen Zusammenhange eine embryologische Bearbeitung gefunden, und zwar durch Ed. Schmid in Zürich, der in einer vergleichend entwicklungsgeschichtlichen Studie der *Scrophulariaceae* auch diese beiden Formen in den Kreis seiner Betrachtungen zog. In keinem der beiden Fälle wurde aber festgestellt, ob Befruchtung eintritt oder nicht. Gerade darauf aber kommt es an, wenn man berücksichtigt unter welchem Gesichtspunkt vorliegende Arbeit gemacht wurde. Wie weit die diesbezüglichen Befunde von Schmid gehen, will ich in Kürze nun anführen, bevor ich auf eine Schilderung meiner eigenen näher eingehe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Historisches.

In seiner umfangreichen Arbeit »Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen« untersuchte Schmid nicht weniger als 24 verschiedene Vertreter aus den drei Unterfamilien, den *Pseudosolaneae, Antirrhinoideae* und *Rhinanthoideae* in welche die Familie der Scrophulariaceen zerfällt. Von den *Pseudosolaneae: Verbascum montanum* Schrad. und *Verbascum nigrum* L., von den *Antirrhinoideae: Linaria vulgaris, Linaria alpina, Antirrhinum majus* L., *Scrophularia nodosa* L., *Veronica Chamaedrys, Veronica hederifolia, Digitalis purpurea* und *Digitalis ambigua*, von den *Rhinanthoideae* schließlich *Euphrasia Rostkoviana* Hayne, *Euphrasia Odontitis* L., *Alectorolophus hirsutus* All., *Alectorolophus minor* (Ehrh.) Wimm., *Pedicularis palustris* L., *Pedicularis verticillata* L., *Pedicularis caespitosa* Sieb., *Pedicularis recutita* L., *Pedicularis tuberosa* L., *Pedicularis foliosa* L., *Melampyrum silvaticum* L., *Melampyrum pratense* L. und *Lathraea Squamaria* L. Für die vorliegende Arbeit kommt nur in Betracht zu erwähnen, was Schmid für *Euphrasia Rostkoviana* und *Euphrasia Odontitis* in embryologischer Hinsicht bereits konstatiert hat.

Euphrasia Rostkoviana Hayne: Die unter der Epidermisschichte des Nucellus gelegene Archesporzelle teilt sich in eine axile Reihe von vier Tetradenzellen. Die hinterste Zelle entwickelt sich zum Embryosack. Dieser wächst über den Nucellus hinaus und dringt sehr tief in die Mikropyle hinein. Der Nucellus bleibt in zerdrückten Resten noch lange bestehen. In dieser Gegend des Nucellus ist die Tapetenschichte am typischesten entwickelt, während der übrige Teil der inneren Integumentepidermis das Aussehen des übrigen Integumentgewebes beibehält. Die Antipoden sind sehr schwer festzustellen; sie sind stets hintereinander gelagert in einer Reihe und verschwinden bereits bei der ersten Endospermteilung. Die Verschmelzung der beiden Polkerne findet meist in der Mitte des Embryosacks statt, oft liegen sie auch unvereinigt im oberen Teil des Embryosacks. Die Befruchtung kann aus färbetechnischen Schwierigkeiten nicht festgestellt werden. Die erste Querwandbildung des Endosperms zerlegt den Embryosack in eine kleine untere und eine weit größere obere Hälfte. Das Stadium der zweiten Querwandbildung konnte nicht erhalten werden; doch ist es sehr wahrscheinlich, daß sie unterhalb der ersten angelegt wird. Die auf diese Weise herausgeschnittene kleine Zelle in der Mitte des Embryosacks liefert allein das eigentliche Nährgewebe. Diese Endospermmutterzelle teilt sich zunächst längs. Der Kern der oberen Zelle teilt sich in vier, der der unteren in zwei Kerne. Die beiden Zellen in der Mitte haben je einen Kern. Die unterste zweikernige Zelle wächst immer tiefer in den Nucellusrest hinein, schwillt am Ende etwas an und biegt dann gegen den Leitungsstrang hin um. Sie stellt zweifellos ein Haustorium dar, das Chalazahaustorium, wie aus dem dichten Plasmainhalt und den hypertrophierten Kernen hervorgeht. Auch die oberste, vierkernige Zelle, wo dieselben Verhältnisse herrschen, übernimmt die Rolle eines Haustoriums. Es ist das Mikropylhaustorium. Das Endosperm wächst allmählich zu einem langgestreckten, großzelligen Körper heran. Die Nahrungszufuhr zu demselben findet durch die Haustorien statt, wie aus der starken Färbung der obersten und untersten Zellen hervorgeht. Die Tapetenschichte hat auf der Innenseite ihrer Zellen eine Cuticula und es scheint eine Nahrungszufuhr von der Seite her ausgeschlossen. Das Mikropylhaustorium beginnt ober der obersten Endospermzelle eine Aussackung zu treiben in der Richtung gegen die Raphe. Diese nimmt immer mehr an Länge zu und erreicht schließlich den Leitungsstrang, dem es sich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mit dem verbreiterten Ende anlegt. Die vier Kerne der Mikropylhaustorialzelle wandern entweder alle vier oder nur drei davon in diesen lateralen Ast hinein und hypertrophieren immer mehr und mehr. Das Lateralhaustorium, wie Schmid diese seitliche Abzweigung nennt, und das Chalazahaustorium stellen die Leitungsbahnen der Nährstoffe zum Endospermkörper dar. Der Embryo entwickelt sich sehr langsam.

Euphrasia Odontitis L.: Mit Ausnahme des Mikropylhaustoriums ist seine Entwicklung der von *Euphrasia Rostkoviana* sehr ähnlich. Die subepidermal gelegene Archesporzelle liefert wiederum vier hintereinander gelagerte Tetradenzellen, aus deren hinterster der Embryosack gebildet wird. Auf dem Vierkern-Stadium angelangt, streckt er sich sehr in die Länge und wächst weit in den Mykropylengang hinein. Das Tapetum folgt ihm nur auf eine kurze Strecke. Der hintere, in den Nucellusrest etwas eingesenkte Teil des Embryosacks enthält die Antipoden, die so gelagert sind, daß einer den hinteren, schmäleren Teil des Embryosacks einnimmt, während die zwei anderen davor liegen. Bei der ersten Endospermteilung sind sie schon vollständig degeneriert. Die Polkerne verschmelzen früh in der Mitte des Embryosacks. Bei der Teilung des primären Endospermkernes entstehen zunächst durch zwei Querwände wieder drei Endospermzellen. Oben die größte, in der Mitte eine niedrige Zelle und die untere auch etwas verlängert. Die oberste und unterste Zelle teilen sich nicht mehr und werden wiederum zu Haustorien; die mittlere liefert das ganze Nährgewebe des Embryos. Das Chalazahaustorium resorbiert den Nucellus vollständig und biegt in seinem weiteren Wachstum zum Leitungsstrang hin um. Seine zwei Kerne zeigen ähnliche Hypertrophien wie bei *Euphrasia Rostkoviana.* Das Mikropylhaustorium enthält ebenfalls vier Kerne und beginnt ober der ersten Endospermzelle eine kleine Aussackung zu treiben und zwar auf der Seite der Raphe. In diese Ausbuchtung wandern zwei, manchmal auch drei Kerne hinein. Weiter aber entwickelt sich diese Aussackung nicht im Gegensatz zu *Euphrasia Rostkoviana.* Das aus tafelförmigen Zellen bestehende Tapetum umgibt das Endosperm vollständig. Auf seiner Innenwand ist eine deutliche Cuticula zu konstatieren. Mit dem Wachstum des Endospermes werden die Tapetenzellen und auch die innersten Schichten des Zwischengewebes nach und nach zusammengedrückt. Bei der Samenreife tritt auf der Membran der äußeren Schichten ein von einer zarten Verdickung herrührendes Gitterwerk auf, das sich aber nicht auf die Epidermis erstreckt.

Soviel bei Schmid über *Euphrasia Rostkoviana* und *Euphrasia Odontitis.*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Methode der Untersuchung.

Das Material wurde im Freien, und zwar von folgenden Standorten gesammelt. Einen Teil davon sammelte und fixierte Professor v. Wettstein im Gschnitztal in Tirol und überließ ihn mir dann gütigst zur Bearbeitung, den anderen Teil sammelte ich selbst auf Wiesen und Weidegründen in der Umgebung von Komotau in Nordböhmen und Pötzleinsdorf bei Wien. Um eine möglichst lückenlose Reihe der aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien zu erhalten, fixierte ich zu jeder Stunde des Tages und der Nacht eine kleine Partie; in den Morgenstunden sogar in Intervallen von einer halben Stunde, weil zu dieser Zeit die Kernteilungsvorgänge ganz besonders rege verlaufen sollen. Als Fixierungsflüssigkeiten kamen zur Anwendung: Alkohol-Eisessig (absol. Alkohol und Eisessig = 3 : 1), Bonner Gemisch (2% Osmiumsäure 24 cm^3, 1% Chromsäure 180 cm^3, Eisessig 12 cm^3, dest. Wasser 210 cm^3) und Pfeiffersches Gemenge (gleiche Teile von 40% Formaldehyd, rektifiziertem Holzessig und Methylalkohol). Von allen drei Fixierungsflüssigkeiten konnte eigentlich keine so recht befriedigen. Die jungen Stadien des Embryosacks bis zur Endospermbildung ließen nichts zu wünschen übrig, dagegen war das äußerst zarte Endospermgewebe in den meisten Fällen stark geschrumpft. Die Pfeiffersche Flüssigkeit fixierte eigentlich am besten, doch nahmen die Schnitte dermaßen stark den Hämatoxylinfarbstoff auf, daß sie aus diesem Grunde einfach unbrauchbar waren. Das Bonner Gemisch, das am stärksten kontrahiert, stellte sich für das Stadium der Befruchtung als günstig heraus. Wenn man nämlich die so fixierten Präparate nicht wie sonst üblich mit Wasserstoffsuperoxyd behandelt, so zeigt der Pollenschlauch immer eine gelbgrüne Färbung, wodurch er sich scharf von dem übrigen Gewebe abhebt. Eingebettet wurden die Objekte auf die übliche Weise in Paraffin und mit dem Mikrotom in Serien von 2 μ bis 10 μ zerlegt, je nach dem Alter des betreffenden Objekts. Was die Färbung anbelangt, so verwendete ich hauptsächlich Hämatoxylin nach einem Rezept, wie es im Strasburger'schen Institut gebraucht wird, und dann auch Safranin, das sich als weniger vorteilhaft erwies. Die größten färbetechnischen Schwierigkeiten machte das Befruchtungsstadium. Der Pollenschlauch, der prall erfüllt ist mit einem dichten feinkörnigen Plasma, speicherte so sehr den Farbstoff, daß er, wenn beim Differenzieren das übrige Gewebe schon wieder ganz entfärbt war, immer noch undurchsichtig war. Bedenkt man noch, daß der Plasmainhalt des Pollenschlauches beim Entlassen der Spermakerne oft herausquillt und die Eizelle als homogene, tief dunkelgefärbte Masse umhüllt, so wird es begreiflich erscheinen, daß der Befruchtungsakt sehr schwer zu konstatieren ist. Die Präparate waren dabei nicht länger, als 20 bis 30 Minuten im Hämatoxylin. Außer der Färbung war es noch ein anderer Umstand, der der Untersuchung recht hinderlich im Wege stand. Es ist das die gänzlich regellose Orientierung der Ovula im Fruchtknoten. Nur die oberste Samenanlage in jedem Fache des zweifächerigen, herzförmigen Fruchtknotens ist immer gleich orientiert, und zwar so, daß sie auf Längsschnitten durch den Fruchtknoten auch stets längs getroffen ist. Hier oben im gewölbten Teil des Gynöceums ist am meisten Platz vorhanden; gegen das spitze Ende zu werden aber die räumlichen Verhältnisse immer geringer und so zwingt denn das Bestreben nach bester Raumausnützung die ihrer Zahl nach nicht wenigen Samenanlagen, die verschiedenartigsten Stellungen einzunehmen. Während also diese beiden zu oberst gelegenen Ovula eines jeden Fruchtknotens auf allen Schnitten schön längs getroffen waren, war das in bezug auf die übrigen nicht der Fall. Im günstigsten Falle waren es höchstens fünf oder sechs Samenanlagen, die in der gewünschten Weise getroffen waren, während vielleicht 20 bis 25 Ovula in jedem Gynöceum zur Ausbildung gelangen. Aus diesem Grunde also mußte eine sehr große Anzahl von Schnittserien angefertigt werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Eigene Untersuchungen.

Bau und Entwicklungsgeschichte des Embryosacks von Euphrasia Rostkoviana; seine Befruchtung und einiges über die Samenbildung.

