Beiträge zur Kenntniss der Samenentwickelung.

Von

Frederick H. Billings.

Hierzu 101 Textfiguren.

Das Problem der Samenentwickelung, wie viele Probleme in der Biologie, kann von zwei Standpunkten aus betrachtet werden, einem rein morphologischen und einem, der Morphologie und Physiologie vereinigt. Denjenigen Autoren, welche nur von dem ersten allein ausgehen, ist viel entgangen, was von bedeutendem Interesse ist. In der neuesten Zeit erschienen verschiedene Arbeiten, welche zeigen, dass die einschlägigen Vorgänge vor allem bei den Sympetalen verwickelter und vielfältiger sind als man vermuthete, hauptsächlich wenn die Function derselben in Betracht gezogen wird. In dieser Beziehung muss vor allem die Arbeit von Dr. Gabrielle Balicka-Iwanowska (1) erwähnt werden, welche für die Familien der Scrophulariaceae, Gesneriaceae, Pedalinaceae, Plantaginaceae, Dipsacaceae und Campanulaceae sehr interessante physiologische Thatsachen bei der Samenentwickelung mittheilt und zwar namentlich betreffs der Thätigkeit des Embryosacks, Tapetums, Leitungsgewebes u. s. w. Auf diese soll auch später im Verlauf dieser Abhandlung im Einzelnen näher eingegangen werden.

Die Entwickelungsgeschichte eines Samens kann leicht in zwei Abschnitte getheilt werden: erstens das Wachsthum vor dem Stadium des definitiven Embryosacks, und zweitens das von der Befruchtung bis zur Samenreife. In diesem letzteren treten die meisten Verschiedenheiten auf, und es soll deshalb dieser Theil im Folgenden einer eingehenderen Besprechung unterzogen werden, und zwar an den Familien der Oxalidaceae, Linaceae, Geraniaceae, Stackhousiaceae, Primulaceae, Plumbaginaceae, Polemoniaceae, Hydrophyllaceae, Myoporaceae, Globulariaceae, Gentianaceae, Apocynaceae, Asclepiadaceae, Oleaceae, Caprifoliaceae, Lobeliaceae, Goodeniaceae und Compositae (Calendula).

Sobald die Befruchtung eingetreten ist, ist es für den Samen vortheilhaft, dass seine Reife sobald als möglich erzielt wird. Das

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0271-8

dazu dienende Nahrungsmaterial muss durch den Funiculus dem heranwachsenden Embryo zugeführt werden, der selbst wieder in den meisten Fällen von einem besonderen Nährgewebe umgeben ist. Die am meisten verbreitete Art bei den Dicotylen ist die, dass der Nucellus aufgebraucht wird und nach der Befruchtung das Endosperm sich bildet, dessen Form gewöhnlich von dem umgebenden Integument bedingt wird, bis auch dieses nahezu oder vollständig absorbirt ist. Die Litteratur in dieser Richtung zeigt, dass Abweichungen von dem gewöhnlichen Verlaufe der Samenentwickelung bei einer nicht unbeträchtlichen Anzahl von Familien auftreten. Wir finden z. B. viele Samenanlagen, bei welchen ein Gefässbündel vorhanden ist, das sich vom Funiculus durch das Integument bis nahe an die Chalazaregion erstreckt oder sich manchmal sogar nach oben richtet und sich dann bis fast an die Mikropyle ausdehnt. Solche Bündel aber stellen, wenn sie allein auftreten, keinen abnormalen Fall dar, da sie nur dazu dienen, bei der Vertheilung der Nährstoffe in dem Integument wirksam zu sein. Wenn dieselben jedoch in der Chalazaregion enden, so werden die Zellen der Chalaza gewöhnlich reicher an Inhaltstoffen als andere Theile des Integuments und wir bezeichnen sie dann mit dem Namen „Nährgewebe". Es ist daher klar, dass eine solche Localisation häufig eine besondere Einrichtung erfordert, welche die Nahrung aus demselben zum Embryosack leitet. Dies wird dadurch erreicht, dass die dazwischen liegenden Zellen durch eine Streckung sich umbilden und so eine Leitungsbahn darstellen. Manchmal wird auch das Nährgewebe von einem Auswuchse des Embryosacks zu erreichen gesucht, den man dann als Saugapparat oder Haustorium bezeichnet. Diese besondere Einrichtung zur Ernährung des Embryosacks soll im Einzelnen bei den Arten, bei welchen sie vorkommt, beschrieben werden.

Der Ausdruck „Tapetum", wie er in dieser Abhandlung gebraucht wird, bezieht sich auf die regelmässig angeordnete Lage von Epithelzellen, die oft den Embryosack umschliesst und dazu dient, Nahrungsmaterial durch Auflösung und Absorption von dem umgebenden Integument zu gewinnen, ohne Rücksicht auf ihre Entstehung aus dem Nucellus oder dem Integument.

Von Reagentien wurde Merkel'sche Flüssigkeit und Chromessigsäure, zur Färbung Delafield'sches Hämatoxylin verwendet. Bessere Resultate jedoch wurden durch Anwendung einer gesättigten Lösung von Sublimat in 95proc. Alkohol als Fixirungsmittel erzielt. Zur Färbung kam Jod-Fuchsin nach Zimmermann's Angabe in Verwendung.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0272-4

Bei der Abfassung dieser Arbeit wurde ich in zuvorkommendster Weise von Herrn Prof. Goebel, in dessen Laboratorium dieselbe ausgeführt wurde, unterstützt, und es ist mir daher eine angenehme Pflicht, ihm für das rege Interesse, das er derselben stets entgegenbrachte, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Linaceae.

Diese kleine Familie interessirt hauptsächlich wegen der Ausgestaltung eines Theiles des Embryosacks zu einem Haustorium, welches bei keiner der untersuchten Arten fehlt und nur in Bezug auf seine Gestalt Verschiedenheiten zeigt, welche bei den verschiedenen Arten näher betrachtet werden sollen.

Hofmeister (8) bearbeitete eine Art, Linum perenne, von der es mir jedoch nicht gelang Material zu bekommen, und fand dabei unter anderem, dass das Chalazaende des Embryosacks sich in die Substanz der Chalaza hinein verlängert. Zugleich beobachtete er zwei langgestreckte Zellen, welche den Raum des dadurch entstandenen Auswuchses einnehmen, und welche entweder zu Grunde gehen können oder deren eine bedeutend anwachsen und den Embryosack bis zur Hälfte ausfüllen kann. Diese letztere Zelle besitzt Kerne, deren Herkunft er jedoch nicht erklärt. Die „langgestreckten Zellen“ sind ohne Zweifel die Antipoden, und es ist sehr unwahrscheinlich, dass die grosse Zelle mit mehreren Kernen aus einer der langgestreckten Zellen entstand, vielmehr scheint sie, da sich das Endosperm bereits entwickelt hat, von diesem zu stammen. In der Hauptsache gleichen sich in vorgerückteren Stadien Linum perenne (Fig. 9 Taf. XIV von Hofmeister [8]) und Linum usitatissimum sehr bedeutend. Auch Guignard (5), der ebenfalls seine Aufmerksamkeit den Linaceae zuwandte, beobachtete bei ihnen Folgendes: „La partie basilaire du nucelle persiste et s'allonge au dessous du sac embryonnaire.“ Da das Ende des Embryosacks zusammengedrückt und infolge dessen zerstört war, so beachtete er es nicht mehr weiter. Den übrigen Theil der Beschreibung dieser Art jedoch bearbeitet er ziemlich erschöpfend.

Die ausführlichste Arbeit über den Embryosack dieser Gruppe rührt von Hegelmaier (6) her. Dieser untersuchte sechs Arten von Linum, von denen er fünf abbildet. In allen Fällen kann er am Embryosack ganz genau zwei Theile unterscheiden, einen oberen, der Mikropyle zunächst liegenden, in welchem das Endosperm sich in

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0273-0

normaler Weise entwickelt, und einen unteren, welcher der Chalaza anliegt und seiner Meinung nach vollständig steril und ohne Bedeutung ist, da er sich theilweise oder vollständig von dem anderen abtrennt. Dagegen beobachtete er die bei den einzelnen Arten auftretenden Verschiedenheiten, auch ganz richtig die directe Ursache der Einschnürung. Aber über den Ursprung der Kerne, die sich in dem sterilen Theil finden, äussert er keine bestimmte Ansicht, sondern glaubt nur, dass sie wahrscheinlich nichts weiter wie Endosperm darstellen. Hofmeister (8), Guignard (5) und Hegelmaier (6) jedoch verbinden mit diesem Auswuchs in die Chalaza keine physiologische Function.

Von den von mir untersuchten vier Arten, Linum austriacum, L. usitatissimum, L. flavum und L. catharticum, wollen wir zuerst die Entwickelung des Samens von Linum austriacum ins Auge fassen. Ein Blick auf Fig. 1 zeigt, dass zunächst kein Anzeichen einer Abschnürung vorhanden ist, dass aber der Embryosack thatsächlich in der Mitte breiter ist. Er ist umgrenzt von einem gut ausgebildeten Tapetum und von zwei Integumenten. Die drei Antipoden sieht man im Protoplasma eingebettet und am Grunde des Embryosacks gelagert, wo sie allmählich gegen die Zeit der Embryoentwickelung zu Grunde gehen. Zur Zeit wenn die Befruchtung vollzogen ist, kann innerhalb des Tapetums noch Nucellargewebe vorhanden sein oder fehlen, was jedenfalls nur mit dem Entwickelungsstadium der Samenanlage zusammenhängt. Nun beginnt ein rasches Wachsthum der Integumentzellen, wodurch eine abgeplattete Samenanlage zu Stande kommt. Die Zellen des inneren Integuments, die rings um den Embryosack herum liegen, vergrössern sich bedeutend und theilen sich nach allen Richtungen gleichmässig, die Zellen des Chalazaendes, die direct unter der Antipodenregion liegen, ebenso wie der zurückbleibende Nucellus, jedoch nur in einer Richtung, und zwar in der Längsachse der Samenanlage, wodurch ein System von Verbindungs- oder Leitungsgeweben gebildet wird, das sich zwischen dem unteren Theil des Embryosacks und den Zellen der Chalaza, welche sehr protoplasmareich sind und ein Nährgewebe darstellen, ausdehnt. Auch das Leitungsgewebe zeichnet sich durch Protoplasmareichthum aus, der von unten nach oben allmählich abnimmt. Die Basis

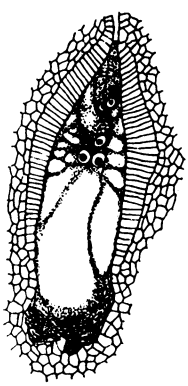

Fig. 1. Linum austriacum. Ausgebildeter Embryosack, in welchem der Nucellus schon absorbirt ist.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0274-5

des Embryosacks löst die darunter liegenden Zellen des Leitungsgewebes gegen die Basis des jungen Samens immer mehr auf, während das Nährgewebe durch das Gefässbündel, das an dieser Stelle endet, mit Nährstoffen versehen wird. Dort tritt keine oder eine sehr geringe Absorption der seitlich gelegenen Integumentzellen durch den Auswuchs ein. Derselbe bekommt seine Nährstoffe aus dem Leitungsgewebe und überlässt die Auflösung der seitlich gelegenen Integumentzellen dem Endosperm in einem vorgerückteren Stadium der Entwickelung. Er muss deshalb als ein wirkliches Haustorium betrachtet

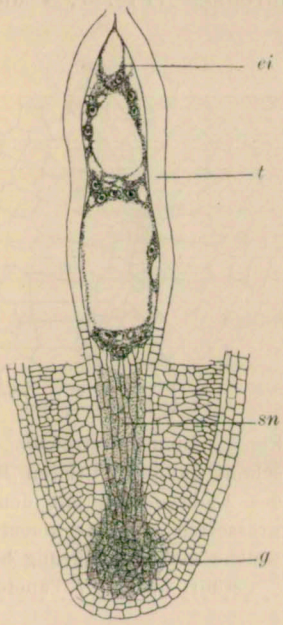

Fig. 2. Linum austriacum. Junges Endosperm. Die Abschnürung hat begonnen. Ein Endospermkern ist schon in dem unteren Theil zu sehen. *sn* verlängerte Integumentzellen an der Chalaza, *t* Tapetum, *g* Nährgewebe, *ei* Eizelle.

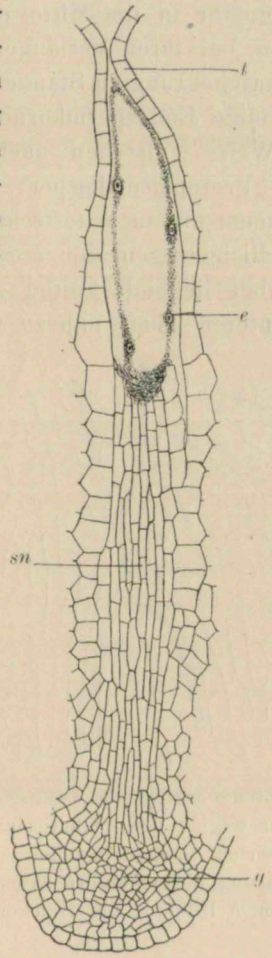

Fig. 3. Linum austriacum. Aelteres Stadium, bei welchem die Abschnürung fast vollständig ist. Mehrere Endospermkerne treten unterhalb der Einschnürung auf (*e*). *sn* verlängerte Integumentzellen an der Chalaza, *g* Nährgewebe, *t* Tapetum.

werden, obgleich seine Thätigkeit, wie später gezeigt werden soll, wahrscheinlich nicht sehr lange dauert.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0275-1

Unterdessen hat die Bildung von Endosperm begonnen, und die Kerne, die stark von Protoplasma umgeben sind, gleiten an der Peripherie nach abwärts gegen die Antipoden. Jetzt ist auch eine Verlängerung der Integumentzellen, die dem Tapetum zunächst liegen, bis ungefähr in die Mitte des Embryosacks eingetreten. Dieselben drücken bei ihrer Verlängerung das Tapetum nach innen, wodurch eine Einschnürung zu Stande kommt, unterhalb welcher sich ebenfalls noch einige Endospermkerne mit Protoplasma vorfinden (Fig. 2). Auf diese Weise entstehen nach der Vermuthung Hegelmaier's (6) dessen „Protoplasmakörper". Indem nun das Wachsthum der Tapetenzellen mehr und mehr fortschreitet, wird die Einschnürung immer enger, bis endlich wegen der abgeplatteten Form des Embryosacks zwei gegenüber liegende Seiten zusammentreffen und so den oberen von dem unteren Theil nahezu vollständig abtrennen (Fig. 3, 4 und 5).

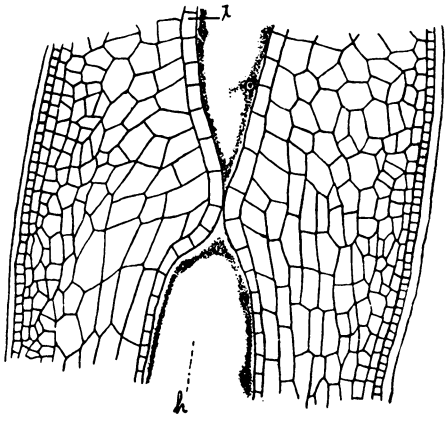

Fig. 4. Linum austriacum. Längsschnitt in der mittleren Region des Embryosacks mit den vergrösserten Integumentzellen, welche die Abschnürung herbeigeführt haben. *t* Tapetum, *h* Höhlung des Haustoriums.

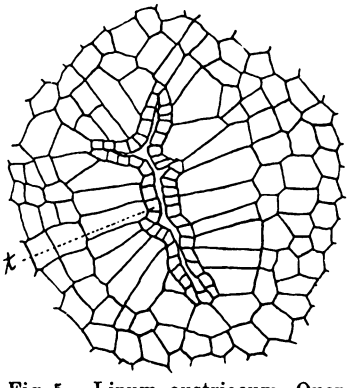

Fig. 5. Linum austriacum. Querschnitt in der mittleren Region des Embryosacks mit den vergrösserten Integumentzellen welche die Abschnürung herbeigeführt haben. *t* Tapetum.

Die verlängerten Integumentzellen, welche die Einschnürung hervorgebracht haben, sind am besten in Fig. 5 zu sehen. Wenn auch die Thatsache der Einschnürung unzweifelhaft ist, so ist doch der Zweck derselben schwer zu erklären; ebenso muss es zweifelhaft bleiben, ob auch später noch eine weitere Absorption eintritt. Es scheint vielmehr, als ob die ganze Thätigkeit des Haustoriums beendigt sei. Die in dem Haustorium eingeschlossenen Endospermkerne vermehren sich noch ein wenig, bilden aber niemals Wände und verschwinden schliess-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0276-7

lich ganz. Das durch die Auflösung der oberen Zellen des Leitungsgewebes bedingte Wachsthum des Embryosacks nach unten bezw. seines Auswuchses hört mit der Abschnürung auf, obgleich seine Zellen sowohl wie die des Nährgewebes einen relativ grösseren Reichthum an Protoplasma behalten als die umliegenden Zellen, bis sie schliesslich vollständig absorbirt werden.

In dem Theile des Embryosacks, welcher den Embryo enthält, entwickelt sich das Endosperm an der Peripherie in normaler Weise, indem die Tapetenzellen eine ausgesprochen auflösende Thätigkeit auf die ringsum liegenden Integumentzellen ausüben. Gleichzeitig geht eine Vergrösserung des Embryosacks vor sich, wodurch die Region der Einschnürung und des Haustoriums schliesslich erreicht und

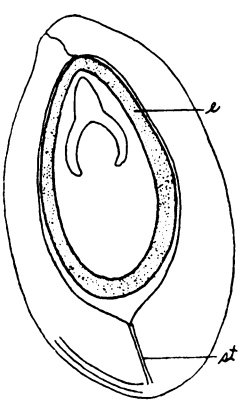

Fig. 6. Linum austriacum. Längsschnitt des jungen Samens. *e* Endosperm, *st* Stranggewebe an der Chalaza.

Fig. 7. Linum usitatissimum. Ausgebildeter Embryosack.

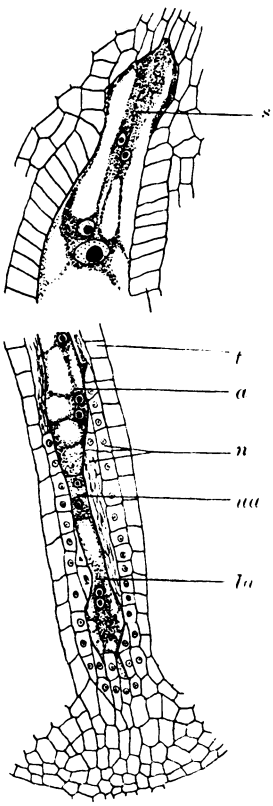

Fig. 8. Linum usitatissimum. Der obere und untere Theil des Embryosacks. *s* Synergiden, *n* Nucellus, *a* Antipoden, *ua* obere Archesporzellen, *la* untere Archesporzelle, *t* Tapetum.

aufgelöst wird, so dass das Endosperm gegen das obere Ende des Leitungsgewebes zu liegen kommt (Fig. 6). Dadurch ist es möglich, dass das Leitungsgewebe nochmals als Leitungsbahn von dem Nährgewebe her dient, es wird aber schliesslich mit dem Nährgewebe absorbirt. Von allen vier untersuchten Arten ist bei dieser das Hausto-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0277-3

rium am wenigsten entwickelt, und es könnte, falls diese Art allein betrachtet worden wäre, den Anschein gewinnen, es handle sich in demselben um einen unnöthigen Theil des Embryosacks, der deshalb abgetrennt wurde.

In der Samenentwickelung ziemlich verwandt mit Linum austriacum ist Linum usitatissimum. Ein Vergleich in der Gestalt des Embryosacks der beiden Arten zeigt, dass der von Linum usitatissimum bedeutend enger ist und stets ein wenig Nucellus besitzt, der jedoch auf den basalen Theil beschränkt bleibt (Fig. 7 u. 8). Die obere weitere Hälfte verengert sich gegen die untere, welche einen engen Kanal darstellt, der sich nach unten in den noch unaufgelöst gebliebenen Nucellus erstreckt und plötzlich gegen die obere von zwei über einander gelagerten Zellen stösst (Fig. 8 *ua*), deren untere auf einer verlängerten Zelle aufliegt, die sich bis nahe an die Chalaza ausdehnt (Fig. 8 *la*). Die drei Zellen sind in gerader Linie mit dem Embryosack angeordnet, und auf den ersten Blick könnte man glauben, dass die beiden kleineren Zellen der Höhlung des Embryosacks, der in der langen unteren Zelle seine Fortsetzung hat, eingelagert wären. Wahrscheinlich jedoch gehören die drei Zellen weder zum Embryosack, noch stammen sie von demselben her, sondern sie können als ein Theil der Archesporzellen betrachtet werden, deren mehrere im jungen Nucellargewebe entstehen und von welchen eine zum Embryosack wird. Die unterste dieser drei verlängert sich, während sie sich zugleich in ihrem unteren Ende erweitert. Anfangs ist nur ein Kern vorhanden, aber durch Theilung können zwei oder vier auftreten. Die beiden anderen Zellen werden gewöhnlich nicht verändert, manchmal jedoch kann auch bei der unteren eine Theilung des Kerns eintreten. Während die verlängerte basale Zelle unzweifelhaft dazu dient, Nahrung von dem Nährgewebe in der Chalazaregion zu beschaffen, ist die Function der zwei kleineren Zellen schwer zu erklären, denn die Nährstoffe müssen auf ihrem Wege nach der Basis des Haustoriums durch dieselben hindurch gehen.

Das obere Ende des Embryosacks zeigt einen kleinen Auswuchs über das Tapetum hinaus, welcher dadurch Raum erhält, dass einige Integumentzellen aufgelöst werden. In diesem Hohlraum liegt anfangs theilweise das Protoplasma der Synergiden (Fig. 8). Später jedoch wird er von dem Embryoträger eingenommen, wobei er an Grösse nicht merklich zunimmt.

Nach der Befruchtung entwickelt sich das Endosperm in der Peripherie, ein Theil aber wandert gegen den unteren Theil des Em-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0278-8

bryosacks, jedoch nicht bis zu seinem äussersten Ende. Zu gleicher Zeit erfahren auch diejenigen Integumentzellen, die in der Mitte des Embryosacks dem Tapetum zunächst liegen, eine rasche Theilung in der Richtung gegen das Tapetum, wodurch eine Einschnürung zu Stande kommt wie bei Linum austriacum, die aber hier hauptsächlich durch die grosse Vermehrung nicht wie bei Linum austriacum durch die Vergrösserung der Zellen bedingt ist (Fig. 9 *i*). Die dadurch hervorgerufene Erscheinung gleicht ebenfalls der von Linum austriacum,

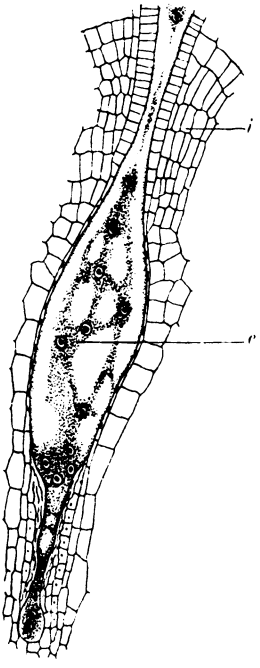

Fig. 9. Linum usitatissimum. Basaler Theil des Embryosacks vor vollständiger Abschnürung. *i* Zellen, durch deren Vermehrung die Einschnürung verursacht wurde, *e* Endosperm.

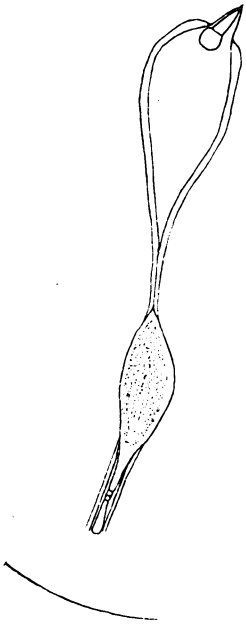

Fig. 10. Linum usitatissimum. Embryosack zur Zeit der Vollendung der Einschnürung.

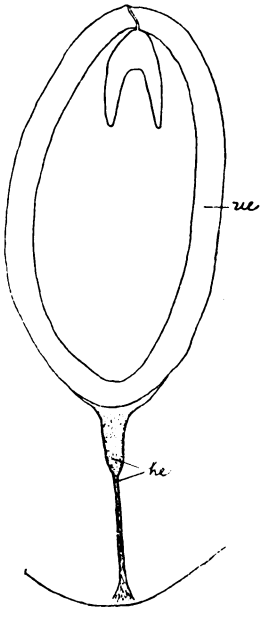

Fig. 11. Linum usitatissimum. Vorgerücktes Stadium. Das Endosperm des oberen Theils des Embryosacks (*ue*) liegt unmittelbar auf dem des Haustoriums (*he*).

und es kann sogar ein vollständiger Abschluss bewirkt werden, der einen oberen Theil, in dem der Embryo liegt, von einem unteren, der keinen enthält, abtrennt. Die Endospermkerne sind unterdessen schon in den letzteren auf demselben Wege hinabgewandert, wie bei Linum austriacum, aber ihre Anzahl ist grösser und es tritt nie Gewebebildung ein (Fig. 9 *e*). Das Endosperm im oberen Theil entwickelt

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0279-7

sich in normaler Weise, wobei es das Integument auf allen Seiten langsam aufbraucht. Wie bei Linum austriacum kommt auch hier ein Zeitpunkt, in welchem die Leitungsbahn der Chalaza erreicht wird, welche wahrscheinlich auch hier wieder der Zuführung von Nährmaterial dient (Fig. 11). Ferner endet auch hier wahrscheinlich die Thätigkeit des Haustoriums, nachdem die vollständige Einschnürung zustande gekommen ist. Die Endospermkerne des Haustoriums verweilen länger als bei Linum austriacum und der Hohlraum erweitert sich nicht nur durch die Auflösung des herumliegenden Tapetums, sondern auch einiger Integumentzellen. In der Gegend der Einschnürung jedoch und weiter unterhalb, wo die Höhlung sich in eine Röhre verengt, bleibt das Tapetum ungelöst (Fig. 9). Die drei Zellen nahe dem Chalazaende des Embryosacks erfahren ausser dem Verluste ihres Inhalts keine weitere Veränderung und werden schliesslich mit dem Integument absorbirt. In Bezug auf die weitere Entwickelung ergeben sich gegenüber Linum austriacum keine Verschiedenheiten mehr.

Linum flavum weicht, was den Hauptcharakter des Embryosackes betrifft, nicht wesentlich von Linum austriacum ab.

In der Chalazaregion rings um das Ende des Gefässbündels findet sich ebenfalls eine grosse Anzahl von protoplasmareichen Zellen oder Nährgewebe, wie bei den früher beschriebenen Arten. Jedoch ist zur Zeit der Befruchtung mehr Nucellus vorhanden als bei Linum austriacum und die Bildung der Leitungsbahn tritt schon früher ein. (Fig. 12.) Das Tapetum ist sehr lang und die von ihm eingeschlossenen Zellen des Nucellargewebes bilden in ihrer Hauptmasse das Leitungsgewebe.

In dieses wächst bei der Streckung der Samenanlage der Embryosack hinein, wodurch eine nahezu gleichweite Röhre oder ein Haustorium entsteht, das fast in seiner ganzen Länge vom Tapetum ausgekleidet ist. (Fig. 13 und 14.) Bei der Endospermentwickelung können entweder einige Kerne in das Haustorium eintreten oder, was weniger häufig der Fall ist, eine grössere Anzahl derselben. Zuweilen sind scheinbar keine Kerne vorhanden. (Fig. 14.) Dasselbe enthält auch immer mehr oder weniger Protoplasma, sowie eine Menge theils gelöster, theils ungelöster Substanz, die sich schwach färbt und dem Endosperm als Nährmaterial dient. Die Thätigkeit des Haustoriums ist leicht begreiflich. Die Tapetenzellen, die es umgeben, sind reich an Protoplasma und in jungen Stadien sind auch die umliegenden Integumentzellen ziemlich protoplasmareich, wenn

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0280-8

auch weniger als die des Tapetums. (Fig. 15.) Sie werden jedoch zuerst aufgelöst und das Haustorium ist infolge dessen in diesem Stadium von dem halbverbrauchten Material desselben umgeben. (Fig. 14 *di.*) Die Auflösung des Integuments im unteren Theile besorgt das Tapetum und ebenso lässt es sich auch in dem oberen Theile

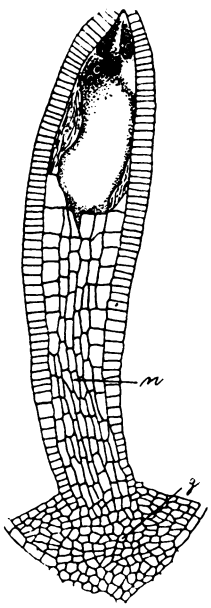

Fig. 12. Linum flavum. Ausgebildeter Embryosack. *n* Nucellus, g Nährgewebe.

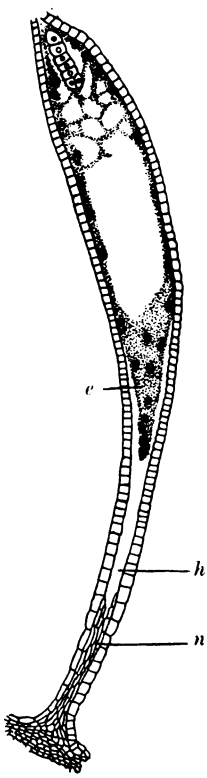

Fig. 13. Linum flavum. Der Embryosack nach seiner Verlängerung u. nach Beginn der Endospermentwickelung. *e* Endosperm, *h* Haustorium, *n* verlängerte Nucelluszellen.

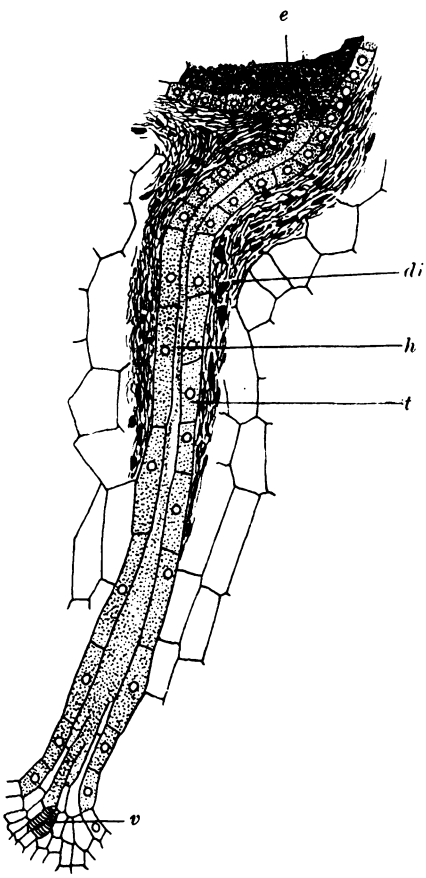

Fig. 14. Linum flavum. Haustorium (*h*), um welches viel halb aufgelöstes Integumentgewebe (*di*) sich befindet. *v* Zweig des Gefässbündels der Samenanlage, *c* protoplasmareiches Endosperm.

des Embryosacks wahrnehmen, aber nicht in dem Maasse, wie um das Haustorium herum. Dasselbe erhält nicht nur Material aus den aufgelösten, seitlichen Zellen, sondern steht mit seinem unteren Ende in Verbindung mit dem Nährgewebe der Chalaza, aus dem es eben-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0281-4

falls einen beträchtlichen Theil von Nahrungsmaterial bezieht. Das Leitungsgewebe ist nur kurze Zeit in Function. Später wird es vollständig aufgelöst, und das Haustorium steht nun in directer Verbindung mit einem Gefässbündel, welches als Zweig des Hauptbündels der Raphe entsteht (Fig. 14 *v*). So dient das Haustorium direct dazu, eine Leitungsbahn von dem wirklichen Gefässbündel einerseits zu dem basalen Endosperm des Embryosacks andererseits darzustellen. Dieses letztere zeigt, dass die Thätigkeit des Haustoriums kräftiger ist als die allgemeine Thätigkeit des umgebenden Tapetums, da es protoplasmareicher ist als das Endosperm in irgend einem anderen Theil des Embryosackes.

Ein grosser Unterschied zwischen Linum flavum und den zwei vorher beschriebenen Arten liegt in der längeren Thätigkeit des Haustoriums. Während es bei Linum austriacum und Linum usitatissimum nur in Function ist bis zur Abschnürung, also verhältnissmässig kurze Zeit, ist es bei Linum flavum fast bis zur Samenreife thätig. Der Grund dafür liegt wahrscheinlich in der Thatsache, dass sein oberes Ende von der vordringenden Endospermmasse nicht angegriffen wird. Wenn nun das Ende desselben nach abwärts wächst, kommt die Chalazaregion infolge einer ungleichen Entwickelung des jungen Samens seitlich zu liegen, uud das Haustorium erfährt dadurch eine mehr oder weniger horizontale Lage, bis es gegen die Samenschale stösst. Sein Lumen bleibt lange noch erhalten und ebenso lange erstreckt sich auch seine Thätigkeit als Resorptionsorgan.

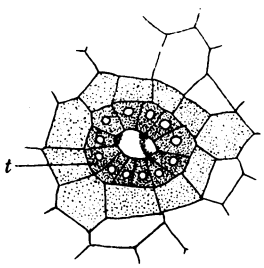

Fig. 15. Linum flavum. Querschnitt eines Haustoriums. *t* Tapetum.