Um die allerjüngsten Entwicklungsstadien der Samenanlage zu bekommen, wurden die Blütenknospen von der äußersten Spitze des acropetal aufblühenden Blütenstandes genommen, die Fruchtknoten unter der Luppe herauspräpariert und geschnitten. Auf Längsschnitten durch einen solchen Fruchtknoten sehen wir an der scheidewandständigen Placenta zahlreiche Höcker auftreten, die als Ovularhöcker zu bezeichnen sind. Einen solchen Höcker zeigt Fig. 1, Taf. I. Alle Zellen desselben sind hinsichtlich der Gestalt und ihres Inhaltes vollständig gleichwertig. Bald darauf erfahren diese Ovularhöcker eine Krümmung, deren Endresultat die schließlich schwach campylotrope Stellung der Samenanlage ist. Die Samenanlagen sind ferner mit Rücksicht auf ihre Stellung im Fruchtknoten größtenteils epitrop, richten also ihre Mikropylen nach aufwärts. Bevor noch die Ovularhöcker diese Krümmung eingehen, ist bereits eine Differenzierung in den Zellen eines jeden Höckers eingetreten. Eine subepidermal gelegene Zelle am Scheitel desselben zeichnet sich von den übrigen dadurch aus, daß sie viel größer ist und dicht mit Plasma erfüllt und infolgedessen auch stärker färbbar ist. Der Kern dieser Zelle ist ebenfalls sehr groß. Es ist die Archesporzelle. In Fig. 2, Taf. I, ist so ein Stadium zur Abbildung gelangt. Wie Fig. 3 und 4, Taf. I, zwei aufeinanderfolgende Schnitte der betreffenden Serie zeigen, gelang es mir, auch ein zweizelliges Archespor zu finden. Die beiden Archesporzellen mit den außerordentlich großen Kernen liegen nebeneinander und sind in der Längsachse der jungen Samenanlage gestreckt. Ein zweizelliges Archespor führt Schmid noch bei folgenden Scrophulariaceen an: *Verbascum montanum, Scrophularia nodosa, Pedicularis palustris, Pedicularis verticillata, Pedicularis tuberosa* — doch hier zweifelhaft — *Pedicularis foliosa, Melampyrum silvaticum, Lathraea Squamaria* und *Melampyrum pratense,* wo er sogar drei Archesporzellen feststellen konnte. Daß bei einer so abgeleiteten Familie, wie sie die Scrophulariaceen darstellt, noch ein mehrzelliges Archespor vorhanden ist, ist wohl nicht zu erwarten; es findet sich ein solches aber auch bei anderen hochstehenden Familien des Pflanzenreiches, wie zum Beispiel unter den Dicotylen bei den *Rubiaceae,* den *Rosaceae* und in der Reihe der *Umbelliflorae* bei den *Araliaceae (Fatsia japonica)* und *Cornaceae (Benthamia).* Die Weiterentwicklung zur Tetrade kommt jedoch hier bei *Euphrasia Rostkoviana* wie bei den meisten der oben angeführten Scrophulariaceen nur der einen Archesporzelle zu, während die andere zugrunde geht. In den auf Fig. 2, Taf. I, folgenden Stadien der Entwicklung beginnt nun die Archesporzelle sich sehr in die Länge zu strecken, wobei sie die darüberliegenden Zellen mit sich emporhebt, die als Nucellus bezeichnet werden müssen. (Fig 5, Taf. I). Wie eine Kappe also, die nur aus einer einzigen Zellschichte besteht, umschließt er die Archesporzelle, später dann die Tetrade und schließlich den Embryosack, bis zu dessen Vierkernstadium, wo er ihn bei seinem weiteren Wachstum durchbricht, wie wir sehen werden. Der Nucellus wird während der ganzen Entwicklung der Samenanlage niemals mehrschichtig, was sofort zu erkennen ist, wenn wir einen Blick auf Fig. 14, Taf. I, werfen. Es ist das ein Querschnitt durch eine Samenanlage, die schon befruchtet ist. Gezeichnet ist aber nur die zentrale Partie davon, also Tapetum, Nucellus und Embryosack. Zu dieser Zeit ist der Nucellus nur noch in Resten im unteren Teil des Embryosacks vorhanden. Die aus sechs plasmafreien Zellen bestehende Schichte dieses Querschnitts ist der Nucellus. Seine Bedeutung als Schutzorgan des jungen Embryosacks scheint nur eine sehr geringe zu sein. Die Nucelluszellen sind ziemlich dickwandig. Ihr Plasmainhalt nimmt immer mehr ab und schwindet mitsamt den Kernen schließlich vollständig. Der Kern der in die Länge gestreckten Archesporzelle hat beträchtlich an Umfang gewonnen und schickt sich nun zur Teilung an. Die Spindelfigur, die dabei entsteht, hat eine langgestreckte Gestalt und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hat kurze, dicke und etwas gekrümmte Chromosomen. Die Zahl derselben ist eine geringe (Fig. 6, Taf. I). Um den Nucellus herum hat sich indessen ein Wall ausgebildet, der vom Grunde des Nucellus zu dessen Spitze emporwächst, das Integument. Wie bei den meisten Sympetalen, bleibt es auch hier nur in der Einzahl. Es gelangt zu mächtiger Entwicklung und differenziert sich später in drei Gewebepartien, die Epidermis, das Zwischengewebe und das Tapetum, wenn wir von außen nach innen gehen. Ist das Integument ungefähr in zwei Drittel der Höhe des Nucellus angelangt, so findet die Teilung der Archesporzelle statt. Fig. 6, Taf. I, und Fig. 8, Taf. I, das in der Entwicklung unmittelbar auf Fig. 6 folgende Stadium, läßt dies erkennen. Auf diese Kernteilung folgt die Ausbildung einer Querwand und in den so entstandenen Tochterzellen erfolgt sofort neuerliche Kernteilung, die ebenfalls mit Querwandbildung verbunden ist. Auf diese Weise entsteht also eine axile Reihe von vier Zellen, die Tetrade. Fig 7, Taf. I, bringt die beiden schief zueinander geneigten Kernspindeln in den beiden zuerst entstandenen Tochterzellen zur Ansicht und Fig. 9, Taf. I, zeigt die fertige Tetrade. Die Kerne der beiden unteren Tetradenzellen in dieser Zeichnung liegen auf dem Nachbarschnitt der Serie und sind also nicht zu sehen. Das Integument ist jetzt beinahe an der Spitze des Nucellus angelangt. Das in Fig. 7, Taf. I, dargestellte Stadium konnte ich nur ein einziges Mal beobachten; häufiger dagegen fand ich, daß die untere Tetradentochterzelle noch ungeteilt ist, während die obere die Kernteilung eben beendigt hat (Fig. 10, Taf. I). Von den in dieser Figur mit Plasmainhalt gezeichneten Zellen sind die beiden oberen Zellen die aus der Archesporzelle entstandenen Tochterzellen, von denen der Kern der oberen sich eben geteilt hat. Es kommt immer zur Ausbildung der normalen, vierzelligen Tetrade, wie das auch Schmid für alle anderen der von ihm untersuchten Scrophulariaceen festgestellt hat. Nur bei *Pedicularis verticillata* ist eine Reduktion in dem Sinne eingetreten, daß die untere der beiden zuerst entstandenen Tochterzellen keine Querwand mehr ausbildet. Bereits auf dem Stadium der Tetradenbildung beginnt sich das Tapetum zu differenzieren als innerste Zellschichte des Integuments. Später umgibt es in charakteristischer Ausbildung mantelförmig das ganze Endosperm. Man kann dann beobachten, daß die Zellen der innersten und auch noch die der angrenzenden Zellschichte des Integuments eine regelmäßige kubische Gestalt annehmen und daß sie mit dichtem Plasma erfüllt sind. Aus letzterem Grunde sind sie stark färbbar und heben sich scharf von dem übrigen Integumentgewebe ab. Auf einen anderen auffälligen Zellkomplex in diesem Entwicklungsstadium wäre noch hinzuweisen. Es sind das die überaus langgestreckten Zellelemente des Integuments, die an die unterste Tetradenzelle anschließen, also die spätere Chalazagegend der Samenanlage bilden. Diese Zellen haben zweifellos die Funktion der Nahrungszuleitung, woraus ihre schlauchförmige Gestalt ohne weiters verständlich ist. In Fig. 10, Taf. I, wäre die unterste der in der Zeichnung näher ausgeführten Zellen eine solche Zelle von ganz besonderer Länge. Ebenso zeigt dies Fig. 24, Taf. II. Auf dieser Altersstufe der Entwicklung ist auch deutlich zu erkennen, daß es die unterste der vier Tetradenzellen ist, die zum Embryosack sich ausbildet; denn sie ist dicht mit Plasma erfüllt und macht einen vollständig normalen Eindruck, während die darüberliegenden drei Zellen in Degeneration sich befinden. Ihr Plasmainhalt ist stark angefärbt und die Kerne haben entweder ihre Form verloren oder sind schon ganz aufgelöst. Daß die unterste Tetradenzelle den Embryosack liefert, gilt wiederum ausnahmslos für alle von Schmid untersuchten Scrophulariaceen. Was das Integument betrifft, so sieht man in Fig. 24, Taf. II, daß es bereits über den Nucellus hinausgewachsen ist und sich zum Mikropylenkanal zusammenschließt. Die Tapetenschichte hebt sich jetzt schon viel schärfer vom übrigen Integumentgewebe ab, die Zahl ihrer Zellen ist aber immer noch gering. Sie beträgt auf Längsschnitten etwa zehn durchschnittlich. Die Bildung des Embryosacks bis zum Achtkernstadium erfolgt nun in durchaus normaler Weise. Die Kernteilungen dabei scheinen mit außerordentlicher Schnelligkeit vor sich zu gehen; denn obgleich ich wiederholt Bilder des zwei-, vier- und achtkernigen Embryosacks auf meinen Serienschichten zu sehen bekam, so gelang es mir dennoch nur ein einziges Mal, Kernspindelfiguren zu sehen, und zwar die Teilungsfiguren des vierkernigen Embryosacks. Fig. 25, Taf. II, bringt den zweikernigen Embryosack zur Ansicht. Die Nucelluszellen am Scheitel scheinen in Auflösung begriffen zu sein. Die Zellenzahl der Tapetenschichte hat sich Hand in Hand mit dem Wachstum des Embryosacks vermehrt. Das Vierkernstadium desselben