Linum catharticum gleicht Linum flavum so sehr, dass eine längere Beschreibung unnöthig erscheint. Zur Zeit des ausgebildeten Embryosacks liegt hier innerhalb des Tapetums noch Nucellus, welcher die unteren zwei Drittel erfüllt. In dieses Gewebe wächst der Embryosack hinein und bildet, wie bei Linum flavum eine Röhre von nahezu gleichem Durchmesser, deren beträchliche Länge hauptsächlich durch das bedeutende Längenwachsthum der ganzen Samenanlage bedingt ist. Das Tapetum, das den Kanal umgrenzt, übt einen stark auflösenden Einfluss auf die umliegenden Zellen aus, wie bei Linum flavum. Der Hauptunterschied besteht in dem normalen Vorhandensein von Endospermgewebe und Endospermkernen. Das Gewebe wird

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0282-9

nur in dem oberen Theil des Haustoriums gebildet, während sich Kerne in dem ganzen übrigen Theil bis nahe gegen die Basis vorfinden (Fig. 16).

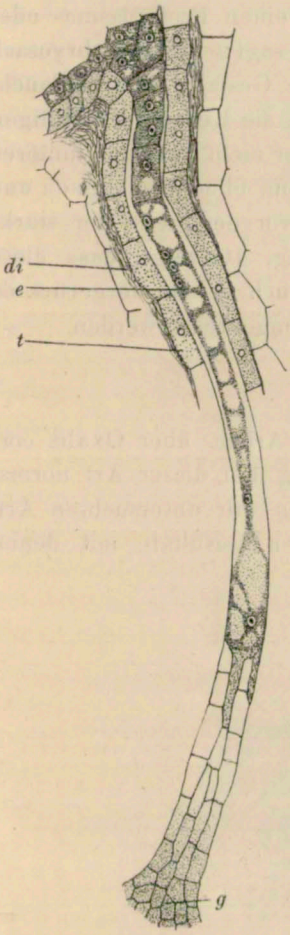

Fig. 16. Linum catharticum. Haustorium. *e* Endosperm im Haustoriumkanal, *t* Tapetum, *g* Nährgewebe, *di* aufgelöste Integumentzellen.

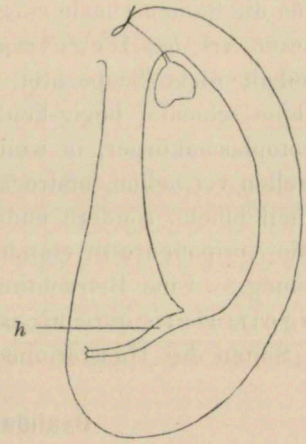

Fig. 17. Linum catharticum. Samenanlage zur Zeit des Auftretens der Cotyledonen. *h* Haustorium, das nach unten vom Endosperm gedrückt wird.

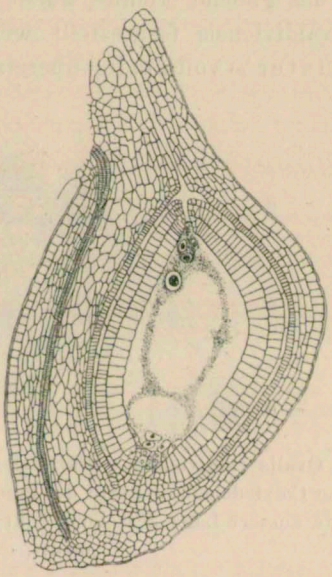

Fig. 18. Oxalis valdiviensis. Ausgebildeter Embryosack.

Das Nährgewebe (Fig. 16 *g*) ist mit ihm durch ein allmählich kürzer werdendes Leitungsgewebe verbunden. Eine Abzweigung des Gefässbündels wie bei Linum flavum konnte nicht beobachtet werden. Die vordringende Hauptmasse des Endosperms zerstört das Haustorium

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0283-5

nicht, aber auch hier kommt durch ungleichseitiges Wachsthum des Gewebes der Samenanlage der untere Theil seitlich zu liegen, bis er endlich gegen die Samenschaale stösst, wie bei Linum flavum (Fig. 17.)

Bei dieser Art hat Hegelmaier (6) einen Protoplasma- oder Endosperminhalt nicht beobachtet, denn er sagt: „Der Embryosack erlangt so eine schmale, bogig-keulenförmige Gestalt; sein schlauchförmiger Protoplasmakörper, in welchem sich die Kerne der künftigen Endospermzellen vertheilen, erstreckt sich aber nicht in seinen hinteren schmalen Theil hinein, sondern endigt spitz und blind geschlossen und hier auch die Antipodenreste einschliessend, vor der Stelle der stärksten Krümmung.“ Eine Betrachtung von Fig. 16 zeigt, dass diese Ansicht Hegelmaier's unrichtig ist, wenn auch in sehr vorgerückten Stadien die Seiten des Haustoriums zusammengepresst werden.

Oxalidaceae.

Hofmeister (10) hat schon in seiner Arbeit über Oxalis corniculata gezeigt, dass die Samenentwickelung bei dieser Art normal ist und das gleiche konnte auch bei der von mir untersuchten Art, Oxalis valdiviensis festgestellt werden, deren Resultate mit denen Hofmeister's vollständig übereinstimmen.

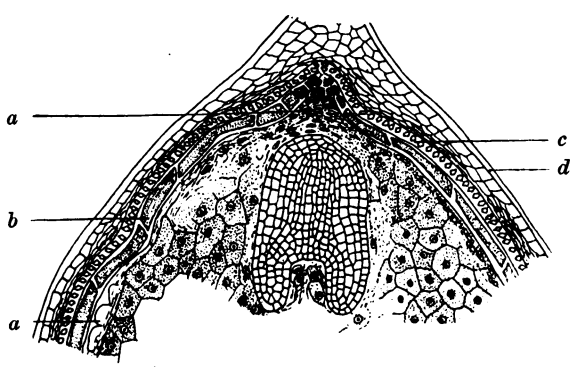

Fig. 19. Oxalis valdiviensis. Mikropylenende des Embryosacks zur Zeit der Ausbildung der Cotyledonen. *a* Reste der inneren zwei Lagen des inneren Integuments. *b* verdickte äussere Lage desselben, *c* krystallführende Lage des äusseren Integuments, *d* Cuticula.

Zur Zeit der Befruchtung ist der Nucellus auf wenige, abgestorbene Zellen an der Basis des Embryosacks beschränkt (Fig. 18). Die Antipoden liegen auf diesem kurze Zeit, verschwinden aber bald. Auch sind zwei gut ausgebildete Integumente vorhanden. Das innere Integument besteht aus drei Zelllagen, deren äussere aus Zellen zu-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0284-1

sammen gesetzt ist, die in der Längsrichtung des Embryosacks abgeplattet sind, während die zwei inneren aus cubischen Zellen bestehen. Das äussere Integument zeigt nur die Eigenthümlichkeit, dass es schon vor der Befruchtung mit einer dicken Cuticula versehen ist.

Das Endosperm entwickelt sich als eine peripherische Lage, und allmählich werden die zwei innersten Integumentzelllagen aufgebraucht, während alle übrigen zur Bildung der Testa Verwendung finden. Die Entwickelung des Embryosacks bis zur Samenreife ist normal (Fig. 19).

Ein Tapetum oder etwas, was als Haustorium functioniren könnte, ist nicht vorhanden. Nur das Gefässbündel, welches an der Basis eintritt, ermöglicht eine erhöhtere Nahrungsaufnahme durch das Chalazaende, als dies in den übrigen Theilen der Oberfläche des Embryosacks der Fall ist. Ausserdem ist zwischen der Basis des Embryosacks und dem Ende des Gefässbündels ein Strang von wenig verlängerten Zellen vorhanden, die sich von den übrigen jedoch durch keinen grösseren Protoplasmareichthum auszeichnen.

Ein Vergleich von Oxalis mit Linum zeigt mehrere Verschiedenheiten. Das Vorhandensein zweier Integumente, welches für alle Choripetalen charakteristisch ist, kann nicht als ein besonderes gemeinsames Merkmal angesehen werden. Das innere Integument ist bei Linum viel dicker als bei Oxalis und erfährt eine Vermehrung der Zellen nach der Befruchtnng, welche bei Oxalis fehlt. Auch in dem Verbrauch der Integumente durch das Endosperm ist ein Unterschied in beiden Familien wahrzunehmen, indem bei Oxalis nur ein verhältnissmässig kleiner Theil aufgebraucht und alles übrige zur Bildung der Samenschaale Verwendung findet, während bei Linum das umgekehrte der Fall ist.

Der Nucellus ist zur Zeit des ausgebildeten Embryosackes bei Oxalis fast oder vollständig aufgebraucht, während er bei Linum speciell bei Linum flavum und Linum catharticum lange Zeit erhalten bleibt. Tapetum und Haustorium fehlen bei Oxalis.

Geraniaceae.

Die Literatur dieser Familie ist, wenigstens soweit sie mir zugänglich war, ziemlich spärlich. Eine kleine Arbeit rührt von Hofmeister (10) her, welcher die Krümmung des Embryosacks fand. Er beobachtete ferner bei Erodium gruinosum, dass der Eiapparat von der Mikropyle durch eine Lage von Zellen getrennt ist.

Um die in dieser Familie auftretenden Eigenthümlichkeiten allgemein zu studiren, wurden folgende Arten untersucht: Geranium

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0285-7

pratense, Geranium silvaticum, Geranium Robertianum, Geranium nodosum, Erodium cicutarium, Erodium gruinosum und Pelargonium hybridum. Da sich bei der Untersuchung herausstellte, dass alle Arten in der Entwickelung des Samens einander gleichen, so soll nur eine einzige in ihren Einzelheiten besprochen werden: Geranium pratense.

Der Fruchtknoten ist fünffächerig und durch falsche Scheidewandbildung in zehn Fächer getheilt, von denen jedes zuerst zwei Samenanlagen enthält, die übereinander liegen und von denen nur eine sich weiter entwickelt, während die andere zu Grunde geht. Embryosack und Nucellus sind immer stark gekrümmt (Fig. 20). Die Krümmung steht in Verbindung mit der grösseren Dicke des inneren Integuments an einer bestimmten Stelle. Die Entwickelung dieser Verdickung wurde bei Pelargonium studirt und es zeigte sich, dass in dem Stadium, wo die Archesporzelle sich befindet, die Samenanlage ganz gerade ist und das innere Integument aus drei gleichen Lagen besteht. Wenn jedoch der Embryosack sich entwickelt, beginnt in der mittleren Zelllage des inneren Integuments an der Stelle, welche der Achse des Fruchtknotens zunächst liegt, eine rasche Folge von Theilungen einzutreten. Dadurch wird diese mehrere Zellreihen dick und wenn das Stadium des ausgebildeten Embryosacks erreicht ist, hat sich ihr Durchmesser mit Ausnahme des äussersten Chalazaendes, wo nur wenige Zellen ungetheilt bleiben, bedeutend vergrössert und zwar am meisten in ihrem mittleren Abschnitt. Zur Zeit der Befruchtung (bei

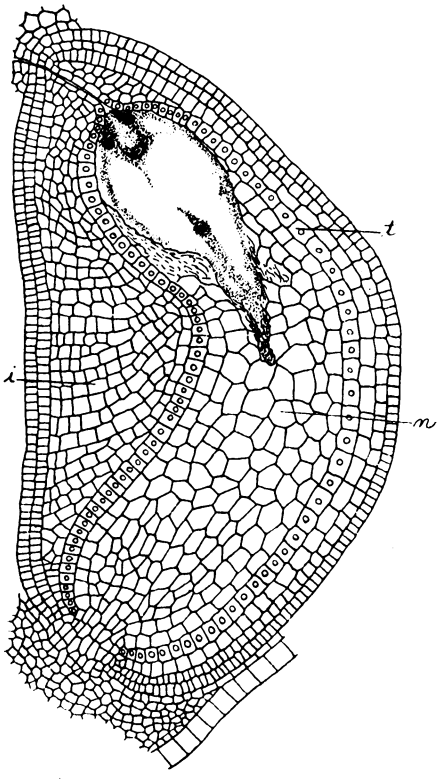

Fig. 20. Geranium pratense. Ausgebildeter Embryosack. *t* Tapetum, *n* Nucellus, *i* Integument, das im Zusammenhang mit der Biegung des Embryosacks steht.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0286-3

G. pratense) ist die Samenanlage bis über die Hälfte ihrer Länge von der Chalaza bis zur Mikropyle mit Nucellus erfüllt. Ein gut ausgebildetes Tapetum, das aus dem inneren Integument hervorgegangen ist, drei Lagen eines inneren, drei eines äusseren Integuments sind vorhanden. Der Eiapparat liegt direct hinter dem inneren Ende des Mikropylenkanals, während die Antipoden meist in diesem Stadium nicht mehr sichtbar sind, da sie schon fast vollständig zu Grunde gegangen sind. Was das Nahrungsmaterial für den Embryo betrifft, so schien es nur in geringer Menge vorhanden zu sein, da zur Zeit der vollendeten Befruchtung das Integument noch sehr dünn ist, mit Ausnahme des Theils, welcher in Verbindung mit der Krümmung des Embryosacks steht. Doch sind auch diese Zellen nicht besonders inhaltsreich, ebenso wie der noch in grosser Menge vorhandene unverbrauchte Nucellus. Nach der Befruchtung entwickelt sich das Endosperm nur in geringer Menge, eine einzige Zelllage dick als Wandbeleg des Embryosacks. Auffallend dabei ist die ausserordentliche Grösse der Zellen, die um den jungen Embryo herumliegen. Nach abwärts bis in die Nähe der Region des Embryos, wo die dünne Lage beginnt, welche den übrigen Theil des Embryosackes auskleidet, werden dieselben jedoch allmählich immer kleiner. Hand in Hand mit der Bildung der Endospermzellen geht die Entwickelung des Embryoträgers. Anstatt der

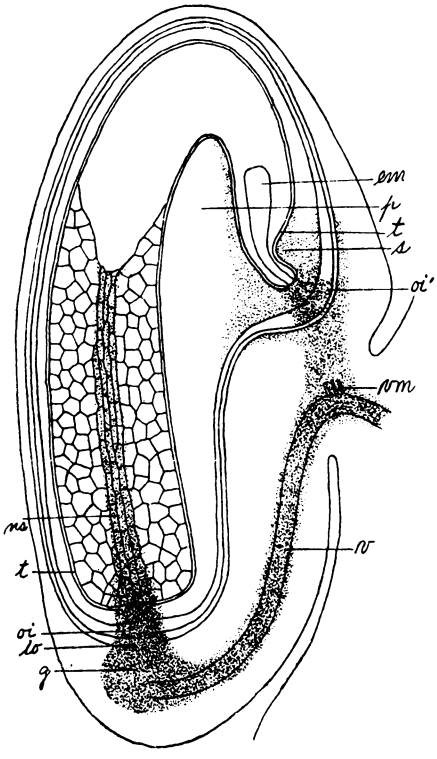

Fig. 21. Geranium pratense. Schematischer Längsschnitt durch die Samenanlage. Die schattirten Theile stellen protoplasmareiche Zellen dar. *em* Embryo, *t* Tapetum, *v* Gefässbündel, *g* Nährgewebe, *ns* Nucellarleitungsgewebe, *oi* äussere Lage des inneren Integuments an der Chalaza, *oi'* dieselbe Lage an der Mikropyle, *io* innere Lage des äusseren Integuments, *vm* Zweige des Gefässbündels gegen die Mikropylenregion, *p* primärer, *s* secundärer Auswuchs des Integuments.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0287-8

einzigen Zellreihe, wie sie gewöhnlich vorkommt, tritt hier eine grosse Anzahl von Zellen in mehreren Reihen auf, welche schliesslich die