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zeigt Fig. 22, Taf. I, und Fig. 13, Taf. I, der nächste Schnitt der Serie als Ergänzung dazu. In der Mitte ist eine große Vacuole zu sehen. Auf dieser Entwicklungsstufe verläßt der Embryosack die Hülle des Nucellus, indem er dieselbe, wie es den Eindruck erweckt und Fig. 26, Taf. II, darstellt, gewissermaßen gewaltsam durchbricht. Er wächst bedeutend heran, dringt tief in die Mikropyle ein und ist, wie diese, leicht gekrümmt. Die Reste des Nucellus bleiben am unteren Ende des Embryosacks noch lange erhalten. Seine Zellen sind sehr in die Länge gestreckt und vollständig leer; ihre Zahl ist gering. Nach vorn schließen sich manchmal noch fetzenartige Überreste der Zellen vom Scheitel des Nucellus an. Fig. 23, Taf. I, ist die schematische Darstellung eines achtkernigen Embryosacks kurz nach der letzten Kernteilung; zu einer Zeit also, wo sich die Kerne noch nicht in der für den angiospermen Embryosack typischen Anordnung gelagert haben. Deutlich kann man noch erkennen, daß die oberen beiden Kernspindeln und ebenso die unteren normal zueinander gestellt waren. Durch rasch aufeinanderfolgende Zellteilungen, die auf diesem Entwicklungsstadium im Tapetum stattfinden, verlieren seine Zellen ihre kubische Gestalt, indem sie, aneinandergepreßt, sich abplatten. Sie haben eine tafelförmige Gestalt. Vergleiche dazu auch den Querschnitt Fig. 14, Taf. I. Die typischeste Ausgestaltung erfahren die Tapetenzellen immer in der Gegend um den Nucellus herum; auch die angrenzenden zwei oder drei Zellschichten sind hier gleich gestaltet. Die Zellen derselben sind auch tafelförmig und inhaltsreich und es nimmt ihre Zahl nach außen in jeder Schichte ab. Wie der Embryosack in vollständig ausgebildetem Zustand aussieht, zeigt Fig. 27, Taf. II. Oben ist er breit und engt sich nach unten zu immer mehr ein. Am oberen Ende sehen wir den Eiapparat; die Synergiden enthalten riesige Vacuolen und sind in kleine Spitzen ausgezogen. Ihre Kerne sind stark gefärbt und lassen Kernmembran und Nucleolus nicht unterscheiden. Die Eizelle liegt unter den Synergiden und überragt dieselben um ein weniges. Sie ist dicht mit Plasma erfüllt und hat einen großen Kern mit deutlichem Nucleolus und Kernmembran. Ungefähr in der Mitte des Embryosacks liegt der in seinen Dimensionen riesige, primäre Endospermkern mit einem ebenfalls sehr großen Nucleolus. Er ist aus der Verschmelzung der beiden Polkerne hervorgegangen. Den Verschmelzungsakt stellt uns Fig. 18, Taf I, dar. Die beiden Polkerne oder besser Bauchkanalkerne (nach Porsch) sind in dem Fig. 19, Taf. I, gezeichneten Schnitt nahe aneinander gerückt; sie legen sich dann platt aneinander (Fig. 18, Taf. I) und verschmelzen schließlich vollständig. Die Verschmelzung vollzieht sich, so oft ich das beobachten konnte, immer in der Mitte des Embryosacks und findet regelmäßig statt. Was die Antipoden anbelangt, wäre zu sagen, daß dieselben immer in Dreizahl ausgebildet werden und eine verschiedene Lagerung zueinander einnehmen können. So konnte ich sie, und das war der weitaus häufigste Fall, in einer Reihe hintereinander gelagert finden, wie Fig. 27 und 30, Taf. II, dies zeigen. Membranbildung konnte ich nicht beobachten und wenn es, wie in Fig. 51, Taf. III, infolge der durch die Fixierung hervorgerufenen Kontraktion den Eindruck macht, als wären es drei mit Membran versehene Zellen, so ist zu bemerken, daß es auch hier nur nackte Plasmamassen um jeden Kern herum sind. In dieser Figur ist die mittlere der drei Gegenfüßlerinnen nach links verschoben. Auch dieses Verhalten der Antipoden konnte ich des öfteren beobachten. Eine dritte Lagerungsweise bringt Fig. 48, Taf. III, zur Darstellung. Hier nehmen die Kerne eine gegenseitige Stellung zueinander ein, die der phylogenetischen Bedeutung der Antipoden als Archegon noch ganz entspricht. Nach Porsch weist der Embryosack der Angiospermen in seinem Normaltypus noch zwei polar gelagerte Archegonien auf. Der Eiapparat ist das eine Archegon, die Antipoden entsprechen dem anderen, während die Polkerne die beiden Bauchkanalkerne der Archegonien sind. Diese in ihrer Einfachheit so ansprechende und wohlbegründete Theorie ist seit ihrem Erscheinen in der neuen Literatur wie auch in der alten vor Aufstellung der Theorie erschienen, immer wieder auf das schönste bestätigt worden. Es wäre also in Fig. 48, Taf. III, der obere, große Kern der drei Antipoden dem Kern der Eizelle, die beiden anderen, nebeneinander gelagerten den Kernen der Halskanalzellen des Archegoniums analog. Von den Antipoden hier wie auch bei den übrigen Scrophulariaceen, als einem Apparat mit ernährungsphysiologischer Funktion zu sprechen, wäre nicht am Platze. Ihre kurze Lebensdauer — sie erhalten sich nur bis zur ersten Endospermteilung, wo ihre Degeneration aber schon sehr weit vorgeschritten ist — spricht gegen eine solche Auffassung. Es tritt ja das Chalaza-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

haustorium, welches die Leitung der Nährstoffe übernimmt, frühzeitig an ihre Stelle. Schmid, der für alle von ihm untersuchten Scrophulariaceen dieses frühe Zugrundegehen der Antipoden konstatieren konnte, fand bei *Linaria vulgaris*, *Melampyrum silvaticum*, *Melampyrum pratense* und *Tozzia alpina* überhaupt keine Gegenfüßlerinnen und meint, daß sie hier überhaupt nicht mehr vorhanden seien. Oft wird in der Literatur die Hintereinanderlagerung von Antipoden als ein Beweis für ihre nährstoffleitende Funktion angeführt; hier bei *Euphrasia* ist die reihenartige Anordnung der Antipodialkerne nur eine Folge der mitunter starken Einengung des Embryosacks an dieser Stelle. Bei vielen anderen Scrophulariaceen ist das ebenso der Fall. Die Lagerung der Antipodenkerne ist eine andere, wenn es die räumlichen Verhältnisse im Embryosack gestatten. Ist dieser in seinem unteren Ende nicht zu sehr eingeengt, wie in den Fällen Fig. 48 und 51, Taf. III, so fehlt auch die reihenartige Anordnung der Kerne. Wenn also dem Antipodenkomplex der Scrophulariaceen verschiedene ernährungsphysiologische Funktionen zugeschrieben werden, wie bei Schmid ersichtlich, so muß betont werden, daß eine solche Auffassung höchst unwahrscheinlich ist. Erblickt man in dem Antipodenkomplex eben nichts anderes als ein in Reduktion befindliches Archegon, so wird man nicht erst bemüht sein, für ihn alle möglichen physiologischen Funktionen zu ersinnen. Dies gilt ganz allgemein von den in der Literatur über Antipoden gemachten Äußerungen. Sie aber als zwecklos zu bezeichnen, geht auch nicht an, denn ein Kern des unteren Archegons, der Bauchkanalkern, hat ja als der eine der beiden Polkerne das Nährgewebe für den jungen Embryo mitzubilden.

Hiermit glaube ich eine genügend eingehende Schilderung des Embryosacks, wie er im fertigen Zustand aussieht, gegeben zu haben und will nun zur Besprechung des Befruchtungsvorganges übergehen. Noch vor Ankunft des Pollenschlauches degenerieren die Synergiden rasch und vollständig; Fig. 44, Taf. III, stellt den oberen Teil eines solchen Embryosacks knapp vor der Befruchtung dar. Es ist nur die Eizelle und der primäre Endospermkern zu sehen. Nachdem der Pollenschlauch das Griffelgewebe durchwachsen hat, setzt er seinen Weg geradlinig in die Scheidewand des Fruchtknotens hinein weiter fort und zwar wächst er da gewöhnlich unter der epidermalen Zellschichte derselben; er tritt dann heraus und wächst in mehr oder weniger geradlinigem Verlauf auf die Mikropyle der Samenanlage zu. In dem Hohlraume der Fruchtknotenhöhle über den beiden obersten Samenanlagen führen die Pollenschläuche oft erst vor ihrem Eindringen in die Mikropylen mannigfache Krümmungen aus. Die Befruchtung der Samenanlagen eines Gynöceums erfolgt ziemlich gleichzeitig und so erhielt ich mitunter auf Längsschnitten sehr hübsche, interessante Bilder, da Pollenschläuche nach allen Richtungen hin zu verfolgen waren. Der Pollenschlauch hat eine ziemlich dicke Wandung und ist mit einem dichten feinkörnigen Plasma erfüllt. Einmal glückte es mir auch, seine drei Kerne außerhalb der Mikropyle in dem den freien Luftraum überbrückenden Teil des Pollenschlauches zu sehen. Fig. 46 und 47, Taf. III, sind die aufeinanderfolgenden Schnitte der Serie. Fig. 46 zeigt einen Kern in der Plasmamasse des Pollenschlauches eingebettet; er ist von ovaler Gestalt und dürfte wohl der generative Kern sein. Die beiden Kerne im andern Schnitt, die in der Richtung des Pollenschlauches etwas ausgezogen sind, wären die beiden Spermakerne. Das Gewebe oben auf beiden Figuren gehört der Mikropyle an, in die der Pollenschlauch bereits eingetaucht ist. Er wächst durch die Mikropyle zur Eizelle hin, legt sich, mit ihr parallel verlaufend, an dieselbe dicht an und biegt unten sogar noch etwas um sie herum. Gewöhnlich ist das Pollenschlauchende birnförmig angeschwollen (Fig. 36, Taf. II). Links liegt die Eizelle mit Vacuole und Kern, rechts viel dunkler das mit Plasma prall erfüllte Ende des Pollenschlauches. Der Moment der Kernverschmelzung selbst war schwer zu sehen. Unter einer großen Anzahl von Serien ist es mir aber doch geglückt, zweimal die Verschmelzung des Eikernes und Spermakernes beobachten zu können. Das Phänomen der Befruchtung ist abgebildet in den Fig. 11 und 15, Taf. I. Die Verschmelzung des zweiten Spermakernes mit dem primären Endospermkern konnte ich nicht verfolgen; zumindestens sind die betreffenden Bilder nicht von solcher Klarheit, wie bei der Fusion des Spermakernes mit der Eizelle. Daß jedoch auch doppelte Befruchtung eintritt, ist im höchsten Grad wahrscheinlich. Schmid konnte sie bei anderen Scrophulariaceen, wie *Linaria vulgaris*, *Digitalis purpurea*, *Pedicularis foliosa*, *Melampyrum silvaticum*, *Lathraea Squamaria* und *Pedicularis foliosa* nachweisen. *Pedicularis* aber wird von Schmid auf Grund der Entwicklung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

seines Embryosacks und namentlich des Haustoriums mit Recht als ein nächster Verwandter von *Euphrasia* angesehen. *Pedicularis, Euphrasia, Bartsia* und *Tozzia* weisen in dieser Hinsicht die weitestgehenden Übereinstimmungen auf. Wo Schmid Spermakerne abbildet, haben dieselben immer eine gekrümmte Gestalt; bei *Melampyrum* sind sie sogar leicht gewunden. In den Fig. 11 und 15 auf Taf. I ist davon nichts zu sehen, womit natürlich nicht behauptet sein soll, daß der Spermakern bei Verlassen des Pollenschlauches nicht auch eine wurmförmige Gestalt hat, um so mehr, als ja auf diesen Stadien der Akt der Kernverschmelzung schon ziemlich vorgeschritten ist. Auch aus einem anderen Grunde noch möchte ich das glauben; ich habe nämlich selbst auf mehreren Präparaten wurmförmig gekrümmte Gebilde der Eizelle angelagert beobachtet. In einem Falle namentlich scheint es mir fast sicher zu sein, daß es sich tatsächlich um einen Spermakern handelt, doch konnte ich auch hier nicht die absolut sichere Überzeugung davon erlangen, weshalb ich von der Darstellung dieser und ähnlicher Fälle Abstand nahm. Ist die Eizelle befruchtet, so verharrt sie sehr lange in Ruhe. Sie wächst nur zu einem langen dünnen Schlauch aus und beginnt sich erst dann zu teilen, wenn schon ein ziemlich großer aus zwei Zellenreihen bestehender Endospermkörper ausgebildet ist.