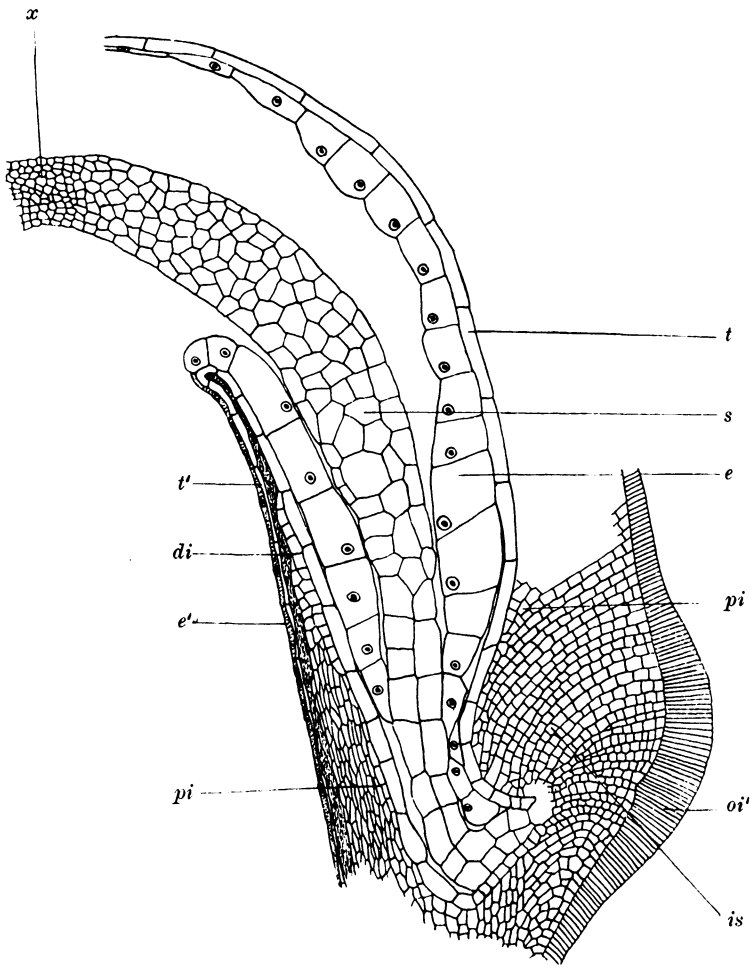

Fig. 22. Geranium pratense. Vorgerückteres Stadium als bei Fig. 21. Der kurze Arm des Embryosacks. *s* grosser Suspensor, *x* Uebergangszellen zwischen Suspensor und Embryo, *t* Tapetum, *di* primärer Auswuchs des Integuments, der eine partielle Lösung erfahren hat, *pi* derjenige Theil des Integuments, welcher längere Zeit erhalten bleibt, *t* Tapetum, das unter dem grosszelligen Endosperm liegt, *t'* Tapetum in Auflösung begriffen, *e* grosszelliges Endosperm, *e'* dünnzelliges Endosperm, *is* secundärer Auswuchs des Integuments, *oi'* äussere Lage des inneren Integuments.

ganze Länge des kurzen Armes des J-förmigen Embryosacks erfüllt (Fig. 22 *s*). Die Zellen sind in der basalen Region am grössten, werden gegen den Theil, an dem der Embryo beginnt, immer kleiner

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0288-4

und gehen schliesslich ohne sichtbare Grenze in die Zellen des Embryos über (Fig. 22 *x*). Die Function eines so langen Embryoträgers ist wahrscheinlich eine doppelte: erstens dient er als Saugapparat und Leitungsbahn von Nährstoffen aus dem Integument, dem er aufsitzt, und dem Endosperm, das seiner ganzen Länge nach angeordnet ist, zu dem Embryo. Jedoch wird das Endosperm, welches mit ihm in Berührung ist, nicht gleich aufgelöst, sondern bleibt noch längere Zeit erhalten, da es wahrscheinlich zunächst dazu dient, sich aus den umliegenden Integumenten mit Nahrung zu versorgen. Zweitens wird er zu einer Zeit, wenn der Embryo sein Wachsthum nahezu vollendet hat, zugleich mit dem umliegenden Endosperm als Nährgewebe aufgebraucht.

Das Tapetum entsteht aus dem inneren Integument und unterscheidet sich von den anderen regelmässigen Lagen desselben dadurch, dass es sich weniger leicht färbt. Alle Theile des Tapetums bleiben während der ersten Stadien der Embryoentwickelung erhalten, aber bald tritt eine Verschiedenheit ein zwischen den Theilen, die in inniger Berührung mit dem grosszelligen Endosperm in der Nähe des Suspensors sind (Fig. 22 *t*), und denen, die in der Chalazaregion liegen einerseits und allen zwischenliegenden Theilen andererseits (Fig. 22 *t'*). Während es in den ersteren zwei Regionen normal erhalten bleibt, beginnt es in den letzteren Theilen frühzeitig aufgebraucht zu werden. Diese zwei Theile des Tapetums, welche länger erhalten bleiben, haben demnach unzweifelhaft den Zweck, eine Aufnahme von Nahrungsmitteln aus dem zunächstliegenden Integument zu begünstigen. Eine Auflösung der Integumentzellen tritt jedoch nur an den Stellen ein, an denen die Endospermlage dünn wird (Fig. 22 *di*), während sie an den übrigen Stellen lange Zeit erhalten bleiben, jedenfalls, um noch weiter als Leitungsbahn zu dienen (Fig. 22 *pi*).

Nach der Befruchtung gehen auch im Nucellus und im Integument Veränderungen vor sich, die zunächst betrachtet werden sollen. Der Process der Auflösung des Nucellus spielt sich jedoch nur sehr langsam ab. Wenn der Embryo beginnt, sich zu entwickeln, erfahren erst die centralen Zellen des Nucellus ein beträchtliches Längenwachsthum, während die übrigen Zellen sich nach allen Seiten hin gleichmässig ausdehnen (Fig. 21 *ns*). Dadurch entsteht ein Leitungsgewebe, welches sich von dem unteren Ende des Embryosacks bis zur Chalaza ausdehnt. Dass dieses Gewebe zweifellos Leitungsfunction besitzt, kann man wohl aus der grossen Inhaltsmenge desselben gegenüber den umgebenden Zellen schliessen. Auch das gut entwickelte Gefässbündel, das von der Placenta zur Basis der Samenanlage führt, ist in seinem

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0289-2

Verlaufe durch eine bedeutende Menge von Zellinhalt ausgezeichnet. Zwischen der Chalaza und dem Ende des Gefässbündels jedoch sind die Zellen nicht verlängert, aber sehr protoplasmareich und stellen ein Nährgewebe dar, aus dem das zum Nucellus führende Gewebe seinen Vorrath bezieht. Die Leitung von Nahrung aus diesen Zellen zum Nucellus scheint nicht nur durch die verlängerten Zellen an der Chalaza zwischen den Integumenten, sondern auch durch die Integumentzellen selbst bewirkt zu werden, denn wir finden, dass die innerste Zelllage des äusseren (Fig. 21 *io*), und die äusserste Lage des inneren Integuments (Fig. 21 *oi*) in der Region der Chalaza bedeutend verlängert sind und eine gelbliche, stark lichtbrechende Beschaffenheit zeigen. Der basale Theil des Nucellus und diese Integumentzellen mit allen zwischen ihnen liegenden Zellen bleiben bis zu einem verhältnissmässig späten Entwickelungsstadium des Embryos erhalten. Es hat daher den Anschein, als ob die mangelhafte Ausbildung der Integumente theilweise durch die fortgesetzte Thätigkeit dieses Systems von Leitungsgewebe ersetzt sei.

Die Vermehrung der Integumentzellen, welche während ihres Wachsthums mit der Biegung des Nucellus in Verbindung stand, geht auch nach der Befruchtung noch weiter und zwar ist das Ergebniss ihres Wachsthums auf den Embryosack derart, dass durch dessen starke Ausbuchtung gegen die Seiten des Embryosacks dieser eine Krümmung annimmt, infolge deren das der Mikropyle zugekehrte Ende kürzer wird als das gegen die Chalaza liegende.

Der junge Embryo ist für seine Ernährung nicht von dem Leitungsgewebe der Chalaza abhängig, denn wir finden auch in der Gegend der Mikropyle ein Leitungsgewebe, das ebenso wirkt wie das an der Chalaza. An der Biegung des Gefässbündels gegen die Chalaza zu sind nämlich verzweigte Gefässe vorhanden, welche in kurzen Zwischenräumen gegen die Mikropyle zu verlaufen (Fig. 21 *vm*). Aus der Gegend dieser Gefässe erstrecken sich gegen die Basis des Suspensors eine Menge Zellen, die besonders durch ihren Protoplasmareichthum ausgezeichnet sind, aber auch die des Integuments in einigem Abstand von der Mikropyle werden sehr inhaltsreich. Ausserdem wächst die äusserste Lage des inneren Integuments durch Verlängerung ihrer Zellen in die Dicke, ähnlich, doch in grösserer Ausdehnung, wie in der Chalazaregion (Fig. 21 *oi'*), denen sie auch in ihrer Farbe und ihrem Lichtbrechungsvermögen gleichen. Ihre Breite ist am grössten in der Gegend des jetzt verschwundenen Mykropylenkanals, wird aber von da ab nach beiden Richtungen allmählich immer geringer.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0290-7

Hand in Hand mit der Verlängerung dieser Zellen geht ein inneres Wachsthum der innersten Lage des inneren Integuments in der Gegend des Suspensors, das dem gleicht, welches ursprünglich mit der Krümmung des Embryosacks in Verbindung stand, hier aber an der entgegengesetzten Seite auftritt (Fig. 21 *s*). Dadurch wird der Suspensor gezwungen, sich zu biegen, und gegen das ihn umgebende Endosperm gepresst, und die Integumentzellen erhalten unzweifelhaft die Function von Leitungszellen der Nährstoffe durch das Tapetum zum Endosperm und Suspensor hin. In dieser Eigenschaft werden dieselben auch

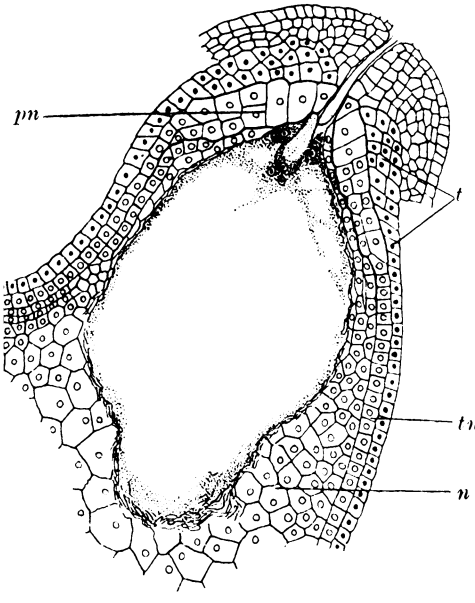

Fig. 23. Erodium gruinosum. Ausgebildeter Embryosack. *pn* Zelllage des Nucellus der Mikropylenregion, die kurze Zeit nach der Befruchtung noch erhalten bleibt, *n* Nucellus, *t* Tapetum, *tn* Tapetum, das aus dem Nucellus hervorgegangen ist.

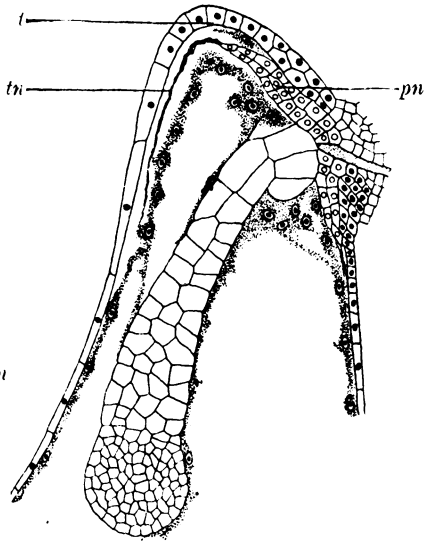

Fig. 24. Erodium gruinosum. Mikropylenregion und junger Embryo. Die Bezeichnungen wie bei Fig. 23.

durch die verlängerten Zellen der zunächst liegenden äusseren Lage unterstützt, welche sich mit Material aus den protoplasmareichen Zellen des äusseren Integuments versorgen. Auf diese Weise wird der Embryo während seiner Entwickelung von beiden Seiten des Embryosacks her ernährt, und zwar so vortheilhaft, dass schliesslich ein sehr grosser Embryo resultirt. Im reifen Samen ist die Chalaza und das Integumentgewebe vollständig aufgelöst, mit Ausnahme der stark licht-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0291-3

brechenden verdickten Zelllage am Mikropylenende, welche einen Theil der Testa bildet.

Erodium gruinosum hat einen mit Geranium pratense übereinstimmenden Entwickelungsgang, nur tritt in jungen Stadien des Embryos eine Anzahl von Nucelluszellen zwischen der Eizelle und dem Integument und umliegenden Tapetum an der Mikropyle auf, welche bei allen untersuchten Arten von Geranium fehlt (Fig. 23 *pn*). Erodium cicutarium und Pelargonium hybridum gleichen Erodium gruinosum in dieser und in allen anderen Einzelheiten. Kurze Zeit vor der Bildung des Eiapparats ist eine Lage von Nucelluszellen dadurch ausgezeichnet, dass sie der auflösenden Wirkung des Embryosacks widersteht. Diese Zellen sind an der Mikropyle zwei oder drei Lagen breit, verjüngen sich jedoch nach unten, bis sie nur mehr in einer Lage vorhanden sind (Fig. 23 *tn*). Diese letzteren haben normale Gestalt, während die ersteren ungewöhnlich gross sind.

Das Tapetum (Fig. 23 *t*) folgt den äusseren Nucelluszellen und ist in der Mikropylenregion auch mehr als eine Zelllage breit. Diese bleibt längere Zeit erhalten und scheint als eine Art doppeltes Tapetum zu dienen.

Zu der Zeit, wo das Endosperm um den Embryo die grossen Zellen gebildet hat, die bei Geranium pratense beschrieben wurden, ist der Nucellus im oberen Theil des Embryosacks mit Ausnahme derjenigen Zellen, die in unmittelbarer Nähe der Mikropyle in zwei- oder dreifacher Lage vorhanden sind, aufgebraucht (Fig. 24 *tn*). Das Tapetum jedoch bleibt unversehrt. Die kleine Ansammlung von Nucelluszellen um die Basis des Suspensors bleibt noch so lange erhalten, bis sich das Endosperm um den Suspensor vollständig gebildet hat, und nur das Tapetum dauert aus wie bei Geranium pratense (Fig. 24 *pn, t*).

Stackhousiaceae.

Diese Familie wird von Pax (3) in die Nähe der Celastraceae gestellt, aber nach ihm bietet der Habitus, der Blüthenstand, die Bildung der Krone, die ungleichen Staubblätter und die Kokkenbildung der Früchte reichlich Unterschiede diesen gegenüber dar. Der Unterschied dehnt sich weiter auf die Struktur der Samenanlage aus, die hier nur ein einziges Integument aufweist, während bei den Celastraceae zwei Integumente vorhanden sind.

Die Stackhousiaceae sind hauptsächlich auf Australien und die umliegenden Inseln beschränkt. Die Blüthen der Art Stackhousia monogyna, die den folgenden Untersuchungen zu Grunde liegt, hat

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0292-9

drei vollständig getrennte, nahezu runde Karpelle, von denen jedes eine Samenanlage enthält, welche zur Zeit der Reife ein besonderes gut entwickeltes Gefässbündel zeigt, welches längs der Raphe zur Chalazaregion verläuft (Fig. 29). Das eine Integument ist ziemlich dick und vergrössert sich nach der Befruchtung durch Wachsthum seiner Zellen. Die äussere Epithellage entwickelt grosse Schleimzellen in der Gegend der Mikropyle und einige an der Raphe nahe dem Funiculus, die wahrscheinlich bei der Befruchtung als Leitungszellen dienen. Der Mikropylenkanal ist geschlossen, der Verlauf des Pollenschlauchs aber stets in der unmittelbaren Nähe desselben.

Der ausgebildete Embryosack enthält eine periphere Lage von übrig gebliebenen Nucelluszellen, deren Lage in der Gegend der Mikropyle am dicksten ist (Fig. 29 *n*). In diesem Stadium ist auch ein durch seine grösseren und regelmässigeren Zellen hervortretendes Tapetum leicht zu unterscheiden (Fig. 29 *t*). Die Synergiden sind im Vergleich zur Eizelle klein. Die beiden Embryosackkerne bleiben

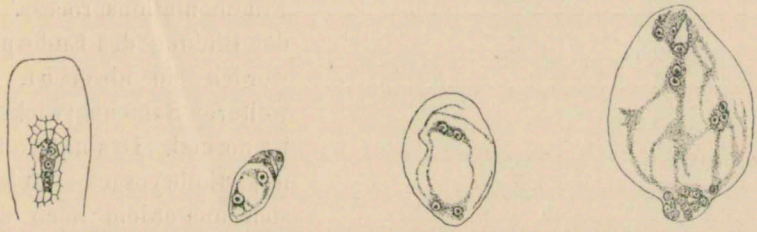

Fig. 25—28 Stackhousia monogyne. Entwickelung des Embryosacks aus der Archesporzelle. Fig. 28, Embryosack mit 15 Kernen.

bis kurz vor der Befruchtung getrennt. Das eigenthümlichste am Embryosack ist das Vorhandensein einer grösseren Anzahl von Antipoden, welche dadurch zu stande kommen, dass, während die Entwickelung bis zum Stadium der acht Kerne normal ist (Fig. 25—27), die dabei sich absondernden drei Antipoden noch einmal eine Theilung erfahren. Der Nucleolus ist gewöhnlich anfangs gross, nach der Theilung aber sind die beiden Tochternucleolen kleiner und wenn weitere Theilungen eintreten, wird ihre Grösse bedeutend reducirt. Ihre Theilung scheint eine directe zu sein, da ziemlich häufig verlängerte Nucleoli angetroffen wurden und wenn auch nicht alle Theilungsstadien beobachtet werden konnten, so lässt doch nichts auf Mitosis schliessen. Die meisten Kerne sind umgeben von Protoplasma und das Ganze ist von einer Zellwand umschlossen. Den gemachten Beobachtungen nach zu schliessen, theilen sich alle drei Antipoden mehr als einmal, aber nicht alle gleich oft. Die gewöhnliche Zahl

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0293-4

von acht dürfte wohl dadurch zu stande kommen, dass zwei sich einmal und eine sich zweimal theilt. Doch kommen auch 10, ja sogar 15 Zellen (Fig. 28), deren Entstehung auf ähnliche Weise erklärt werden kann, vor. Dass dieser Erscheinung irgend welche physiologische Bedeutung zukommt, ist jedoch kaum wahrscheinlich, da es nicht zur Bildung eines Gewebes kommt, wie es von Mlle. Goldfluss (4) für die Compositae und von Campbell für die Sparganiaceae gefunden wurde. Von diesen unterscheiden sie sich schon dadurch, dass ihre Bildung nicht von der Befruchtung abhängig ist. Sie können aber auch nicht als ein primitiver Charakter der Familie angesehen werden, da dieselbe bezüglich der übrigen Anatomie keine einfachen Verhältnisse zeigt, sondern jedenfalls nur als eine Art Fragmentationsprocess. Mit der Bildung des Endosperms werden sie absorbirt. Die weitere Samenentwickelung ist normal. Das untere Ende des Embryosacks zeichnet sich ausserdem noch durch einige starkgefärbte Zellen mit schleimigen Wänden aus, welche in Verbindung mit dem Primärbündel stehen. Das dazwischen liegende Leitungsgewebe ist jedoch so kurz, dass die wenig verlängerten Zellen nur bei genauer Beobachtung erkannt werden können.

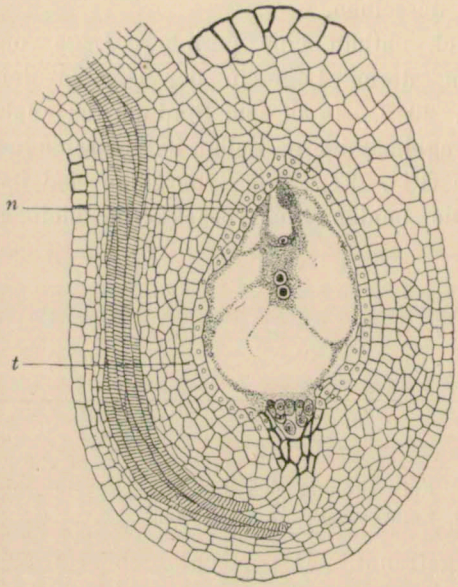

Fig. 29. Stackhousia monogyna. Samenanlage und ausgebildeter Embryosack. *t* Tapetum, *n* Nucellus.

Primulaceae.

Primula minima und Primula elatior wurden schon von Hofmeister (10) kurz beschrieben, aber seine Arbeit bringt keine Abbildungen. Weitere Arbeiten über diese Familie liegen von Warming (14) und Nesque (13) vor, aber auch diese behandeln die Sache nicht vollständig; ihre Resultate stimmen aber im Wesentlichen mit meinen Beobachtungen überein, die an Primula denticulata, Primula auricula, Primula rosea, Anagallis arvensis, Lysimachia

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0294-0

ciliata, Soldanella montana und Androsace septentrionalis angestellt wurden und als deren Typus Primula denticulata angenommen werden kann.

Der ausgebildete Embryosack (Fig. 30) ist vom Funiculus weg stark, beinahe rechtwinkelig, gekrümmt. Das Tapetum ist gross und protoplasmareich und bleibt es während der ganzen Samenentwickelung bis zu seinem Verschwinden bei der Samenreife. Bei Anagallis arvensis ist es grösser als bei den anderen untersuchten Arten und besteht aus verlängerten sich stark färbenden Zellen, welche sich bei Betrachtung der Samenanlage in auffallender Weise bemerkbar machen.

Die Antipoden verschwinden schon frühzeitig und das nicht besonders stark ausgebildete Integument beginnt zugleich von dem immer grösser werdenden Embryosack absorbirt zu werden. Im Uebrigen jedoch ist die ganze Entwickelung normal. Die Integumentzellen vergrössern sich und werden endlich vollständig aufgelöst, bis auf die Zellen der zwei Lagen des äusseren Integuments, deren Zellwände sich stark verdicken und zur Samenschale werden, von der ausserdem die äusserste aus grossen Zellen bestehende Lage sehr merkwürdig ist. Bei Lysimachia und besonders bei Anagallis verlängern sich nämlich die Zellen der äussersten Lage des inneren Integuments, welche an die Testa grenzen, ganz bedeutend (Fig. 31 *ei*). Diese beiden Gattungen sind ausserdem auch durch die tiefe Einsenkung der Samenanlage in die Placenta ausgezeichnet. Im reifen Samen liegt der Embryo in viel Endosperm eingebettet.

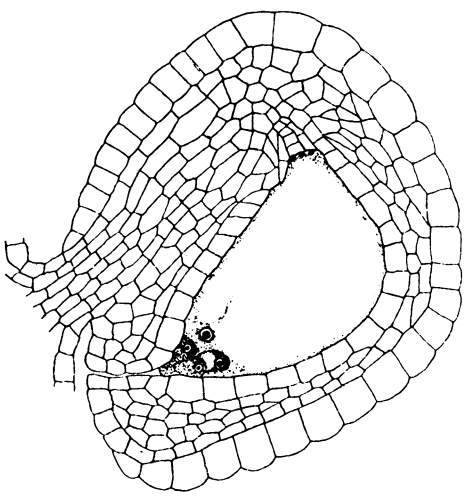

Fig. 30. Primula denticulata. Samenanlage mit ausgebildetem Embryosack.

Plumbaginaceae.

Die Untersuchungen über diese Familie wurden angestellt bei Armeria plantaginea, Armeria vulgaris, Goniolinum elatum und Statice

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0295-6

latifolia. In allen wesentlichen Merkmalen stimmen sie so vollständig überein, dass eine einzige, Armeria plantaginea, als Typus genommen werden kann.

Die gerade Samenanlage zeigt zwei dünne Integumente und enthält einen Embryosack, der die oberen drei Viertel des Nucellus einnimmt, der vor allem an der Basis langsam aufgelöst wird. Der Eiapparat zeigt nichts besonderes. Die Antipoden sind einige Zeit nach der Befruchtung noch vorhanden, verschwinden aber bald. Der Endospermkern liegt nahe der Eizelle und erzeugt nach der Befruchtung in geringer Menge eine die Seiten des Embryosackes auskleidende Lage von Endosperm. Zur Zeit der Befruchtung tritt eine äusserste Lage des Nucellargewebes durch die Regelmässigkeit seiner Zellen deutlich hervor (Fig. 32 *tn*). Im oberen Theile der Samenanlage umschliesst sie den Embryosack und liegt zwischen ihm und dem Mikropylenkanal. Wenn sie auch bezüglich der Regelmässigkeit ihrer Zellen einem Tapetum gleicht, so hat sie doch nicht die physiologische Thätigkeit eines echten Tapetums, da sie keine auflösende oder absorbirende Function auszuüben scheint. Dieselbe bleibt, wenn alle übrigen Nucelluszellen aufgebraucht sind, als eine schützende Lage des sich entwickelnden Embryosacks fast bis zur Reife des Embryos erhalten. Der äusserste obere Theil dieser Lage in der Gegend des Mikropylenkanals bildet durch tangentiale Theilungswände ein zwei Zelllagen dickes Gewebe.

Der an der Chalaza gelegene Theil des Nucellus bleibt lange Zeit erhalten und wird erst in einem späten Entwickelungsstadium vollständig aufgelöst.

Das Endosperm, das nur in einer Zone ausgebildet und mit Stärke erfüllt ist, umgibt den Embryo im reifen Samen, dessen Testa aus dem äusseren Integument gebildet ist.

Wir sehen also, dass in dieser Familie die Samenentwickelung ganz normal ist, da kein Auswuchs oder irgend ein besonderer Theil des Embryosacks vorhanden ist, wodurch dem sich entwickelnden Embryosack in erhöhtem Maasse Nahrung zugeführt werden könnte. Da die Integumente sehr dünn sind, so rührt alles, was der Embryo im Verlaufe seiner Entwickelung aufbrauchen konnte, fast nur von dem Nucellus her. Dadurch gibt sich eine Aehnlichkeit mit den Geraniaceae, besonders mit Erodium und Pelargonium kund, wo auch der Nucellus lange Zeit erhalten bleibt, um als Nahrungsmaterial zu dienen.

Die Plumbaginaceae und die Primulaceae sind mit den Myrsinaceae nach Pax (3) die einzigen Familien unter den Sympetalen, die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0296-2

mit doppeltem Integument versehen sind. Dagegen schliessen sich die Samenanlagen der Primulaceae an die der Sympetalen dadurch an, dass der Nucellus wenig kräftig entwickelt wird und das innere Integument ein Tapetum erzeugt.

Polemoniaceae.

Aus dieser Familie gelangten zur Untersuchung Polemonium flavum, Polemonium coeruleum, Polemonium lacteum, Collomia coccinea, Gilia tricolor, Gilia achillea, Gilia capitata, Phlox Drummondi

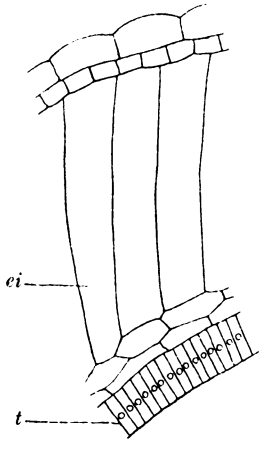

Fig. 31. Anagallis arvensis. Theil der Samenanlage. *ei* ausserordentlich vergrösserte Zelllage des Integuments. *t* Tapetum.

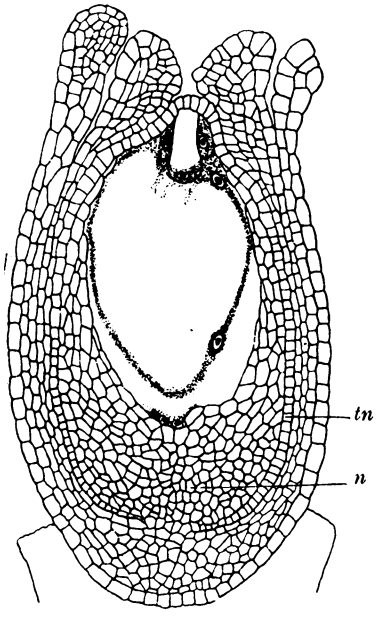

Fig. 32. Armeria plantaginea. Samenanlage mit Anfang der Endospermbildung. *tn* Tapetum, *n* Nucellus.

und Leptosiphon androsace. Diese sind alle durch die grosse Aehnlichkeit ihrer Samenentwickelung ausgezeichnet, mit Ausnahme der beiden letzteren, welche deshalb später eigens abgehandelt werden sollen. Der normale Typus der Familie wird so ziemlich dargestellt von Polemonium flavum und es soll diese daher auch als Schema der Beschreibung dienen.

Sie besitzt nur ein Integument, jedoch ein gut abgegrenztes Tapetum, innerhalb welchem noch wenige Reste von Nucellus erhalten

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0297-8

sein können (Fig. 33). Die Antipoden verschwinden schon frühzeitig. Die Integumentzellen an der Basis des Embryosacks zeigen in jüngeren Stadien eine radiäre Anordnung. Das in die Samenanlage eintretende Gefässbündel hört schon, bevor es die Chalaza erreicht hat, auf.

Das Endosperm wird zuerst nur als eine peripherische Lage an demselben angelegt. Besonders auffallend ist eine Verschleimung der Zellwände des Integuments zur Zeit der Endospermentwickelung und zugleich ist auch die auflösende Wirkung des Tapetums auf alle Theile des Embryosacks zu bemerken. Sehr bald, selbst schon zu einer Zeit, in der der Embryo noch sehr klein ist, lagert sich auch Stärke in den äusseren Lagen des Integuments ab und dient später, indem es aufgelöst wird, dem Endosperm als Nahrungsmaterial, sobald das Endosperm gegen dasselbe vorwächst. Die Stärke verschwindet schon vollständig, bevor die schleimig gewordenen Zellwände durch den Druck des wachsenden Embryosacks verdrängt werden. Die äusserste Lage des Integuments besteht aus grossen, säulenförmigen Zellen, welche zur Bildung der Samenschaale verwendet werden. Alles übrige wird vollständig aufgelöst. Im reifen Samen nimmt der Embryo nahezu die ganze Länge desselben ein und ist von viel Endosperm umgeben.

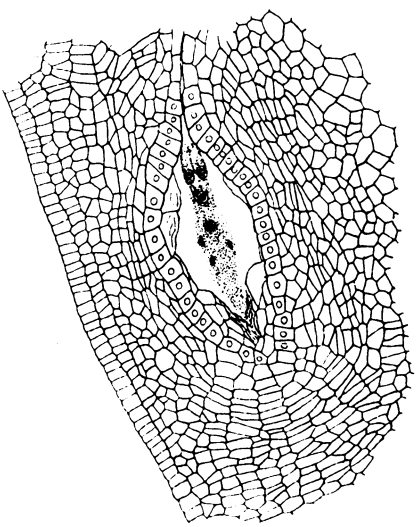

Fig. 33. Polemonium flavum. Ausgebildeter Embryosack.

Phlox Drummondi stimmt mit Polemonium flavum darin überein, dass am Embryosack kein als Haustorium dienender Auswuchs vorhanden ist, unterscheidet sich aber durch den Mangel eines Tapetums und das Auftreten einer besonderen Einrichtung, um das Nahrungsmaterial von der Wand der Samenschaale zum Embryo und zum Integument zu leiten. Das Wachsthum des Endosperms und die Auflösung des Integuments geht in gleicher Weise vor sich, wie bei Polemonium, ohne dass das Tapetum dabei betheiligt ist. Das Integument bezieht sein Nahrungsmaterial direct durch die Placenta und die oben erwähnte besondere Leitungsbahn, welche eine Verschmelzung

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0298-4

der Zellwände des Ovars gerade über dem Mikropylenkanal und derjenigen Zellen, die das äusserste Ende desselben umgeben, darstellt. Der Beginn dieser Verschmelzung kann zuweilen schon zur Zeit des ausgebildeten Embryosacks beobachtet werden als eine Papille der äussersten Lage der Ovarzellen, die direct über der Oeffnung des Mikropylenkanals liegt (Fig. 34*p*), und welche durch eine beträchtliche Verlängerung dieser Zellen zu stande kommt. Schon wenn ein zweizelliger Embryo vorhanden ist, ist der enge Raum zwischen der Samenanlage und dieser Hervorragung vollständig geschwunden und die verlängerten Zellen sind mit ihren äussersten Wänden gegen die äussersten Zellen in der Mikropylenregion gestossen und da gewöhnlich eine Einsenkung gerade über dem Kanal vorhanden ist, so wachsen die längsten Zellen dieser Papille in dieselbe hinein (Fig. 35*p*). Die weitere Folge ist, dass auch in den benachbarten Regionen, nämlich längs des Mikropylenkanals und unterhalb des Auswuchses des Ovars, eine Verlängerung der Zellen eintritt, wodurch ein Bild zu stande kommt, wie es Fig. 36 zeigt. In diesem Stadium ist auch die Entwickelung des Embryos schon sehr weit vorgeschritten und das Integument zeichnet sich durch Stärkereichthum in seinen äussersten Zellen aus. Bei einer Betrachtung der Fig. 36 zeigte sich, dass ein zusammenhängender Strang von Leitungsgewebe sich von dem tieferliegenden Ovar allmählich gegen die Basis des Embryos hinzieht. Die einzige Unterbrechung dieses Systems von verlängerten Leitungszellen bildet eine ungefähr halbkreisförmige Masse kleiner Zellen, die in den Embryosack vorragen und an welchen der Embryoträger sitzt. Die Bildung dieses Gewebes nimmt ihren Anfang, während der Em-

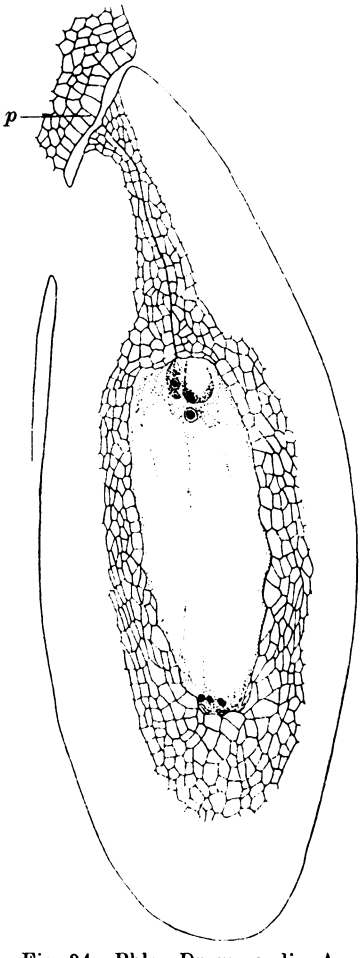

Fig. 34. Phlox Drummondi. Ausgebildeter Embryosack. *p* Anfangsstadium der Papille.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0299-2

bryo noch ganz klein ist und entsteht durch eine Theilung der untersten Integumentzellen in der Gegend des Embryoträgers (Fig. 37 *a* und Fig. 38 *a*). Dies ist eine einzig dastehende Gewebebildung, welche sonst bei keiner der untersuchten Arten vorkommt und deren Bedeutung wahrscheinlich eine rein physiologische ist, die aus den darüberliegenden Leitungszellen kommenden Nährstoffe zu sammeln, um sie von hier durch den Embryoträger dem Embryo zuzuführen. Da auf diese Weise eine breite Zellfläche gegen das

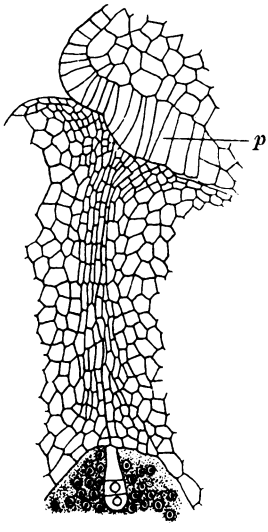

Fig. 35. Phlox Drummondi. Dreizelliger Embryo. Die Papille (*p*) hat die Mikropyle erreicht.