Wie nun verläuft diese Endospermbildung und wie entstehen die Haustorien, die, wie wir wissen, vom Endosperm ihren Ursprung nehmen? Ich will gleich erwähnen, daß von den beiden bekannten Typen der Endospermbildung überhaupt hier jener Typus vorliegt, wo bloße Zellteilung stattfindet. Betrachtet man Fig. 28, Taf. II, so sieht man, daß die erste nach vorhergegangener Teilung des primären Endospermkernes sich bildende Querwand dort auftritt, wo die Tapetenschichte die typische Ausbildung ihrer tafelförmigen Zellen verliert und die Zellen allmählich in solche von weniger quergestreckter Form übergehen. Diese und die folgenden ersten Teilungen im Endosperm scheinen mit großer Schnelligkeit aufeinander zu folgen, so daß Spindelfiguren nur sehr selten zu bekommen sind. Bei dieser ersten Endospermteilung konnte ich sehr häufig ein Ausstosen von Nucleolarsubstanz beobachten. Siehe die Fig. 16 und 20, Taf. I. Schmid beschreibt diese Erscheinung, die ja auch sonst aus der Literatur bekannt ist, bei *Veronica Chamaedrys, Pedicularis recutita* und *Pedicularis tuberosa*. Öfter sah ich, wie in Fig. 20, Taf. I, daß der Kern der oberen Zelle in viele, mehr oder weniger gleich große Stücke zerfällt. Solche und ähnliche Bilder machen einen ganz abnormen Eindruck und ich möchte glauben, daß es sich dabei um krankhafte Erscheinungen handelt. Sehr häufig beobachtete ich auch, daß sich der Kern der oberen Zelle in zwei ganz gleich große Stücke zerschnürt, wie es z. B. auch das Resultat des in Fig. 16, Taf. I, gezeichneten Falles der Kernzerschnürung gewesen wäre. Ob dieser Erscheinung vielleicht der Wert einer amitotischen Kernteilung zukommt, kann ich nicht entscheiden, doch scheint es mir sehr unwahrscheinlich. Mir gelang es nämlich wiederholt, in der oberen Zelle eine Spindelfigur zu finden, die wiederum von einer Querwandbildung begleitet ist. Schmid meint, daß es die untere Zelle wäre, die sich zunächst wieder teilt, doch konnte er die Spindelfigur dazu nicht beobachten (Siehe Fig. 35, Taf. II). Wir sehen da in der oberen der beiden ersten Endospermzellen die Kernspindel, während in der unteren Zelle zwar auch der Kern sich geteilt hat, aber ohne Zellwandbildung. Die mächtige Spindelfigur reicht von der einen Seite des Embryosacks bis zur andern, was ja ohne weiteres verständlich ist, wenn man bedenkt, daß eine Querwand zur Ausbildung kommt. Unten sind im Bilde noch Reste der Antipoden zu sehen, die bald der vollständigen Degeneration anheimfallen, oben hängt die befruchtete Eizelle. Der Nucellus ist noch in wenigen Resten erhalten. Die beiden Kerne der unteren Endospermzelle sind zweifellos auf amitotischem Wege entstanden; ich konnte wenigstens oft und oft den Kern dieser Zelle in den verschiedenen Stadien der Einschnürung beobachten. Diese Teilung findet aber nicht immer so früh schon statt, sondern gewöhnlich ein wenig später. Ist in der oberen Zelle die Querwandbildung beendet so sehen wir also jetzt den Embryosack in drei Zellen zerlegt, in der unteren Zelle liegen zwei Kerne, in den beiden anderen je ein Kern, ein sehr häufig anzutreffendes Bild. Was geschieht nun weiter? Der Kern der obersten dieser drei ersten Endospermzellen teilt sich amitotisch in zwei Kerne und diese auf dieselbe Weise neuerdings, so daß also im ganzen vier Kerne entstehen. Bilder solcher amitotischer Kernteilungen, welche dies in unzweifelhaft deutlicher Weise erkennen lassen, wären Fig. 17 und 21, Taf. I, und Fig. 37, Taf. II. In der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Regel entstehen, wie gesagt, nur vier Kerne, doch konnte ich auch eine größere Anzahl vorfinden, wie dies bei dieser Art der Kernteilung ganz gut denkbar ist. So konnte ich sogar einmal deren acht oder neun zählen, doch will ich, um der Darstellung der Entwicklung nicht vorgreifen zu müssen, darauf später zurückkommen. Interessant ist namentlich Fig. 21, Taf. I, wo von den vier Kernen drei zu einem Nest beisammenliegen, während der vierte allein am anderen Ende der Zelle sich befindet. Während dieser Kernteilungen teilt sich aber auch der Kern der mittleren Endospermzelle und diese Teilung ist von dem Auftreten einer Längswand begleitet, so daß wir nun ein Bild bekommen wie in Fig. 33, Taf. II. Man sieht die unterste Endospermzelle mit ihren zwei Kernen — hier konnte ich nie mehr Kerne zählen — bedeutend in die Länge gestreckt und am Ende kopfig angeschwollen. Sie ist bis zur Basis des Nucellus herabgewachsen und auch schon ziemlich tief in das Chalazagewebe eingedrungen, indem es die Zellen wahrscheinlich auflöst, wie Reste davon vermuten lassen. Die Reste des Nucellus werden ganz zerdrückt und resorbiert, da die Zelle dabei auch bedeutend in die Dicke wächst. Über ihr sieht man die durch Längsteilung aus der mittleren Endospermzelle hervorgegangenen zwei Zellen und über diesen wieder die oberste Endospermzelle mit ihren vier Kernen. Bei der Kernteilung in der mittleren Zelle konnte ich eine Spindelfigur niemals beobachten, dagegen öfters eine Zerschnürung ihres Kernes, doch, glaube ich, dürfte das ebenfalls nur eine Ausstoßung von Nucleolarsubstanz oder eine Kernfragmentation krankhafter Natur sein. Solche Bilder, wie Fig. 33, Taf. II, sind sehr häufig anzutreffen. Betrachten wir nun die unterste zweikernige Zelle genauer, so fällt sie jetzt schon gegenüber den beiden mittleren Zellen dadurch auf, daß sie viel stärker färbbar ist; namentlich gilt dies von dem kopfförmigen unteren Ende, das dicht mit Plasma erfüllt ist. Ebenso kann man auch an den Kernen Veränderungen wahrnehmen; sie sind größer geworden und nehmen im Lauf der weiteren Entwicklung immer mehr an Umfang zu, sie hypertrophieren. Wir haben somit alle Anzeichen, die auf eine haustoriale Funktion dieser Zelle schließen lassen. Es ist das Chalazahaustorium. Was vom Plasma und den Kernen dieses Haustoriums gesagt wurde, gilt ebenso für die Kerne und den Inhalt der obersten Endospermzelle. Auch diese hat zweifelsohne die Funktion eines Haustoriums und wird im Gegensatz zum Chalazahaustorium als Mikropylhaustorium bezeichnet. Die mittlere, auf diesem Stadium, Fig 33, bereits zweigeteilte Endospermzelle liefert allein durch fortgesetzte Teilung den ganzen, später mächtigen Endospermkörper und wird dementsprechend als Endospermmutterzelle bezeichnet. Sie geht im Anfang ganz regelmäßig verlaufende Quer- und Längsteilungen ein, so daß zunächst immer vier Längsreihen von Endospermzellen entstehen. Auf späteren Stadien hört dann diese Gesetzmäßigkeit der Teilungsvorgänge auf. An den beiden Enden des Endosperms sind die Zellen immer plasmareicher und stärker gefärbt, was aus ihrer Lage an den Eintrittsstellen des durch die Haustorien herbeigeleiteten Nährstromes verständlich wird. Hand in Hand mit dem Heranwachsen des Endosperms geht eine lebhafte Zellteilung des Tapetums, welches immer das ganze Nährgewebe mantelartig umgibt. Auf ihrer Innenseite weisen die Tapetenzellen eine Cuticula auf, wie das namentlich auf dem Querschnitt Fig. 14, Taf. I, zu sehen ist. Aus der gegebenen Schilderung der Endospermbildung geht also hervor, daß nicht der ganze Embryosack dazu verwendet wird, sondern nur ein kleiner Teil davon. Eine kleine Zelle wird in der Mitte herausgeschnitten und sie ist es, welche das ganze Nährgewebe für den jungen Embryo zu liefern hat, während die darüber und darunter liegenden Teile des Embryosacks zu Haustorien auswachsen. Sie erhalten somit allerdings eine Funktion, auf Grund derer sie ebenfalls in den Dienst der Ernährung des Embryos gestellt werden, doch erfüllen sie ihre Aufgabe auf eine ganz andere Weise als das Endosperm, dessen Zellen vom Embryo aufgezehrt werden. Sie bilden sich zu Organen aus, die einerseits eine Leitungsbahn der Nährstoffe zwischen dem Gefäßbündel des Funiculus und dem Endosperm herstellen und andrerseits die in den Integumentzellen vorhandenen Nährstoffe aufsaugen und ebenfalls dem Endosperm übermitteln. Man kann also somit, wie dies auch Schmid tut, von einer Arbeitsteilung des Endosperms sprechen. Wie nun diese Endospermhaustorialzellen sich weiter ausgestalten und zu riesigen Dimensionen heranwachsen, welche Arbeitsteilung ferner wieder unter ihnen zu bestehen scheint und welche histologische Veränderungen durch sie im Ovulum bedingt werden, darauf soll nun näher eingegangen werden. Bald nach Bildung der ersten Endosperm-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zellen treibt das Mikropylhaustorium knapp ober der obersten Etage von Endespermzellen eine Ausbuchtung, und zwar auf der Seite der Raphe; diese Aussackung verlängert sich schief nach abwärts immer mehr und mehr, so daß ein langer, seitlicher Ast entsteht, das Lateralhaustorium genannt. Es reicht bis an den Funiculus heran, an dessen Leitungsstrang er sich mit dem kopfförmig verdickten Ende anlegt.

In Fig. 42, Taf. III, ist das ersichtlich. Wie aber dieses Wachstum vor sich geht, ist meines Erachtens schwierig zu verfolgen. Schmid sagt darüber folgendes: »Diese Ausstülpung oder Aussackung, wie sie analog anderen Autoren genannt werden kann, verlängert sich in dem Maße, als das Endosperm sich streckt. Man kann dabei aber nicht von einem immer tieferen Eindringen in das Integumentgewebe sprechen, da es sich einfach um eine durch das fortwährende Wachstum der mittleren Zone der Samenanlage bedingte, immer weiter gehende Wegrückung der Aussackungsbasis handelt, die naturgemäß von einer Streckung des Aussackungshalses gefolgt sein muß.« Aus dieser Beschreibung ist mir nicht recht klar geworden, wie das Haustorium überhaupt bis zum Funiculus herankommt; um dies zu erreichen, muß das dazwischenliegende Integumentgewebe entschieden durchbrochen werden. Dies aber dürfte sich ziemlich leicht gestalten, da das zentrale Gewebe des Integuments bei dem starken Wachstum in der mittleren Zone des Ovulums nur insofern beteiligt ist, als sich seine Zellen ganz gewaltig in die Länge strecken, ja sogar später ganz aus dem Verbande gehen. Zellvermehrung findet nur in den peripheren Zellschichten des Ovulums statt. Diese wenigen Zellen müssen also auf alle Fälle durchwachsen werden; später wächst natürlich das Lateralhaustorium in demselben Maße mit, als das Ovulum sich streckt. In Fig. 29, Taf. II, sieht man zum Beispiel die langgestreckten zentralen Zellen des Integuments. In seinem schmalen Anfangsteil und in dem kopfig verdickten Ende ist das Lateralhaustorium besonders dicht mit Plasma erfüllt. In der Regel wandern alle vier Kerne des Mikropylhaustoriums in den Lateralast hinein Fig. 50, Taf. III, zeigt uns eben diesen Vorgang der Kerneinwanderung; wir sehen den untersten Kern bereits an der Umbiegungsstelle angelangt. Oft aber machte ich die Beobachtung, daß nur drei Kerne im Lateralhaustorium auswandern, der vierte aber im Mikropylhaustorium selbst zurückbleibt. Siehe Fig. 34, Taf. II. Zur Orientierung wäre bei dieser Figur hinzuzusetzen, daß die Schnittrichtung zu der in Fig. 42, Taf. III, senkrecht ist. Oben im Mikropylhaustorium liegt ein einziger durch Hypertrophie bedeutend vergrößerter Kern, während die drei anderen im Lateralhaustorium liegen und das also bei dieser Schnittführung nicht zu sehen ist. Das Endosperm ist noch zweireihig, wie aus dem Vergleich mit Fig. 42 ebenfalls verständlich wird. Vom Chalazahaustorium ist auch ein Anschnitt zu sehen. Bleibt ein Kern im eigentlichen Mikropylhaustorium zurück, so liegt er gewöhnlich in der Mitte, kann aber die verschiedenste Lagerung einnehmen. Bei dieser Gelegenheit wäre nun auch auf Fig. 31, Taf. II, hinzuweisen; in diesem Falle sind, wie schon früher erwähnt, acht oder neun Kerne im Mikropylhaustorium gebildet worden. Drei — der vierte ist wegen der zu starken Färbung der betreffenden Plasmamasse nicht zu sehen — liegen im Lateralhaustorium, das in der Zeichnung nicht dargestellt ist, weil es erst auf den nächsten Schnitten der Serie sichtbar wird; die übrigen fünf Kerne bilden ein Kernnest und liegen im umgebogenen Ende des Mikropylhaustoriums; dieses ist wahrscheinlich infolgedessen sehr stark angeschwollen, wobei die benachbarten Zellen des Mikropylenganges zerquetscht und aufgelöst wurden. Es liegen da ganz abnormale Verhältnisse vor. Die vier Kerne, die normalerweise ins Lateralhaustorium ausgewandert sind, hypertrophieren hier immer mehr und mehr und verlieren dabei ihre regelmäßige Gestalt, indem sowohl die Kernmembran als auch die Nukleolen amöboidartige Fortsätze bekommen. Schließlich nehmen sie ganz kolossale Dimensionen an, bekommen Risse und ein schlackenartiges Aussehen und zerfallen in einzelne Bruchstücke. So geben sie ein Bild vollständiger Degeneration. In Fig. 32, Taf. II, sind zwei solche Kerne des Lateralhaustoriums abgebildet. Der obere hat blasenförmige Hohlräume die mit Luft oder sonst einem Gas erfüllt sein müssen. Der untere Kern ist bereits in zwei Teile zerfallen. In diesem Altersstadium und auch früher schon sieht man im Plasma des Lateralhaustoriums große Safträume. Was das eigentliche Mikropylhaustorium angeht, so wäre noch zu sagen, daß es mit vorschreitender Entwicklung immer mehr nach der Seite das Lateralhaustoriums hin umbiegt. Dies geschieht dadurch, daß der Mikropylengang, in dem es ja steckt, durch entsprechende Wachstumsverhältnisse im oberen Teil des Ovulums eine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stärkere Krümmung erfährt. Vergleiche dazu Fig. 42, Taf. III, und alle Abbildungen von späteren Entwicklungsstadien. Es ist ziemlich gleichmäßig mit Protoplasma erfüllt. In dem in Fig. 40, Taf. III, gezeichneten Schnitt ist das Mikropylhaustorium sogar spitzwinkelig gebogen. Das Chalazahaustorium verändert, wenn es schon ziemlich tief in das Chalazagewebe eingedrungen ist, seine Richtung und biegt stets in einem spitzen Winkel nach aufwärts um, ebenfalls auf der Seite des Lateralhaustoriums sich entwickelnd. Bilder, wie sie Schmid in Fig. 28 *d* seiner Arbeit vom Chalazahaustorium gibt, konnte ich niemals zu Gesicht bekommen. Schmid zeichnet da das Chalazahaustorium mit seinem Ende an das Funiculusgefäßbündel anschließend, während ich aber immer nur feststellen konnte, daß der Leitungsstrang des Funiculus an der Umbiegungsstelle der Haustoriums sich an dasselbe anschließt und der aufsteigende Schenkel des Haustors in das Integumentgewebe hineinwächst, indem es die Zellen vor sich auflöst. Die Chalazapartie der Samenanlage mit dem schon stark entwickelten Haustorium ist in Fig. 41, Taf. III, wiedergegeben. Wir sehen in diesem zwei riesige, stark hypertrophierte Kerne mit eingeschnürten und lappig ausgezogenen Nucleolen. Das Chalazahaustorium ist ein eigentliches Haustorium, da es in erster Linie dazu bestimmt zu sein scheint, den Plasmainhalt der Integumentzellen aufzusaugen und dem Endosperm zuzuführen; natürlich leitet es auch die vom Leitungsstrang des Funiculus herbeigeführten Nährstoffe zu diesem hin. Im Gegensatz zum Chalazahaustorium hat das Lateralhaustorium wohl vor allem die Aufgabe, eine Leitungsbahn zwischen Funiculus und Endosperm zu sein; nebenbei mag es ja auch noch eine saugende Wirkung gegenüber dem Integumentgewebe ausüben. Eine saugende Tätigkeit kommt wohl endlich auch dem eigentlichen Mikropylhaustorium zu, doch dürfte diese nur von untergeordneter Bedeutung sein, da die Zellen im Bereiche dieses Haustoriums schon frühzeitig sehr plasmaarm sind. Wovon Schmid merkwürdiger Weise nicht spricht, weder bei *Euphrasia* noch bei irgendeiner anderen Scrophulariacee, das ist die interessante Tatsache, daß im Leitbündel des Funiculus keine Gefäße mehr zu finden, sind. Ein Leitungsgewebe ist zwar vorhanden, doch besteht es nur aus länglich polygonalen Zellen, die sich durch ihren dichten, plasmatischen Inhalt auszeichnen. Sie sind infolgedessen sehr stark gefärbt und sind so vom übrigen Integumentgewebe scharf unterschieden. Die für das Gefäßbündel einer so hochstehenden Angiosperme typischen Zellelemente fehlen also vollständig. Vergleiche dazu Fig. 41, Taf. III. Wie ist dies aber zu verstehen? Es ist natürlich klar, daß man es dabei nur mit einem Rückbildungsprozeß zu tun haben kann. Dieser aber wird verständlich, wenn man an die Hauptfunktion des Lateralhaustoriums denkt. Solche und ähnliche Erscheinungen von tiefgehenden histologischen Veränderungen im Gefäßbündel des Funiculus sind aus der Literatur bekannt. Die Eizelle ist immer noch ungeteilt auch wenn bereits ein Endospermkörper aus zwei Reihen mit je 10 bis 12 Zellen gebildet ist und die Haustorien schon wohl ausgebildet sind. Sie ist mittlerweile nur herabgewachsen durch das ganze Mikropylhaustorium bis zum Endosperm. Im Schema Fig. 42 ist dies zu sehen. Hier also, wo das Lateralhaustorium abzweigt, an der Eintrittsstelle des Nährstromes kommt der junge Embryo zur Entwicklung Die Eizelle senkt sich aber zunächst noch etwas tiefer hinab etwa bis zur zweiten Zelletage des zweireihigen Endospermkörpers und jetzt erst tritt die erste Spindel, eine Längsspindel, in ihr auf. Betrachten wir Fig. 12, Taf. I. Man sieht den unteren Teil der langen, schlauchförmigen Eizelle in die oberste Endospermzelle eindringen. Es hat hier den Anschein, als würde die Endospermzelle verdrängt; auf Querschnitten konnte ich beobachten, daß die Eizelle zwischen den Endospermzellen ihren Weg nimmt. Es kann aber auch vorkommen — und einen solchen Fall illustriert Fig. 29, Taf. II — daß zu dieser Zeit, wo das Endosperm bereits zweireihig ist, die Eizelle immer noch ganz oben im Mikropylhaustorium liegt. Neben der Eizelle sind sogar noch Reste des Pollenschlauches zu bemerken. Zur Zeit der ersten Kernteilung in der Eizelle wird das Endosperm durch Auftreten von Längswänden, die zu den bisherigen senkrecht orientiert sind, vierreihig. Fig. 39, Taf. III, zeigt einen Embryo nach Ausbildung der ersten Querwand. Diese zerlegt die Eizelle in eine untere, halbkugelige Zelle und in eine lange, schlauchförmige. Erstere liefert durch weitere Teilungen die Embryokugel, letztere ist die Trägerzelle derselben und teilt sich später wiederholt. In Fig. 39 sehen wir die Trägerzelle im Mikropylhaustorium verschwinden; von diesem zweigt das mächtige Lateralhaustorium ab, und zwar ist es hier schief abgeschnitten. Die Endospermzellen zeichnen sich vor

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

allem durch ihre Größe, ihre zarten Zellwände und großen Vacuolen aus. Ein nächst älteres Stadium der Entwicklung ist in Fig. 40, Tafel III, abgebildet. Die untere Zelle hat sich längs-, die Trägerzelle quergeteilt. Durch die Querteilung ist die Trägerzelle in eine ganz niedere, an die nun zweizellige Embryokugel angrenzende Zelle und in eine dementsprechend sehr lange zweite Zelle gegliedert worden. Die kleine, niedrige Zelle ist im Bilde zu sehen, die andere liegt am nächsten Schnitt der betreffenden Serie. Ferner sieht man das Lateralhaustorium und das stark umgebogene Mikropylhaustorium angeschnitten. Die Integumentzellen sind kolossal in die Länge gestreckt. Ein Querschnitt durch das Endosperm dieser Altersstufe würde ein Bild ergeben, wie es etwa im Schema Fig. 38, Taf. II, wiedergegeben ist. Die Schnittführung ist nicht ganz quer, weshalb die Tapetenzellen, welche die vier großen Endospermzellen umschließen, verzerrt erscheinen. Im Laufe der weiteren Entwicklung nimmt nun das Endosperm gewaltig an Masse zu und bildet einen langgestreckten, oben und unten abgerundeten Körper, wobei die Zellteilung — wie schon früher erwähnt — nicht mehr in so gesetzmäßiger Weise vor sich geht. Der Embryo entwickelt sich sehr langsam und es ist das Endosperm schon zu einem großen Gewebskörper herangewachsen, während er vielleicht erst aus dreißig Zellen besteht. Vergleiche Fig. 43, Taf. III, und Fig. 49, Taf. III, welche Embryonen dieses Alters darstellen. Fig. 49 zeigt, wie die Trägerzelle sich in zahlreiche Zellen gegliedert hat. Die Endospermzellen in nächster Umgebung des Embryos sind in Auflösung begriffen. In Fig. 45, Taf. III, sehen wir einen Längsschnitt durch einen Samen. Die Zellen des Integuments und des Tapetums sind — nachdem sie den ganzen Inhalt verloren haben — mit vorschreitender Endospermbildung immer mehr kollabiert. Nur die Epidermis und die nächst angrenzenden ein oder zwei Zellschichten bleiben erhalten. Lange erhalten sich auch die großlumig gewordenen Tapetenzellen, doch werden auch sie schließlich ganz zerdrückt. So kommt es, daß man zwischen dem Endospermkörper und diesen äußersten Zellschichten einen zelleeren Raum findet. Die Samenoberfläche erscheint gerieft, und zwar verlaufen die Riefen in der Längsrichtung des Samens parallel zueinander. Diese Riefung kommt dadurch zustande, daß die Epidermiszellen in diesen Zonen ein stärkeres Wachstum haben. Auf Schnitten zeigt es sich, daß mehrere Zellen der Epidermis das Querschnittsbild einer Riefe aufbauen und man kann gleichzeitig konstatieren, daß die mittleren Zellen am stärksten, die nach außen sich anschließenden Zellen immer weniger gestreckt sind. Der Embryo hat auf diesem Stadium (Fig. 45, Taf. III) schon die Cotyledonen ausgebildet. Das Endosperm ist in der Zeichnung gestrichelt. In der mittleren Partie ist das Nährgewebe in Auflösung begriffen. So viel über den Samen von *Euphrasia Rostkoviana*.

Einige allgemeine Betrachtungen über Wesen und Bildungsursachen der Haustorien sowie über die physiologische Bedeutung des Tapetums.

Es dürfte wohl am Platze sein, zum Schlusse auf diese beiden Punkte etwas näher einzugehen. Dabei stütze ich mich natürlich hauptsächlich auf den allgemeinen Teil der Arbeit von Schmid und dies um so mehr, weil ich in dieser Hinsicht — soweit das eben auf Grund der detaillierten Untersuchung einer einzigen Art möglich ist — zu ganz gleichen Anschauungen gelangt bin.

Zunächst, was die Haustorien anbelangt: So wie sich die Haustorienbildung bei *Euphrasia Rostkoviana* darstellt, findet sie sich auch noch bei anderen Scrophulariaceen, natürlich mit mehr oder weniger geringer Modifikation. Alle diese Fälle können als ein einheitlicher Typus gegenübergestellt werden zwei anderen Typen der Haustorienbildung innerhalb der Familie der Scrophulariaceen. Alle drei Typen nebeneinandergestellt ergeben eine phylogenetische Reihe der Entwicklung des Scrophulariaceenhaustoriums, die durch ihre Lückenlosigkeit überraschend und hochinteressant ist. Beginnen wir mit demjenigem Typus, der phylogenetisch als der primitivste erscheint. Zu ihm gehören: *Verbascum*, *Scrophularia*, *Digitalis*. An Stelle des Mikropylhaustoriums sowohl als auch des Chalazahaustoriums finden sich da immer vier Zellen vor, die zweifellos auf Grund der uns bereits bekannten Charakteristika als Haustorialzellen anzusprechen sind. Sie haben dichten plasmatischen Inhalt und färben sich infolge-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dessen stark an; ferner zeichnen sie sich durch Form und Größe gegenüber den anderen Zellen des Endosperms aus. Ein zweiter Typus, der — wie wir sehen werden — entwicklungsgeschichtlich bereits höher zu bewerten ist, wird durch *Linaria* und *Antirrhinum* repräsentiert. Bei diesen Formen tritt an Stelle der vier Chalazahaustorialzellen eine einzige Zelle mit zwei Kernen, und zwar ist das die untere der beiden Zellen, die durch die erste Endospermteilung entstehen. Die höchste Stufe der Ausbildung erreichen die Haustorien bei Formen wie *Alectorolophus, Lathraea, Veronica, Euphrasia, Pedicularis, Melampyrum* und *Tozzia;* sie gehören zum dritten Typus. Unter den aufgezählten Formen aber bestehen selbst wieder verschiedene Übergänge, die uns direkt noch schauen lassen, wie das einzellige Mikropylhaustorium mit vier Kernen, wie wir es auch bei *Euphrasia* kennen lernten, aus dem vierzelligen, je einen Kern in einer Zelle enthaltenden Mikropylhaustorium des ersten Typus, *Verbascum* z. B., hervorgegangen ist. Bei *Alectorolophus* nämlich finden sich nunmehr zwei Mikropylarhaustorialzellen, von denen aber jede zwei Kerne enthält. Die Kerne der beiden Zellen haben sich also noch geteilt, aber nicht mehr die Zellen selbst. Das Chalazahaustorium ist wie bei Typus 2. Daß aber diese Reduktion, die da im Mikropylhaustorium vor sich geht, noch weiter vorschreitet und schließlich eine einzige Zelle mit vier Kernen daraus wird, kann man bei *Alectorolophus* direkt verfolgen. Die Längswand zwischen den beiden Mikropylhaustorialzellen wird nämlich auf späteren Stadien der Entwicklung in ihrem oberen Teile aufgelöst und es wandert von den beiden Kernen der einen Zelle einer in die andere Zelle hinüber, so daß in dieser dann drei Kerne liegen. Diese wandern in das Lateralhaustorium ein. Bei *Lathrea* nun geht die Sache noch weiter. Hier wird die Längswand zwischen den beiden Mikropylhaustorialzellen mitunter angelegt, kann aber auch ebensogut unterbleiben, so daß im ersteren Falle ein zweizelliges, je zweikerniges, in letzterem Falle aber ein einzelliges, vierkerniges Mikropylhaustorium zur Ausbildung gelangt. In der Chalazagegend, wo dieser Reduktionsprozeß wohl rascher vor sich gegangen ist, ist auch hier ein einzelliges Haustorium mit zwei Kernen zu konstatieren. Aus dieser Betrachtung ergibt sich wohl zweifellos, daß die Haustorienentwicklung innerhalb der Scrophulariaceen progressiv vorwärts schreitet, wenn man dabei ihre physiologische Funktion im Auge behält. Es klingt daher im ersten Augenblick etwas unverständlich, wenn Schmid die Haustorien der Scrophulariaceen neben Hypertrophien auch als Hemmungsbildungen auffaßt. Der Sinn wird aber sofort klar, wenn man das Wort Hemmungsbildung von seinem Standpunkt aus betrachtet. Schmid sieht die Haustorien — was aus vielen analogen Fällen in der zoologischen und botanischen Literatur hervorgeht — als Zellorganismen an, die infolge von Überernährung Reduktionserscheinungen zeigen. Von dieser Art der Betrachtung ausgehend, stellen die Haustorien auf dem ersten Stadium ihrer Entwicklung Hemmungsbildungen vor. In der Chalazagegend, wo die Nahrungszufuhr begreiflicherweise eine stärkere ist, mag auch diese Hemmung entsprechend rascher vor sich gegangen sein. Wie bereits angedeutet wurde, nennt Schmid die Haustorien auch Hypertrophien, und zwar war diese Erscheinung wohl das primäre. Auch dafür bietet die zoologische Literatur und aus letzterer Zeit vielfach auch die botanische, zahlreiche Analoga und ich will nur auf die Huß'sche Antipodenarbeit näher hinweisen. Wer die Bilder dieser als Zellhypertrophien bezeichneten Antipodialzellen und namentlich die Kerne dieser Zellen betrachtet, muß auf den ersten Blick davon überzeugt sein, daß es sich auch bei den Haustorien um ganz ähnliche Erscheinungen handelt. Die Zahl der Haustorialkerne scheint mit der Größe der Haustorien in keinem Zusammenhang zu stehen; vielmehr gibt Schmid als Ursache für die Stärke ihres Wachstums »die Stärke des durch die Ernährung ausgeübten Reizes« an. Ich möchte da aber auf den in Fig. 31, Taf. II, dargestellten Fall hinweisen, wo fünf Kerne im umgebogenen Ende des Mikropylhaustoriums gefunden wurden und dieses bedeutend angeschwollen ist. Es müssen da wohl doch Beziehungen zwischen Kernzahl und Größe der Zelle als sehr wahrscheinlich gelten.