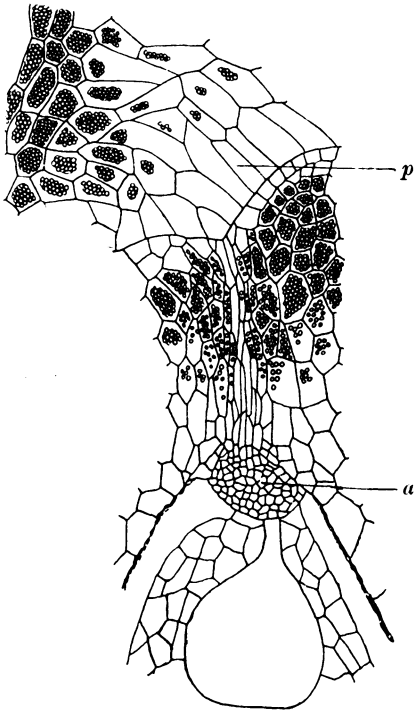

Fig. 36. Aelteres Stadium wie bei Fig. 34, mit Jod gefärbt, wodurch die Verbreitung der Stärke gezeigt ist. *p* Papille, *a* Auswuchs des Integuments.

schmale Ende der Integumentzellen liegt, von welchen das Nahrungsmaterial kommt, so ist eine raschere Nahrungsaufnahme ermöglicht, als wenn das schmale Ende des Embryoträgers allein diesem Zwecke dienen würde und seine Wirkung kommt daher der eines Trichters gleich.

Auf dem in Fig. 36 gezeigten Stadium sind ausserdem Zellen wahrnehmbar, welche keine Stärke enthalten, nämlich die der äusseren

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0300-8

oder zweier Lagen der über dem Mikropylenkanal und längs desselben liegenden Fruchtknotenwand. Eine Untersuchung des ganzen Integuments zeigt andererseits die Thatsache, dass der grösste Vorrath von Stärke in den Zellen vorhanden ist, die unmittelbar um die Mikropyle herumliegen. Ausserdem ist auch in den äusseren Lagen der Integumentzellen über die ganze Samenanlage hin Stärke, jedoch in geringerer Menge, abgelagert. Durch Fehling'sche Lösung konnte in dem Leitungsgewebe und in den stärkeführenden Zelllagen auch Zucker nachgewiesen werden.

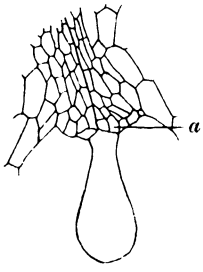

Fig. 37. Phlox Drummondi. Beginn des embryotragenden Auswuchses, dessen ausgebildeten Zustand Fig. 36 *a* zeigt.

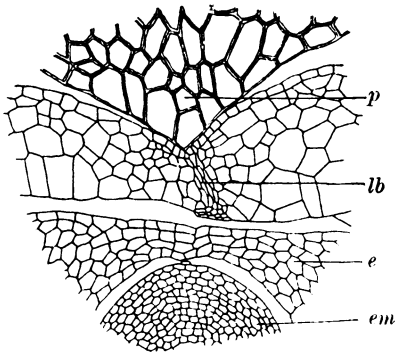

Fig. 38. Phlox Drummondi. Ziemlich vorgerücktes Stadium, in welchem die Leitungsbahn (*lb*) von Endosperm (*e*) unterbrochen ist. *p* Papille, *em* Embryo.

Die oben beschriebene Einrichtung bleibt jedoch nicht während der ganzen Embryoentwickelung in Thätigkeit, denn sobald die Endospermentwickelung ziemlich weit fortgeschritten ist, wird der Embryo aus seiner Verbindung mit der Papille gelöst und wenn der Embryo schon eine bedeutende Grösse erreicht hat und die Cotyledonen gut entwickelt sind, werden die Zellen der Papille, sowie die umliegenden Zellen allmählich aufgelöst (Fig. 38). Zu dieser Zeit werden auch die Zellwände des Leitungsgewebes in der Fruchtknotenwand verdickt und gelb und schliesslich in Sklerenchym umgewandelt (Fig. 38 *p*). Dieser Theil hängt in vorgerückten Stadien dem jungen Samen mit ziemlicher Festigkeit an, aber in den ältesten Stadien macht sich der Samen von der Papille los und es ist an demselben an dieser Stelle eine deutliche Vertiefung wahrnehmbar.

Leptosiphon androsace unterscheidet sich von Polemonium wie Phlox Drummondi durch das vollständige Fehlen des Tapetums. Im Gegensatz zu Phlox jedoch ist keine Verschmelzung des Integuments an der Mikropylenregion mit der Fruchtknotenwand vorhanden. Der

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0301-4

Embryosack ist jedoch in einen fertilen Theil und einen als Haustorium dienenden getheilt, ähnlich wie bei Linum. Der junge Embryosack ist kurz vor der Bildung des Eiapparates sehr verlängert und übt eine stark auflösende Thätigkeit auf alle umliegenden Zellen des Integuments, namentlich in den untersten Theilen aus. In diesem frühen Entwickelungsstadium ist ein Unterschied der beiden Theile bereits bemerkbar, namentlich durch die Lage der Antipoden, welche nicht

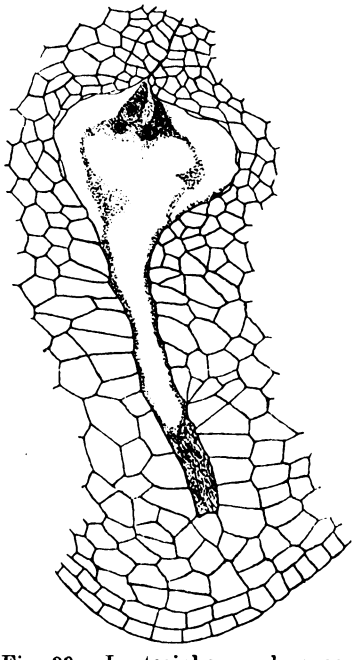

Fig. 39. Leptosiphon androsace. Ausgebildeter Embryosack.

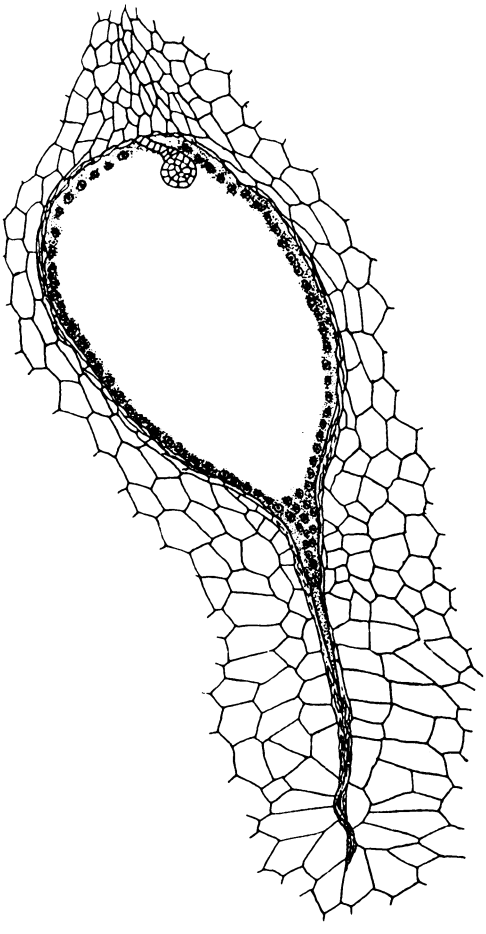

Fig. 40. Leptosiphon androsace. Peripherisches Endosperm, dessen unterster Theil in das Haustorium eingewandert ist.

immer bis zum äussersten Ende vorrücken, sondern sich in der Region befinden, in der die Basis des fertilen Theils ist. An dieser Stelle gehen sie auch bald zu Grunde. Im oberen Theile tritt sehr bald auch eine Erweiterung ein, die bis zur vollständigen Ausbildung des Embryosacks immer mehr fortschreitet. Das Haustorium ist röhrenförmig und macht etwas über die Hälfte des ganzen Embryosacks

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0302-0

aus (Fig. 39). Nach der Befruchtung bildet sich das Endosperm als eine peripherische Lage, von der einige Kerne mit Protoplasma in das Haustorium vordringen; sie ist in den verschiedenen Fällen verschieden, aber immer tritt an dieser Stelle eine Zellwand auf, welche wahrscheinlich vom Endosperm selbst gebildet wird (Fig. 40). Die das Haustorium umgebenden Integumentzellen verlängern sich in senkrechter Richtung zur Längsachse des Haustoriums, wodurch eine Verengung des Haustoriumkanals herbeigeführt werden kann. Die Wände dieser Zellen, sowie derjenigen, in welche die Basis des Haustoriums vordringt, werden schleimig und die Endospermmasse, die in den oberen Theil des Haustoriums vorragt, zeigt, dass dort eine übermässig grosse Menge von Nahrungsmaterial vorhanden ist. Der Fortsatz des Endosperms, der in den oberen Theil des Haustoriums eingetreten ist, erstreckt sich nicht mehr weiter in dasselbe hinein, das über ihm ausgebildete Endosperm aber dehnt sich nach allen Seiten aus, indem es das Integument und die schon schleimig gewordenen Zellwände in der Gegend des Haustoriums auflöst (Fig. 42).

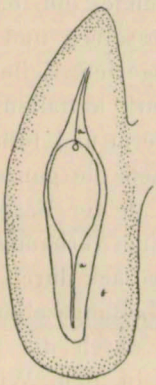

Fig. 41. Samenanlage zu Fig. 40. *a* entleerte Zellen mit verschleimten Wänden, *b* protoplasmaarme Zellen mit noch nicht verschleimten Wänden. Die schattirten Theile enthalten Stärke.

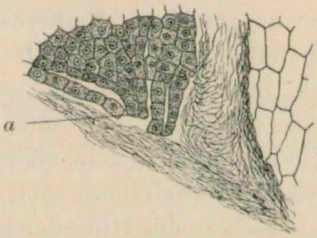

Fig. 42. Leptosiphon androsace. Endospermentwickelung eines späteren Entwickelungsstadiums. *a* Haustoriumtheil, um welchen mehr Endosperm von oben nach unten herum wächst.

Spätere Stadien zeigen eine nahezu abgerundete Masse von Endosperm im unteren Theile. Die ganze übrige Samenentwickelung ist normal. Eine Eigenthümlichkeit muss noch angeführt werden. Zu einer Zeit, in der das Wachsthum des Endosperms vor sich geht, ist der Umriss des Embryosacks oft äusserst unregelmässig und da kein Tapetum vorhanden ist, so kommt es häufig vor, dass das Integument an den verschiedenen Theilen verschieden schnell aufgelöst wird, wo-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0303-5

durch Vorsprünge des Endosperms entstehen, die sich von denen des Haustoriums nicht wesentlich unterscheiden. Wie bei Phlox und Polemonium, ist auch hier Stärke in den äusseren Integumentzellen vorhanden, die ebenfalls später aufgebraucht wird (Fig. 41).

Hydrophyllaceae.

Die folgenden Untersuchungen wurden an Phacelia congesta, Phacelia tanacetifolia und Phacelia Whitlavia angestellt und die Resultate derselben stimmen mit denen, welche Hofmeister (10) bei Nemophila insignis fand, vollständig überein. Phacelia congesta und Phacelia tanacetifolia haben eine langgestreckte Samenanlage, während sie bei Phacelia Whitlavia kurz ist. Alle haben ein Integument. Infolge ihrer Uebereinstimmung genügt es, eine Phacelia congesta als Typus zu nehmen.

Der etwas in die Länge gezogene, ausgebildete Embryosack zeigt ein gut entwickeltes Tapetum, zwischen dessen unterem Ende noch etwas Nucellus erhalten ist. Auf diesem liegen gewöhnlich die Antipoden. In den Funiculus tritt ein Gefässbündel ein, das sich bis zur Chalaza erstreckt. Zwischen dem Ende desselben und der Basis des Embryosacks liegt ein Strang von verlängerten Zellen, welche bei dem ausgebildeten Embryosack ziemlich stark auffallen. Gleich nach der Befruchtung entwickelt sich das Endosperm und füllt den Embryosack ganz mit Gewebe, wobei sich zugleich die ganze Samenanlage stark verlängert und mit ihr die Zellen an der Basis des Embryosacks. Obgleich kein eigentliches Haustorium vorhanden ist, so kann doch nicht zweifelhaft sein, dass der Embryosack durch sein äusserstes basales Ende mit Hilfe der langgestreckten Leitungszellen eine grössere Menge von Nahrung beziehen kann, als durch die übrigen Theile seiner Oberfläche (Fig. 43). Die Zellen in dem Winkel zwischen Tapetum und Chalazaende am oberen Abschnitt des Leitungsgewebes sind sehr protoplasmareich. Das Tapetum ist in seiner ganzen Ausdehnung thätig, Nahrungsmaterial aus dem umgebenden Integument aufzunehmen und den äusseren Endospermzellen zuzuführen. Die Entwickelung des Embryos erfolgt jedoch erst verhältnissmässig spät, oder erst nachdem der Embryosack sehr gross geworden ist und sich viel Endosperm gebildet hat. Ebenso bleibt das Tapetum so lange erhalten, bis das Integument nahezu vollständig aufgebraucht ist.

Phacelia tanacetifolia unterscheidet sich nur durch eine seitliche Ausbildung des Endosperms, auch ist die äusserste Lage des Integuments bei dieser Art durch die Grösse ihrer Zellen ausgezeichnet.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0304-1

Myoporaceae.[1])

Diese Familie, welche fast nur in Australien und den umliegenden Inseln verbreitet ist, wurde nach ihrer systematischen Verwandtschaft in die Nähe der Scrophulariaceae und Verbenaceae gestellt. Der dreifächerige Fruchtknoten enthält gewöhnlich in jedem Fach eine Samenanlage.

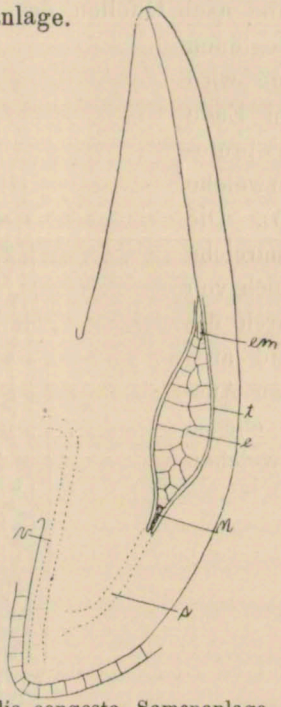

Fig. 43. Phacelia congesta. Samenanlage. *e* Endosperm, *t* Tapetum, *n* Nucellus, *s* Leitungsgewebe an der Chalaza, *v* Gefässbündel, *em* Embryo.

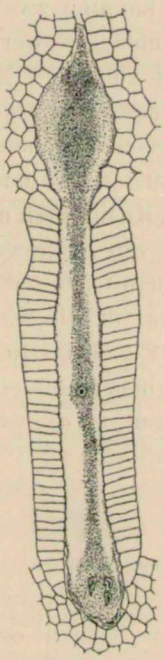

Fig. 44. Myoporum serratum Ausgebildeter Embryosack.