Endospermhaustorien wurden nachgewiesen auch bei anderen Familien des Pflanzenreiches. Nur auf die beiden wichtigsten diesbezüglichen Arbeiten möchte ich hinweisen. Balicka-Iwanowska stellte in ihrer grundlegenden Arbeit Endospermhaustorien außer bei den Scrophulariaceen auch bei Gesneraceen, Pedaliaceen, Plantaginaceen und Campanulaceen fest. Billings beschreibt sie bei den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Linaceae, Polemoniaceae, Globulariaceae, die stark an die der *Scrophulariaceae* erinnern, bei *Lobeliaceae* und *Goodeniaceae.* Ferner wurde das Vorkommen von Endospermhaustorien durch andere Forscher für *Lentibulariaceae, Ericaceae, Verbenaceae* und *Santalaceae* konstatiert; ebenso auch noch bei vielen anderen Familien.

Es bleibt nun noch übrig, einiges über das Tapetum zu sagen. Diese für die meisten Sympetalen so charakteristische Zellschichte ist mit Rücksicht auf seine morphologische Wertigkeit und seine physiologische Funktion schon vielfach in der Literatur Gegenstand der Diskussion gewesen. Wenn man genau die Entstehungsgeschichte des Tapetums verfolgt und dabei auch die Wachstumsverhältnisse in den übrigen Bezirken des Integumentgewebes mit in Betracht zieht und nicht, wie das früher gewöhnlich geschah, das bereits fertig ausgebildete Tapetum untersucht, so muß man, wie Schmid, entschieden zu der Anschauung gelangen, daß es sich um ein echtes embryonales Gewebe handelt, dem keine besondere physiologische Funktion zukommt. Dies letztere wird nämlich von verschiedenen Forschern immer wieder betont. Wenn wir uns an die Entwicklungsgeschichte dieser Zellschichte bei *Euphrasia* — und, wie hier, gilt das ja mehr oder weniger auch für alle anderen Fälle — erinnern, so sehen wir sie schon auf dem Stadium der Tetradenbildung deutlich differenziert, und zwar als innere Epidermis des Integuments. Siehe z. B. Fig. 24, Tafel II. Hiermit steht einmal fest, daß das Tapetum vom Integument und nicht vom Nucellus sich herleitet, was erst Tulasne und Hofmeister richtig erkannt haben. Sieht man nun auf den weiteren Stadien der Entwicklung genau zu, wie das Ovulum wächst, so wird es bald klar, daß es eigentlich nur zwei Bezirke des Integuments sind, wo rege Zellteilung immer stattfindet. Es sind dies die innere und äußere Epidermis des Integuments, das Tapetum also und die Epidermis des Ovulums in einer gewissen Breitenzone, während die Zellen des Zwischengewebes verhältnismäßig bald ihr Wachstum einstellen, sich nur noch bedeutend in die Länge strecken und schließlich sogar ganz aus dem Zellverbande treten. Die Zellen der äußeren Epidermis des Integuments sehen in einer bestimmten Gürtelzone, die mit der Längserstreckung des Tapetums ziemlich übereinstimmt, genau so aus wie die Zellen des Tapetums. Sie sind tafelförmig und dicht mit Plasma erfüllt, sie haben mit einem Wort, wie die Tapetenzellen, alle charakteristischen Eigenschaften der Meristemzelle. Darauf, glaube ich, habe ich bei der Schilderung von *Euphrasia* nicht genügend hingewiesen.

Gehen wir nun noch flüchtig darauf ein, welche Funktionen die verschiedenen Forscher dem Tapetum zuschreiben. Detaillierte Angaben darüber finden sich in dem Kapitel »Das Tapetum« im allgemeinen Teil der Arbeit von Schmid. Hegelmaier ist der Meinung, daß es dem Endosperm gegenüber eine schützende Funktion zu erfüllen habe. Diese Ansicht drängt sich einem unwillkürlich auf, doch ist es wirklich schwer einzusehen, wozu das Endosperm eigentlich eines Schutzes bedarf. Balicka-Iwanowska und ähnlich Goldfluß sprechen von einer verdauenden Tätigkeit. Goebel und seine Schule vertreten die Ansicht, daß es die Aufgabe habe, durch Fermente, die in seinen Zellen erzeugt würden, das Gewebe des Integuments sozusagen einzuschmelzen und die Nährstoffe der Makrospore zuzuführen. Billings ist derselben Meinung. In allen diesen Fällen, wo eine ernährungsphysiologische Funktion der Tapetenschichte angenommen wird, sind es folgende Punkte, die als beweisend vorgebracht werden: Die regelmäßige epitheliale Anordnung ihrer Zellen, der reiche plasmatische Inhalt derselben, die großen Nucleolen der Kerne und der lange Bestand dieser Zellschichte. Alle die hier angeführten Beweismittel sprechen aber genau so gut für die Ansicht, daß das Tapetum ein embryonales Gewebe ist, denn sie sind gleichzeitig die Charakteristika einer meristematischen Zelle. Gegen eine ernährende Funktion aber sprechen deutlich folgende Punkte: Erstens erstreckt sich das Tapetum immer nur auf die untere Partie des Embryosacks und fehlt also gerade dort, wo der wichtigste Teil des Embryosacks, die Eizelle gelegen ist, die doch besonders der Ernährung bedarf. Zweitens haben seine Zellen an der Innenwand, mit der sie also an den Embryosack, respektive das Endosperm angrenzen, eine Cuticula, was die Nahrungszufuhr gerade nicht aufheben muß, sie aber doch gewiß sehr beträchtlich hemmen würde. Drittens verraten die angrenzenden Zellen des Endosperms absolut nicht, daß ihnen von dieser Seite her Nahrung zuströmen würde, wie sie es durch dichteren Plasmainhalt und dementsprechend stärkere Färbbarkeit

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

am oberen und unteren Ende des Endospermkörpers, wo die Haustorien anschließen, stets zu erkennen geben. Schmid führt auch noch als Gegenbeweis die Ausbildung des Tapetums vor der Befruchtung an, was mir aber nichts zu besagen scheint. Schließlich muß man sich dann auch noch fragen, welchen Zweck es eigentlich hat, daß außerdem noch Haustorien von manchmal riesigen Dimensionen zur Ausbildung gelangen.

Diese Arbeit wurde im botanischen Institut der k. k. Wiener Universität ausgeführt. Möge es mir auch an dieser Stelle gestattet sein, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. R. v. Wettstein, sowie seinem Assistenten, Herrn Dozenten Dr. O. Porsch, für alle Unterstützungen und Ratschläge, deren man als Anfänger ganz besonders bedarf, wärmstens zu danken.

Literaturverzeichnis.

Balicka-Iwanowska G. Contribution à l'étude du sac embryonaire chez certains Gamopétales (Flora, Bd. 86, 1899).

Bernard Ch., Sur l'embryogénie de quelques plantes parasites (Journ. de Bot. XVII, 1904).

Billings F. H. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung (Flora, Bd. 88, 1901).

Huss Harald Axel. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden (Beihefte z. Botan. Zentralblatt, Bd. XX, 1. Abt., 1906).

Porsch O. Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosacks und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. 1907.

Schmid E. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae* (Beihefte z. Botan. Zentralblatt, Bd. XX, 1. Abt., 1906).

Strasburger E. Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Jena 1905.

— Die Apogamie der Eualchemillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben (Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. 41, 1905).

Tischler G. Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen (Arch. f. Zellforschung, Bd. 1, 1908).

— Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen (Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., Bd. 25).

Wettstein R. Monographie der Gattung *Euphrasia*. 1896.

Winkler H. Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich (Progressus rei botanicae, II. Bd., 1908).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Figurenerklärung der Tafeln.

Sämtliche Figuren sind mit dem Zeichenokular von Leitz, das dem Okular Nr. 2, entspricht und die überwiegende Mehrzahl mit der homogenen Ölimmersion 2 *mm* Apert 1·30 von Zeiß gezeichnet worden. Der Tubus war dabei mehr oder weniger ausgezogen. Nur bei den Fig. 39, 40, 42 auf Taf. III und Fig. 29 auf Taf. II wurde das Objektiv 7 *a*, bei den Fig. 43 und 49, Taf. III, das Objektiv 8 *a*, bei Fig. 45, Taf. III, das Objektiv 3 von Leitz verwendet. Fig. 11 und 15, Taf. I, sind mit dem Kompensationsokular 6 (Fig. 11) und 8 (Fig. 15) und der Ölimmersion von Zeiß gezeichnet.

Die bei den Figuren angegebenen Verkleinerungen beziehen sich auf das Verhältnis der Reproduktion zur Originalzeichnung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel I.

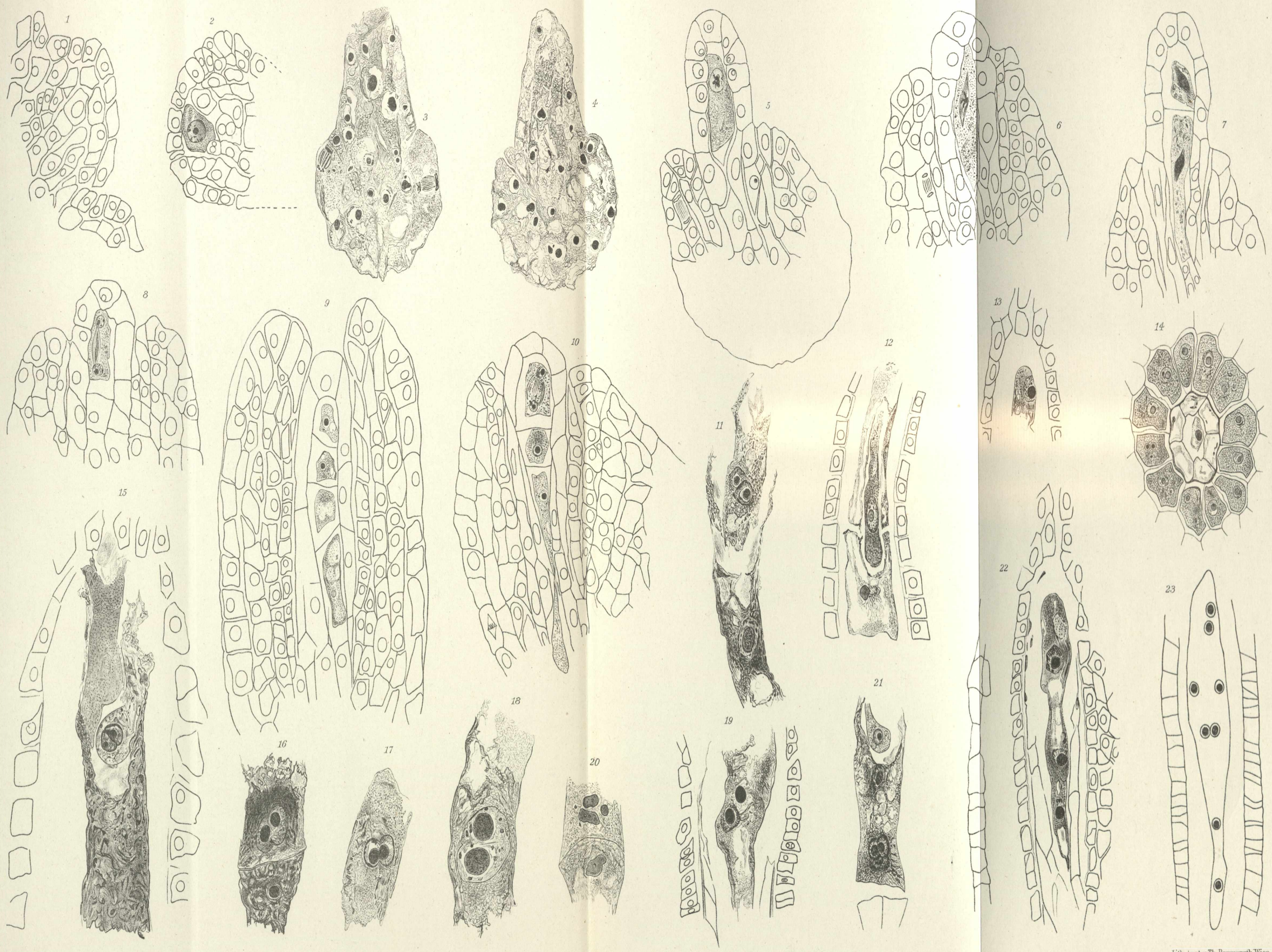
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel I.

Fig. 1. Ovularhöcker.
2. Ovularhöcker mit Archesporzelle.
3. Nucellus mit 2 Archesporzellen.
4. Der nächstfolgende Schnitt der Serie.
5. Archesporzelle, stark verlängert mit dem sie umgebenden Nucellus.
6. Die Archesporzelle in Teilung begriffen.
7. Die beiden aus der geteilten Archesporzelle hervorgegangenen Tochterzellen neuerdings in Teilung begriffen.
8. Das auf Fig. 6 folgende Stadium der sich teilenden Archesporzelle.
9. Die Tetrade mit dem sie umgebenden Nucellus und Integument, das bereits über den Nucellus hinausgewachsen ist.
10. Von den beiden durch Teilung hervorgegangenen Tochterzellen der Archesporzelle hat sich der Kern der oberen eben geteilt, während der untere noch ungeteilt ist.
11. Oberer Teil eines Embryosacks, das Phänomen der Befruchtung zeigend.
12. Die zu einem dünnen Schlauch verlängerte Eizelle in die oberste Endospermzelle sich einsenkend.
13. Ist die Ergänzung zu Fig. 22.
14. Querschnitt durch Tapetum, Nucellus und Embryosack.
15. Oberer Teil des Embryosacks, ebenfalls das Phänomen der Befruchtung zeigend; links von der Eizelle der Pollenschlauch.
16. Ausstoßen von Nucleolarsubstanz nach der ersten Teilung des primären Endospermkernes.
17. Amitotisch sich teilender Kern im Mikropylhaustorium.
18. Verschmelzende Polkerne.
19. Polkerne nahe aneinander gerückt, vor der Verschmelzung.
20. Ausstoßen von Nucleolarsubstanz nach der ersten Endospermteilung.
21. Mikrophylhaustorium mit 4 auf amitotischem Wege entstandenen Kernen.
22. Vierkerniger Embryosack. Siehe Fig. 13 als Ergänzung dazu.
23. Schema eines achtkernigen Embryosacks kurz nach der letzten Kernteilung.

Sämtliche Figuren von 1 bis 23 in Originalgröße.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Autor del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel II.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel II.

Fig. 24. Tetrade; die drei oberen Zellen in Degeneration zeigend.

25. Zweikerniger Embryosack.

26. Vierkerniger Embryosack den Nucellus durchbrechend.

27. Embryosack in typischer Ausbildung.

28. Erste Teilung des Endosperms.

29. Partie aus der Mikropylgegend der Samenanlage. Oben im Mikropylhaustorium die Eizelle mit Resten des Pollenschlauches. Unter dem Mikropylhaustorium die beiden obersten Endospermzellen.

30. Untere Hälfte eines Embryosacks mit primärem Endospermkern und hintereinandergelagerten Antipoden.

31. Mikropylhaustorium abnormer, Weise 5 Kerne in seinem kopfförmig aufgetriebenen Ende enthaltend.

32. Ein Teil des Lateralhaustoriums mit 2 bereits in Fragmentation begriffenen Kernen.

33. Stadium aus der Zeit der ersten Endospermteilungen. Zu oberst die Eizelle, darunter die vierkernige Mikropylarhaustorialzelle, in der Mitte die zwei ersten eigentlichen Endospermzellen, zu unterst die Chalazahaustorialzelle mit 2 Kernen.

34. Ein zu Fig. 42, Taf. III, senkrecht geführter Schnitt. Man sieht das eigentliche Mikropylhaustorium mit einem darin zurückgebliebenen Kern, eine Reihe von Endospermzellen und das angeschnittene Chalazahaustorium.

35. Zweite Teilung im Endosperm. Die untere Zelle mit 2 amitotisch entstandenen Kernen. Oben die Eizelle und unten die degenerierenden Antipoden.

36. Eizelle mit dem sich anschmiegenden Pollenschlauch.

37. Mikropylhaustorialzelle mit amitotisch sich teilenden Kernen. Darüber die befruchtete Eizelle.

38. Querschnitt durch das junge, vierreihige Endosperm; schematisch.

Die Figuren 24, 25, 26, 33 und 34 um $^1/_3$ verkleinert, die Figuren 27 und 31 um $^1/_4$ verkleinert, Fig. 29 um $^1/_5$, und Fig. 38 um $^1/_2$ verkleinert. Die Figuren 28, 30, 32, 35, 36 und 37 sind in Originalgröße.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 24.

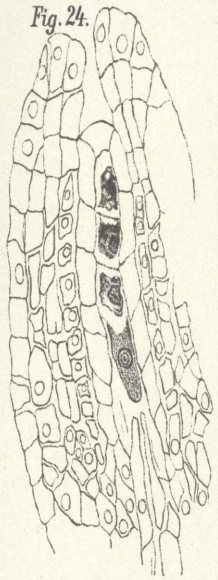


Fig. 25.

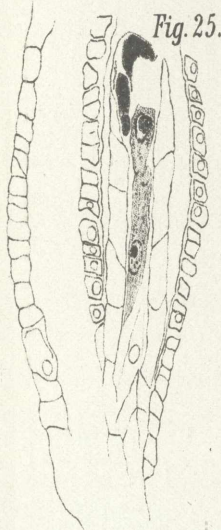


Fig. 26.

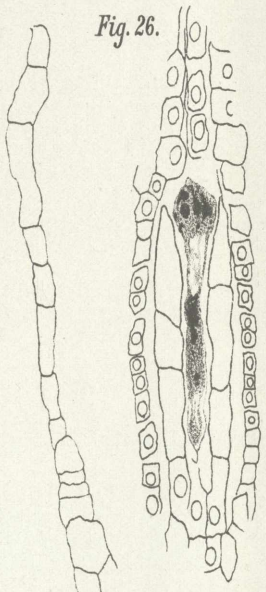


Fig. 27.

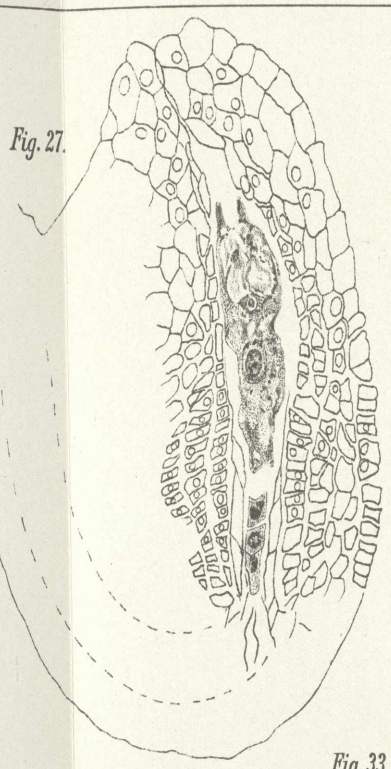


Fig. 28.

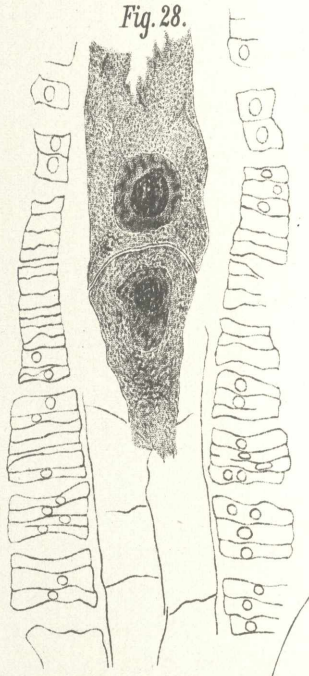


Fig. 29.

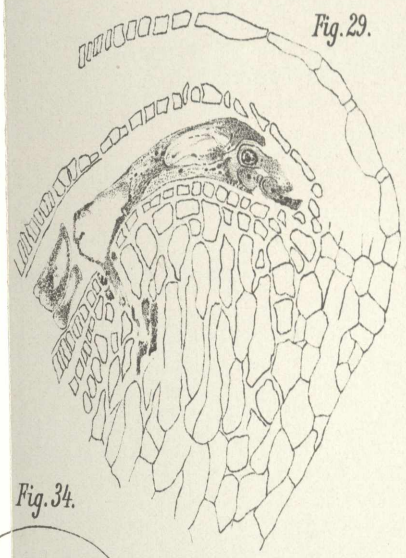


Fig. 30.

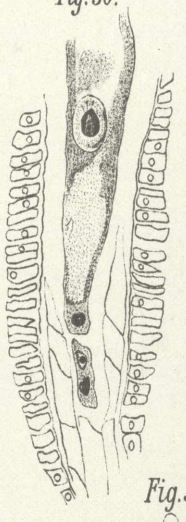


Fig. 31.

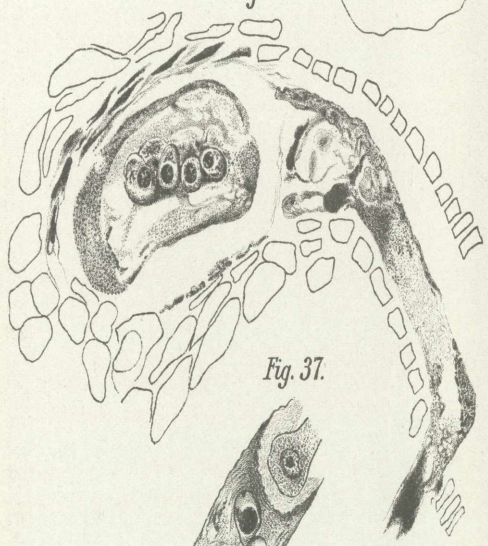


Fig. 32.

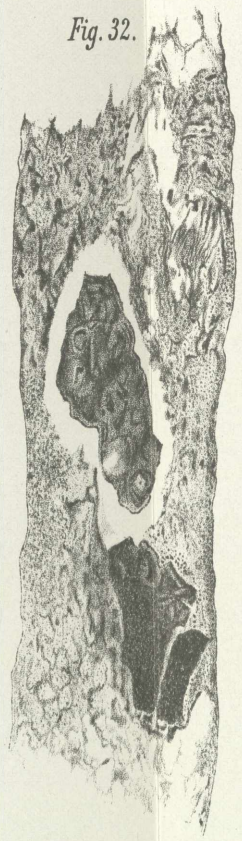


Fig. 33.

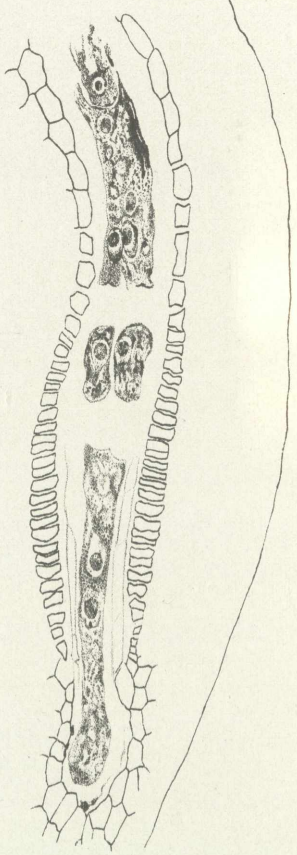


Fig. 34.