Der reife Embryosack ist stark verlängert und fast in seiner ganzen Länge von einem breiten Tapetum umzogen (Fig. 44). In der Mykropylenregion erstreckt er sich über das Tapetum in das Integument hinaus und bildet in letzterem eine umfangreiche Höhlung, in welcher der Eiapparat liegt. Der Endospermkern liegt nahe unterhalb der Mitte des Embryosacks. Das zwischenliegende Protoplasma ist gewöhnlich sehr dicht und enthält mehr oder weniger Stärke. Antipoden sind vorhanden, gewöhnlich aber schon sehr in Auflösung begriffen; auch der Nucellus in der Chalazaregion des Samens ist zur Zeit der Befruchtung nahezu oder vollständig aufgelöst und dadurch

1) Untersucht wurde von Prof. Goebel in Westaustralien gesammeltes Alkoholmaterial.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0305-7

der erste Anlass zu einem Auswuchs in das Integument gegeben. Das aus der Placenta eintretende Gefässbündel erstreckt sich bis nahe an die Basis des Embryosacks (Fig. 45). Zu gleicher Zeit ist die befruchtete Eizelle durch eine Verlängerung der Suspensorzelle nach abwärts gerückt worden und von zahlreichem Endosperm umgeben (Fig. 46, 47). Bei der Untersuchung nach Quellen der Nahrungsaufnahme konnten zwei bestimmte Regionen wahrgenommen werden. Die eine wird gebildet von dem Nährgewebe am Ende des Gefässbündels, wo sich besonders protoplasmareiche Zellmassen vorfinden, in welche das Haustorium eindringt (Fig. 45). Die andere Region ist eine protoplasmareiche Region von Zellgeweben, welche sich von dem Auswuchs der Mikropyle durch die Placenta in die Fruchtknotenwand ausdehnt (Fig. 48). Die Zellen um den Auswuchs haben schleimige Wände, ebenso diejenigen an der Chalaza, bei welchen

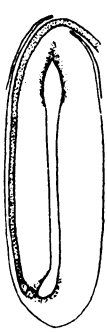

Fig. 45. Myoporum serratum. Samenanlage kurz nach der Befruchtung. Schattirte Theile stellen protoplasmareiche Zellen dar.

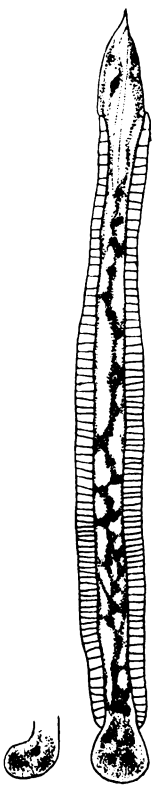

Fig. 46. Myoporum serratum. Verlängerter Zustand des Embryosacks mit jungem Endosperm. Die Basis des Embryosacks biegt sich gegen das Ende des Gefässbündels.

jedoch die Verschleimung erst später eintritt. Das Integument ist ausnahmslos arm an Inhaltsstoffen. Die Endospermentwickelung ist ungleichmässig, da sie in der Mitte des Embryosacks in ausgedehnterem Masse eintritt wie in den übrigen Theilen, wodurch eine Verbreiterung desselben in seinem mittleren Theile hervorgerufen wird (Fig. 49, 50, 51). Das Tapetum, das sich über den ganzen Embryosack erstreckt, mit Ausnahme der oben erwähnten Ausbuchtungen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0306-3

oder Haustorien, erfährt an dem verbreiterten Theile eine ziemlich starke Auflösung. Die in dem oberen Theil des verlängerten Abschnittes eingebettete Eizelle ist in diesem Stadium von dem sie umgebenden Endosperm noch schwer zu unterscheiden. Dieses ist seinerseits je nach seiner Lage wieder verschieden geartet, indem es sich nun auch in den beiden engeren Theilen an der Chalaza und Mikropyle allmählich erweitert und ausserdem reich an Inhaltsstoffen wird, wodurch es sich ebenfalls von dem mittleren Theile wesentlich unterscheidet. Dieser Reichthum an Material erklärt sich aus der innigen Berührung mit dem Nährgewebe dieser beiden Regionen, die die Anhäufung im Endosperm bedingen. Jetzt ist auch der Embryo, obwohl er zu dieser Zeit noch sehr klein ist, leicht wahrnehmbar (Fig. 51).

Fig. 47. Myoporum serratum. Micropylenende des Embryosacks mit verlängertem Suspensor.

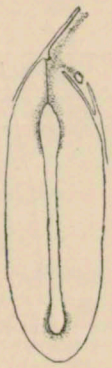

Fig. 48. Myoporum serratum. Embryosack kurz nach der Befruchtung. Die schattirten Theile stellen Nährgewebe dar.

Fig. 49 zeigt den Unterschied in den verschiedenen Theilen des Embryosacks bei Myoporum serratum. Die Endospermzellen des oberen Theils sowie Suspensor und Vorembryo sind nicht gezeichnet.

Die weitere Entwickelung besteht wahrscheinlich nur in dem weiteren Wachsthum des Endosperms und des Embryos bis zum völligen Aufbrauch des Integuments, was aber wegen mangelhaften Materials nicht weiter verfolgt werden konnte.

Globulariaceae.

Aus dieser kleinen, aber sehr interessanten Familie gelangte Globularia cordifolia zur Untersuchung. Die hängende anatrope Samenanlage

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0307-9

enthält einen cylindrischen Embryosack, dessen Basis in das einzige Integument hinabgewachsen ist und dabei eine Form darstellt, wie sie Fig. 52 zeigt. Der Nucellus ist zu dieser Zeit vollständig absorbirt. Das Tapetum ist niemals sehr gross und in diesem Stadium sehr kurz,

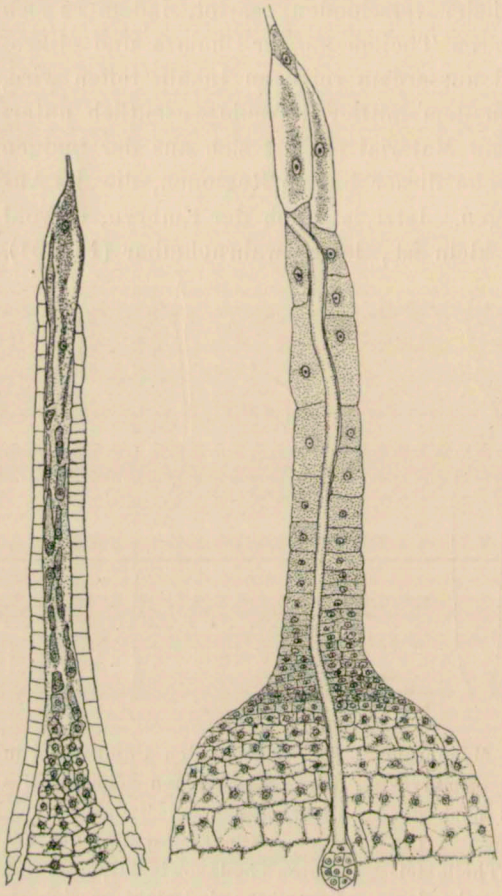

Fig. 50 u. 51. Myoporum serratum. Successive Stadien in der Entwickelung der oberen Theile des Embryosacks. In Fig. 50 ist der Suspensor und Vorembryo nicht von dem umliegenden Endosperm zu unterscheiden.

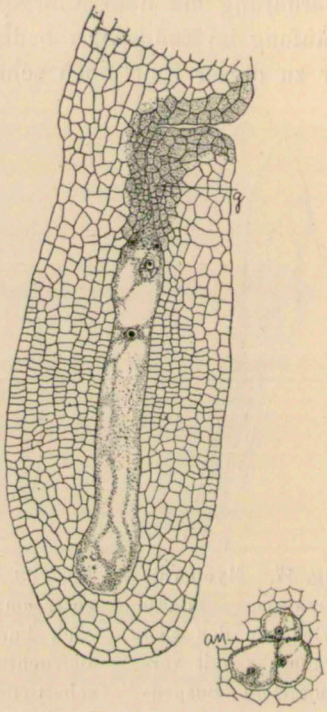

Fig. 52. Globularia cordifolia Ausgebildeter Embryosack. *g* Nährgewebe, *an* Antipoden.

so das der Eiapparat in dem oberen Theil wie in einem kleinen, verlängerten Auswuchs des Embryosacks liegt. Die Synergiden sind klein und liegen oberhalb der Eizelle. Der Endospermkern befindet sich in einiger Entfernung weiter unten und innerhalb der Begrenzung des Tapetums. Die Antipoden im äussersten Ende des Embryosacks

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0308-4

sind oft in einem Längsschnitt nicht zu sehen, da sie in seitlichen Ausbuchtungen liegen, in welchen sie sich durch Zellwände als grosse blasenförmige Zellen abgrenzen (Fig. 52 *an*). Dies ist charakteristisch und findet in keiner der untersuchten Familien eine Parallele. Die in die peripherische Lage von Protoplasma eingebetteten Kerne bleiben bis in ganz späten Stadien der Endospermentwickelung sichtbar, gehen aber dann zu Grunde. Die centrale Region des Integuments zeigt eine cambiumartige Anordnung ihrer Zellen, deren rasche Vermehrung in longitutinaler Richtung eine Verlängerung der Samenanlage und dadurch eine Verlängerung des Embryosacks herbeigeführt hat. In der Nähe der Mikropyle zeigt sich ein gut ausgebildetes Nährgewebe, das später bei der Bildung des Endosperms betheiligt ist (Fig. 52 *g*).

Nach der Befruchtung theilt sich der Endospermkern so, dass ein Kern in der oberen Region des Embryosacks zurückbleibt, der andere gegen die Antipodenregion hinab-

Fig. 53. Erste Theilung des Endospermkerns.

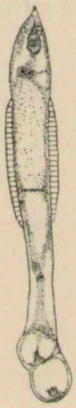

Fig. 54. Weitere Entwickelung des Endospermkerns und Bildung der Scheidewand.

Fig. 55. Embryosack, in welchem vier Kerne um die Eizelle herum liegen.

wandert (Fig. 53). Sobald dieser das untere Ende des Tapetums erreicht hat, bildet sich eine Querwand in der Mitte des Embryosacks, während die Kerne nochmals eine Theilung erfahren (Fig. 54). Der obere Theil ist dazu bestimmt, den Embryo und das Endosperm zu tragen, während der untere als Haustorium dient. Das Endosperm entwickelt sich ziemlich rasch und es finden sich bald Kerne nahe der Querwand, während andere, vier an der Zahl, auf den vier Seiten der Eizelle zu liegen kommen (Fig. 55). Diese bewegen sich nach

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0309-3

aufwärts gegen den Mikropylenkanal, die Eizelle verlängert sich nach abwärts und zugleich verschwinden die Synergiden und der untere Theil des Mikropylenkanals erweitert sich ein wenig. Das obere Ende des Embryosacks wächst in den Mikropylenkanal hinaus als eine weite Röhre, in welche die vier unterdessen etwas vergrösserten Kerne zu liegen kommen (Fig. 56). Der übrige Theil des Endosperms ist ebenfalls nach aufwärts gewandert, aber in der Nähe des Tapetumendes plötzlich abgebrochen und bildet dort Gewebe (Fig. 56 und 57), in welches der zu dieser Zeit schon vorhandene Embryo eingebettet liegt. Ueber ihm wächst die Aussackung oder das Haustorium immer mehr in die Länge, bis dadurch die Oeffnung des Mikropylenkanals erreicht und schliesslich sein oberstes Ende mit dem über dem Mikropylenkanal befindlichen Gewebe in Berührung kommt (Fig. 57). Die weitere Ausdehnung desselben erstreckt sich nicht nur in die Dicke, sondern auch in die Länge, indem es nach oben, unten und nach den Seiten sich zwischen das Gewebe einschiebt und sich schliesslich über das ganze obere Ende der Samenanlage ausbreitet. Während dieser ganzen Zeit bleibt das Haustorium in unmittelbarer Verbindung mit den darunterliegenden Endospermzellen, deren immer reicher werdender Inhalt von

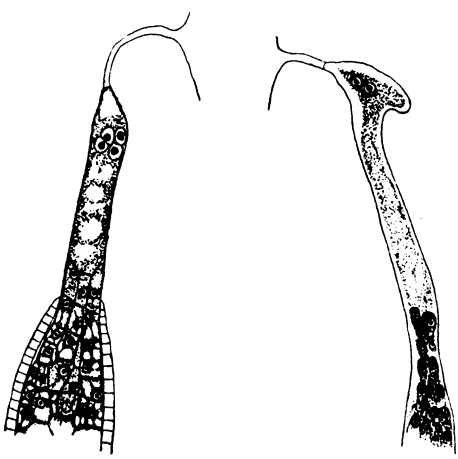

Fig. 56, 57. Globularia cordifolia. Stadien in der Entwickelung des Mikropylenhaustoriums.

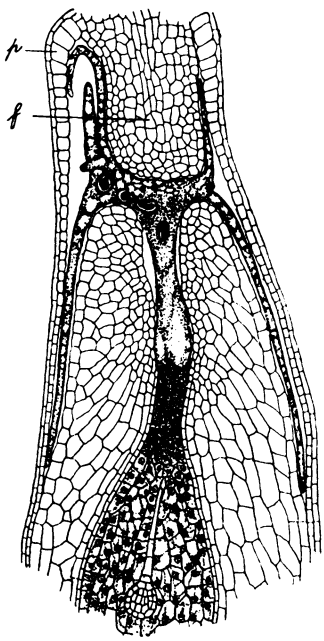

Fig. 58. Globularia cordifolia. Das Mikropylenhaustorium und der obere Theil des Embryosacks. *f* Funiculus, *p* Palissadenzellen des Fruchtknotens. Dieser Längsschnitt ist rechtwinkelig zu dem der Fig. 56 und 57 gerichtet.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0310-4

seiner wirksamen Thätigkeit Zeugniss gibt. In welch ausgiebiger Weise die Weiterentwickelung des Haustoriums vor sich geht, zeigt Fig. 58, welche einen Längsschnitt senkrecht zu der Raphe und Mikropyle einschliessenden Ebene darstellt. Sobald nämlich die Berührung der Fruchtknotenwand erfolgt ist, treibt das Haustorium fadenförmige Auswüchse, welche theils zwischen den jungen Samen und

Fig. 59. Netzförmige Verdickungen auf den Zellwänden der Palissadenzellen des Fruchtknotens.

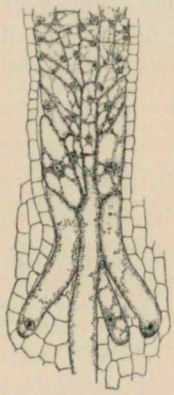

Fig. 61. Globularia cordifolia. Verlängerte basale Endospermzellen zur Bildung eines Haustoriums.

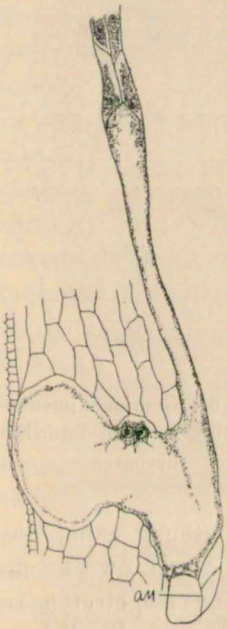

Fig. 60. Globularia cordifolia. Chalazahaustorium mit dem Seitenauswuchs. *an* Antipoden.

Fig. 62. Globularia cordifolia. Chalazaende der Samenanlage, in dem viele Haustorien sich gebildet haben. *an* Antipoden.

die Fruchtknotenwand hinabwachsen, theils aufwärts längs des Funiculus gegen die Placenta sich erstrecken. Die Kerne jedoch bleiben stets in der Centralmasse des Protoplasmas und sind durch eine äusserst unregelmässige Gestalt ausgezeichnet. Ihre Zahl, ursprünglich vier, kann zuletzt auf sieben oder vielleicht mehr anwachsen. Diese Veränderungen am

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0311-0

Haustorium stehen im Zusammenhang mit denen am Suspensor, indem durch Verlängerung seiner Zellen der Embryo bis nahe in das Centrum der Endospermmasse vorgeschoben wurde. Auch die begrenzende Fruchtknotenwand zeigt Veränderungen, die namentlich in einer bedeutenden Verlängerung der obersten Zellen bestehen, wodurch eine palissadenförmige Zelllage entsteht, die von dem Funiculus weg an Breite abnimmt. Sie sind arm an Inhalt und besitzen schleimige Wände (Fig. 58*p*). Da diese Erscheinung nur in der Gegend des

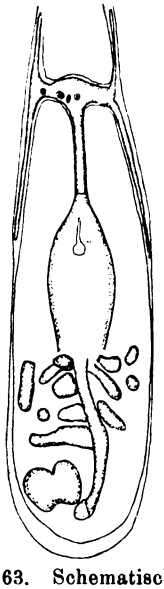

Fig. 63. Schematischer Längsschnitt durch die Samenanlage in den Stadien der Fig. 58 und 62.