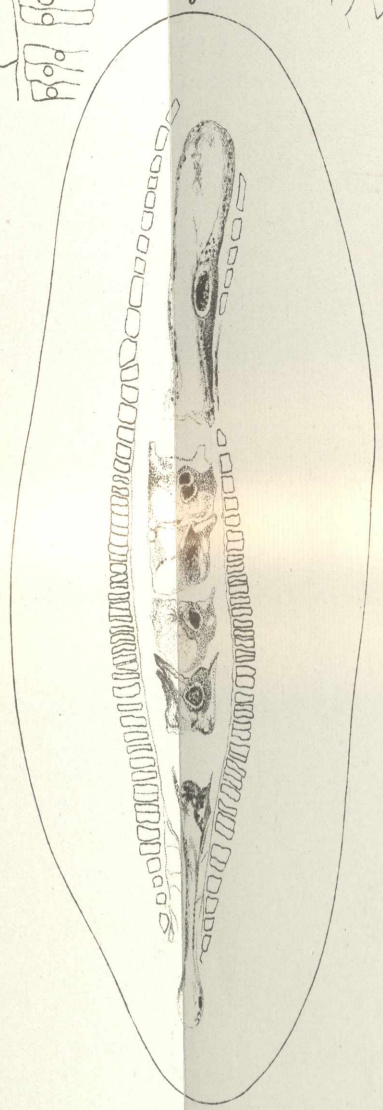


Fig. 35.

Fig. 36.

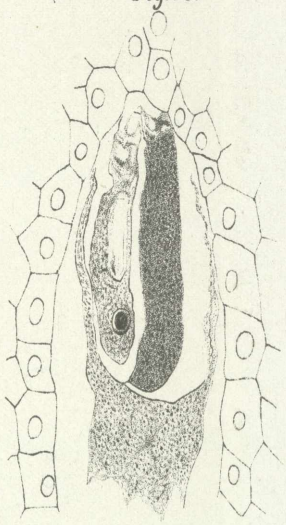


Fig. 37.

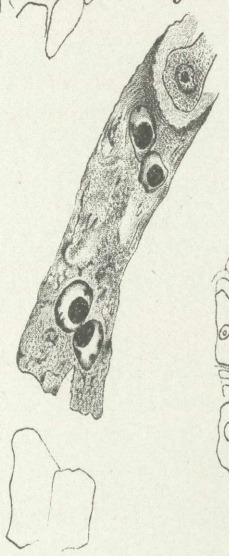
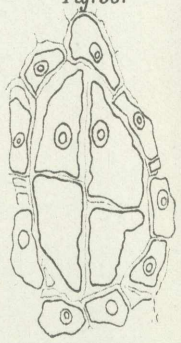


Fig. 38.



Vom Autor gezeichnet.

Druck aus der k. k. Hof- u. Staatsdruckerei.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel III.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel III.

Fig. 39. Embryo nach seiner ersten Teilung in das großzellige Endosperm eingesenkt. Das Mikropylhaustorium sowie das Lateralhaustorium angeschnitten.

40. Das nächst ältere auf Fig. 39 folgende Stadium in der Entwicklung.

41. Vollausgebildetes Chalazahaustorium. Der Leitungsstrang nur aus meristematisch aussehenden Zellen bestehend.

42. Schematischer Längsschnitt durch ein Ovulum nach Ausbildung des Lateral- und Chalazahaustoriums. Ersteres mit 4, letzteres mit 2 Kernen. Endosperm zweireihig.

43. Endosperm mit Embryokugel.

44. Oberer Teil eines Embryosacks im Stadium vor der Befruchtung. Die beiden Synergiden sind vollständig desorganisiert.

45. Schematischer Längsschnitt durch einen Samen.

46. Pollenschlauch außerhalb der Mikropyle mit dem generativen Kern.

47. Der in der Serie darauffolgende Anschnitt dieses Pollenschlauches, die beiden Spermakerne zeigend.

48. Untere Partie des Ovulums. Im Embryosack der primäre Endospermkern und der Antipodenapparat zu sehen.

49. Embryo mit dem vielzelligen Embryoträger, schematisch.

50. Die 4 Kerne der Mikropylhaustorialzelle in das Lateralhaustorium auswandernd. Darüber die befruchtete Eizelle.

51. Unterer Teil eines Embryosacks mit primärem Endospermkern und Antipoden.

Die Figuren 39 bis 42 sind um $^1/_4$, Figur 43 um $^1/_3$, Figur 45 ungefähr um $^1/_2$ und Fig. 49 um $^1/_5$ verkleinert.
Die Figuren 44, 46, 47, 48, 50 und 51 sind in Originalgröße.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 39.

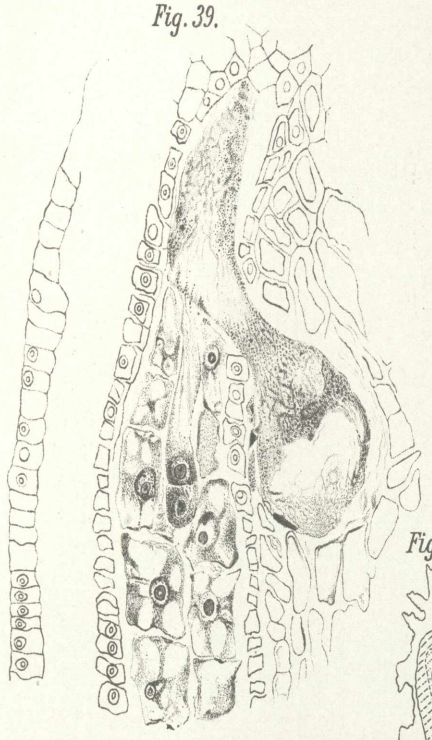


Fig. 40.

Fig. 41.

Fig. 42.

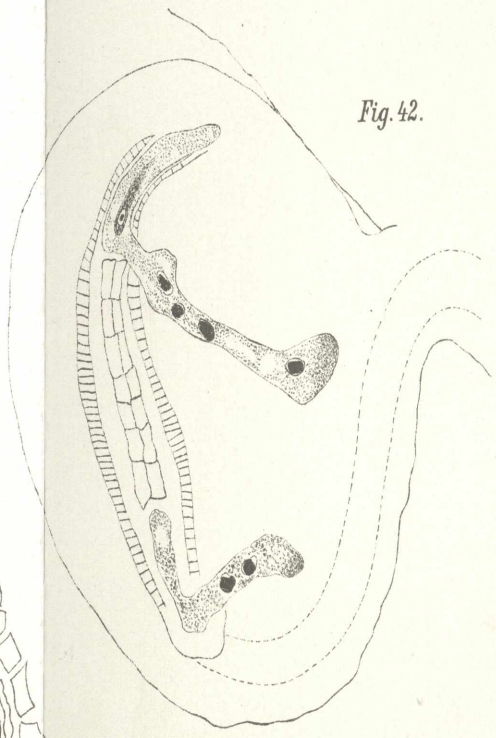


Fig. 43.

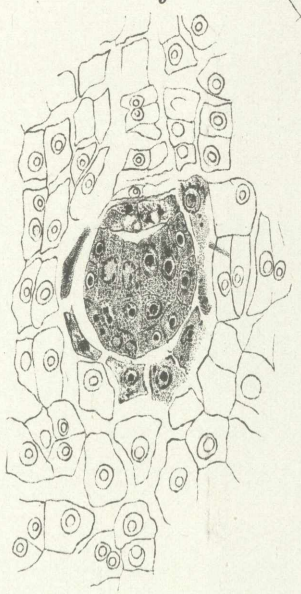


Fig. 44.

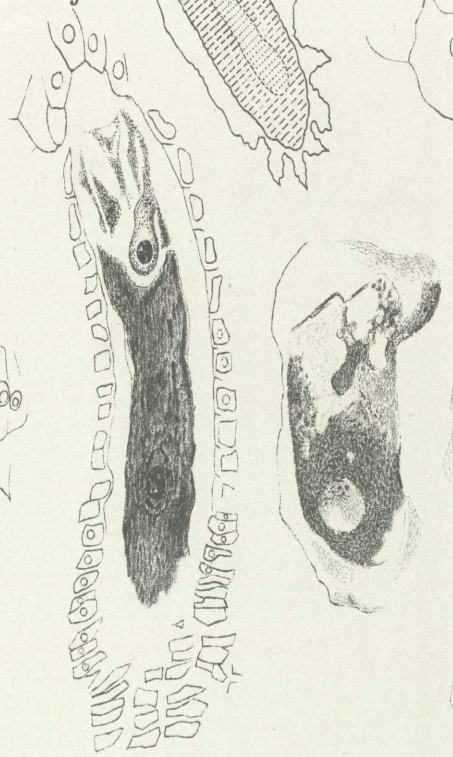


Fig. 45.

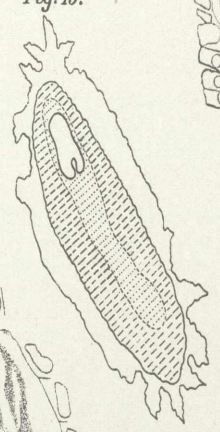


Fig. 46.

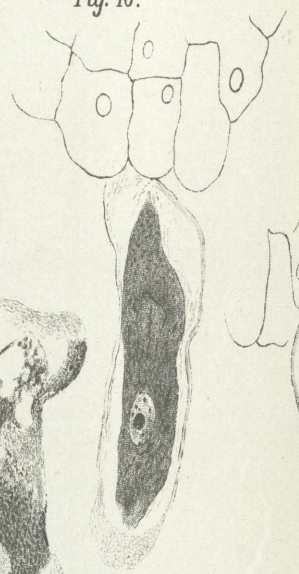


Fig. 47.

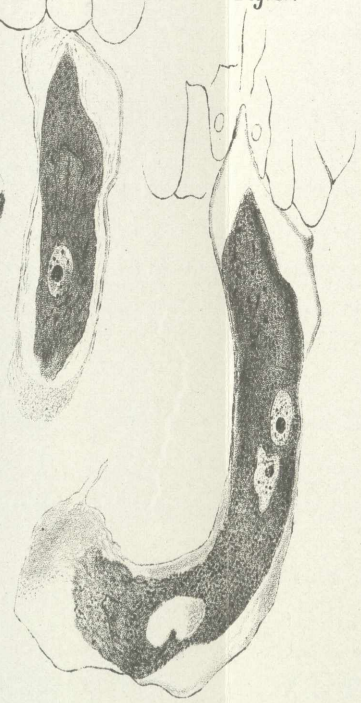


Fig. 48.

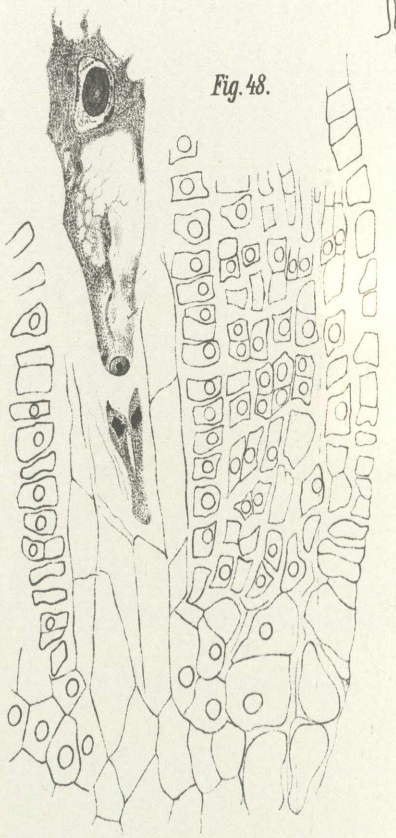


Fig. 49.

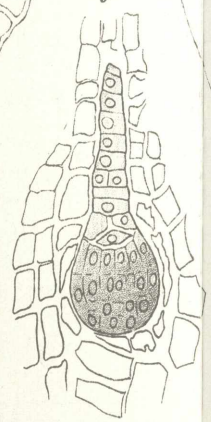


Fig. 50.

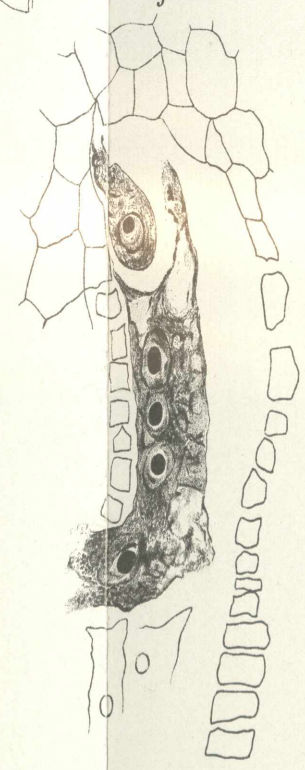


Fig. 51.

Vom Autor gezeichnet.

Druck aus der k. k. Hof- u. Staatsdruckerei.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Denkschriften der Akademie der Wissenschaften.Math.Natw.Kl. Frueher: Denkschr.der Kaiserlichen Akad. der Wissenschaften. Fortgesetzt: Denkschr.oest.Akad.Wiss.Mathem.Naturw.Klasse.

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 85

Autor(en)/Author(s): Wurdinger Max

Artikel/Article: Bau und Entwicklungsgeschichte des Embryosackes von Euphrasia Rostkoviana. (Mit 3 Tafeln). 511-529