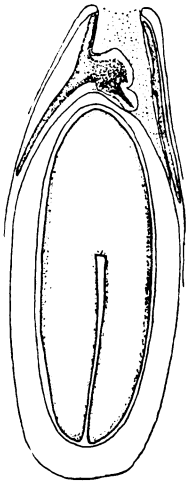

Fig. 64. Fast reifer Samen, in welchem noch ein Theil des Mikropylenhaustoriums erhalten ist.

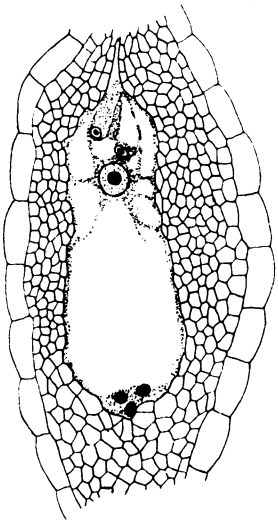

Fig. 65. Gentiana pneumonanthe. Ausgebildeter Embryosack.

Mikropylenhaustoriums eintritt, so liegt die Vermuthung nahe, dass diese Veränderung in Gestalt und Inhalt der Zellen zum Zwecke der Leitung der Nährstoffe aus der Fruchtknotenwand eingetreten ist. In älteren Stadien zeigen diese Zellen eine netzförmige Verdickung ihrer Wände, wie sie oft bei Tracheiden beobachtet wird und die mit Jodfuchsin eine tiefrothe Färbung annehmen (Fig. 59). Weitere Veränderungen in der Mikropylenregion bestehen ausschliesslich in einer Zunahme des Haustoriums an Grösse in seinen Ausläufern, wie in seiner Centralmasse und das Endresultat ist eine allmähliche Auflösung des Funiculus, bis schliesslich auch die Thätigkeit des Haustoriums beendigt und dieses von dem nach oben nachrückenden Endosperm mit dem Integument aufgebraucht wird (Fig. 64).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0312-5

Während sich an der Mikropyle die im Vorstehenden geschilderten Vorgänge abspielten, hat auch das Haustorium an der Chalaza sich in dem umgebenden Integument stark ausgebreitet. In früheren Stadien finden wir auch hier nur eine röhrenförmige Verlängerung des Embryosacks, die gerade nach abwärts bis nahe an das Ende der Samenanlage vordringt, aber schon frühzeitig durch eine Wand abgetrennt wird (Fig. 55). Dieselbe enthält dann die drei Antipoden in dem äussersten unteren Ende. Da sie jedoch keine besondere Bedeutung erlangen, gehen sie allmählich zu Grunde. Ausserdem sind in dem Haustorium noch zwei oder mehr Endospermkerne vorhanden, welche vor der Bildung der Scheidewand in dasselbe eingewandert sind. Diese Kerne bewegen sich nach abwärts gegen das untere Ende des Haustoriums, wo wahrscheinlich durch ihre Anwesenheit eine starke Auflösung der seitlich gelegenen Integumentzellen eingeleitet wird. Das Resultat ist bald eine beträchtliche Aussackung des Haustoriums, welches durch das Integument hindurch in kurzer Zeit gegen die äussere Fruchtknotenwand stossen kann. Dieser Process setzt sich so lange fort, bis eine sehr grosse Höhlung, wie in Fig. 60, geschaffen ist. Eine Vermehrung der Kerne scheint jedoch nicht einzutreten, doch ähnlich wie in der Mikropylenregion eine starke Vergrösserung derselben. Unterdessen ist die junge Masse des oberen Endosperms nach abwärts gegen die Scheidewand gewachsen und hat Zellen zuerst in zwei Verticalreihen gebildet, die aber später in vielen Reihen angeordnet liegen. Bald beginnen auch die unteren Zellen dieser Endospermmasse sich zu verlängern und nach abwärts in das umliegende Integument zu wachsen, wobei zugleich die Kerne an Grösse zunehmen und in die Enden der Zellen wandern, welche später lange gebogene Schläuche darstellen. Die oberhalb liegenden Endospermzellen verlängern sich ebenfalls und erfahren eine ähnliche Umwandlung zur Röhrenform, bis schliesslich das ganze benachbarte Integument durch ein gut entwickeltes System von Endospermschläuchen durchbohrt und eine rasche Auflösung ihrer Zellen eingeleitet ist (Fig. 61 und 62). Die weiteren Stadien zeigen nur die abwärts wachsende Hauptmasse des Endosperms und schliesslich die Absorption alles herumliegenden Gewebes.

Wie aus der Arbeit von Hofmeister (9) zu ersehen ist, scheint eine ähnliche Trennung des Embryosacks in einen oberen und unteren Theil bei Globularia vulgaris vor sich zu gehen. Er sagt von dieser Art, „das unterste Zellenpaar desselben (Endosperm) streckt sich sehr beträchtlich in die Länge“ (10), was auf ein Haustorium in der Chalaza-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0313-1

region hinweist. Seine Abbildung eines jungen Stadiums dieser Art zeigt die langen fraglichen Zellen und auch den Beginn des Haustoriums an der Mikropyle, unter welchem das schon gebildete Endospermgewebe liegt.

Eine von Wettstein ausgesprochene Verwandtschaft der Globulariaceae mit den Scrophulariaceae, die von Dr. Balicka-Iwanowska bearbeitet wurden, scheint sich, wenn wir ihre Abbildungen mit den von mir gefundenen Resultaten vergleichen, zu bestätigen, namentlich mit Bezug auf das gut ausgebildete Haustorium in der Mikropylenregion, das sich durch Ausdehnung und Gestalt von dem bei Globularia wenig unterscheidet. Die Chalazaregion zeigt einen Auswuchs des Endosperms, aber von geringer Ausdehnung.

Gentianaceae.

Hofmeister (10), der über einen Vertreter dieser Familie, Gentiana ciliata, arbeitete, gab seiner Arbeit zwar keine Abbildungen bei, es unterliegt jedoch keinem Zweifel, dass es sich bei der untersuchten Art um eine normale Samenentwickelung handelt. Auch bei den von mir untersuchten Arten, Gentiana cruciata, G. asclepiadea,

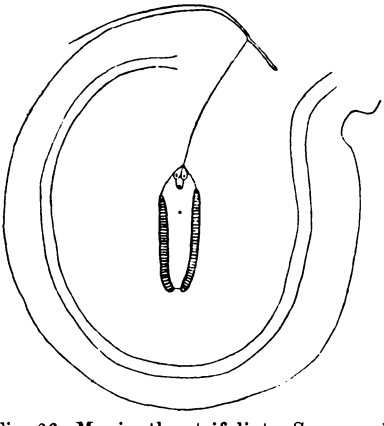

Fig. 66. Menianthes trifoliata. Samenanlage.

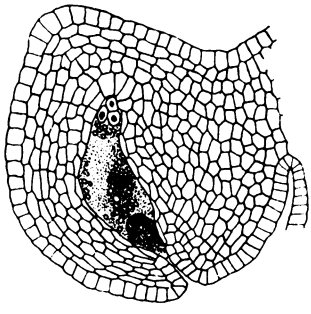

Fig. 67. Vincetoxicum officinale Ausgebildeter Embryosack.

G. pneumonanthe, G. Germanica, Erythraea elodes, E. Centaurium und Menyanthes trifoliata, konnte ich mit Ausnahme der letzten fast vollständige Uebereinstimmung finden. Als Typus für die eingehendere Beschreibung soll Gentiana pneumonanthe genommen werden. Es ist kein Tapetum und nur ein einziges Integument vorhanden,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0314-7

welches nach der Befruchtung nicht wesentlich durch die Vermehrung seiner Zellen anwächst (Fig. 65). Die Antipoden bleiben nur kurze Zeit nach dem Beginn der Endospermentwickelung erhalten. Dieses ordnet sich zuerst peripherisch an, und zwar in der Gegend des Embryos etwas dichter, bald aber füllt es den Embryosack vollständig aus. Dabei wird das Integument allmählich aufgebraucht, bis die grosszellige Epithellage, welche zur Bildung der Testa Verwendung findet, erreicht ist. Ein Gefässbündel ist nicht vorhanden.

Bei Menyanthes unterscheidet sich die Samenanlage von der des Typus der Gentianaceae. Ein gut ausgebildetes Tapetum kleidet den Embryosack aus, erstreckt sich jedoch nicht bis zum Eiapparat, der in einem Auswuchs des Embryosacks liegt (Fig. 66). Die Samenanlage ist scheibenförmig und wird in ihrer ganzen Länge von einem gut ausgebildeten Gefässbündel durchzogen. Die Zellen an der Basis des Embryosacks haben eine auffallend radiale Anordnung. Das Endosperm ist von vornherein solid und auch die weitere Entwickelung des Samens ist normal.

Die Gattung Menyanthes ist deshalb auch schon von Warming (15) als Typus einer Unterabtheilung — die Menyantheae — angesehen worden. Ebenso theilt Gilg (3) die Familie in zwei Gruppen, von denen eine von den Menyantheae gebildet wird. Auch durch die meinerseits gefundenen Differenzen wird es wahrscheinlich, dass man aus den Untergruppen der einen Familie vielleicht nicht ohne Grund zwei eigene Familien aufzustellen berechtigt ist.

Asclepiadaceae.

Aus dieser Familie war mir Material von Vincetoxicum officinale, Asclepias Cornuti und A. incarnata zugänglich und zwar zeigten dieselben in dem Haupttheil der Entwickelung vollständige Uebereinstimmung, weshalb Vincetoxicum als Typus durchgeführt werden soll.

Die Samenanlage ist verhältnissmässig klein und enthält ausserdem Stärke, während seine übrigen Elemente, wie Eiapparat, Endospermkern und Antipoden, vorhanden sind (Fig. 67). Im Gefolg der Befruchtung beginnt ein rasches Wachsthum des Integuments in die Dicke, die hauptsächlich durch die Vermehrung der Zellen, aber auch durch ihre Vergrösserung zu stande kommt und zwar erfolgt dieses Wachsthum so rasch, dass ein Wachsthum des Embryosacks anfangs im Vergleich dazu kaum bemerkbar ist (Fig. 68). Die namentlich durch das Wachsthum des Integuments in einer Ebene entstandenen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0315-3

abgeplatteten Samenanlagen liegen in dem Ovar dachziegelartig übereinander.

Das Endosperm füllt nach seiner Entwickelung den Embryosack ganz mit festem Gewebe aus. Seine Zunahme geschieht auf Kosten des umliegenden Integuments, wobei dasselbe jedoch seinen regelmässigen Umriss beibehält. Die befruchtete Eizelle beginnt sich schon zu theilen, bevor noch viel Endosperm sich angehäuft hat, auch bildet sie nicht zuerst die gewöhnlich auftretende Zellreihe. Die ersten Theilungen des Suspensors erzeugen dagegen ein kegelförmiges Gewebe, welches sich in den Winkel zwischen Embryosack und Mikropyle einschiebt (Fig. 69). Sobald diese Papille ein wenig grösser

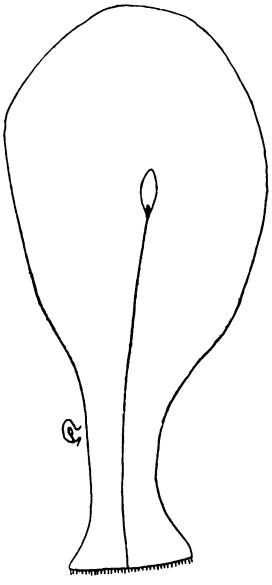

Fig. 69. Vincetoxicum officinale. Beginn der Entwickelung des basalen Suspensorgewebes. *e* Endosperm.

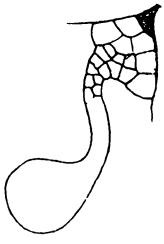

Fig. 68. Vincetoxicum officinale. Zwei schematisch dargestellte Stadien in der Entwickelung des Integuments und des Embryosacks. Die kleine Figur ist im gleichen Verhältniss gezeichnet wie die grosse.

Fig. 70. Ausgebildeter Zustand des Suspensorgewebes.

wird, entwickelt sich an ihrem Ende der fadenförmige untere Theil des Suspensors des jungen Embryos, der dadurch nach abwärts in das Endosperm hineingeschoben wird (Fig. 70). Seine verbreitete Basis, welche gegen das Integument und das zunächstliegende Endosperm nach oben stösst, hat unzweifelhaft einen physiologischen Zweck, indem durch dieselbe die absorbirende Oberfläche des Suspensors vergrössert wird. Eine ähnliche Ausbildung des Suspensors wurde auch von Hofmeister bei Cynanchum nigrum beobachtet, aber nach

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0316-8

seiner Beschreibung scheint er ausgedehnter zu sein, da er sagt: „Oft noch ehe die um die ersten freien Kerne desselben (Endosperm) entstandenen Zellen zu Parenchym sich vereinigen, formt sich das befruchtete Keimbläschen durch eine Reihe von Längs- und Quertheilungen zu einer Zellgewebemasse um, welche das obere Drittheil des Embryosacks vollständig einnimmt."

Die weitere Entwickelung von Vincetoxicum besteht in der Absorption des Integuments bis auf die äussersten Zellen, aus welchen die Samenschale gebildet wird. Während dieser Vorgänge kommt die verbreitete Basis des Suspensors, welche jedoch nicht mehr grösser wird als dies in Fig. 70 gezeigt ist, mehr und mehr in das Endosperm hinein zu liegen, bis sie schliesslich von demselben umgeben ist, um zuletzt auch absorbirt zu werden. Der reife Same zeigt einen in Endosperm eingebetteten Embryo und ist von einer aus der äussersten Lage des Integuments und wenigen darunterliegenden und zusammengedrückten Zellen bestehenden Samenschale umgeben.

Asclepias incarnata und A. Cornuti folgen diesem Entwickelungsgange fast vollständig, nur verbreitet sich bei ihnen das basale Ende des Suspensors nicht zu einer breiten Zellmasse.

Apocynaceae.

In einer Arbeit Hofmeister's (10) über eine Art dieser Familie gibt er an, dass sich dieselbe von Asclepias nicht wesentlich unterscheidet und in der That konnte das bezüglich der normalen Entwickelung der beiden von mir untersuchten Arten Amsonia salicifolia und Apocynum androsaefolium festgestellt werden; das Weiterwachsen des Integuments nach der Befruchtung wie bei Asclepias und Vincetoxicum konnte jedoch nicht beobachtet werden.

Amsonia zeigt ein gut ausgebildetes Tapetum, der Embryosack ausser den in besonderer Weise ausgebildeten Integumentzellen an der Mikropylen- und Chalazaregion nichts Bemerkenswerthes (Fig. 71). In der Chalazaregion beginnt schon bald, nachdem die peripherische Lage des Endosperms sich etwas vergrössert hat, eine rundliche Masse von Zellen sich auszubilden, welche gerade neben dem basalen Theil des Tapetums liegt (Fig. 72 i). Ein kurzes Leitungsgewebe, dessen Zellen schon frühzeitig verschleimen, liegt darunter, während darüber das Endosperm gelagert ist. Dadurch werden die zunächstliegenden Integumentzellen zusammengedrückt und diese Zellmasse, die selbst längere Zeit unversehrt bleibt, theilweise von verschleimtem Gewebe umgeben (Fig. 72 *g*). Das Endosperm wächst nun nach abwärts

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0317-4

und absorbirt sie langsam, indem es schliesslich seitlich um die oben genannte Zellmasse herumwächst. Die lange Erhaltung dieser Zellmasse übt jedenfalls eine Art auflösender und absorbirender Thätigkeit aus, ähnlich wie ein Tapetum. Sie bleibt jedoch nicht so lange erhalten, als das Tapetum selbst und wird schon in einem verhältnissmässig jungen Entwickelungsstadium vollständig aufgelöst.

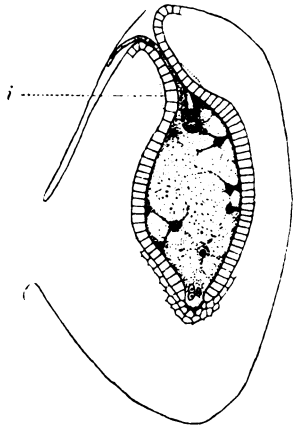

Fig. 71. Amsonia salicifolia. Embryosack mit jungem Endosperm. *i* protoplasmareiches Integument.

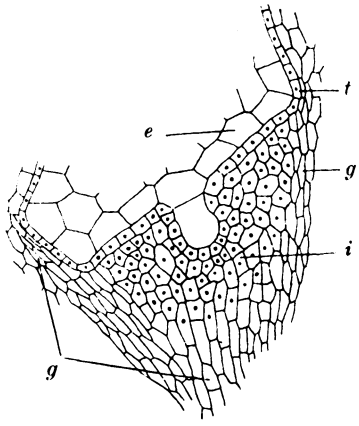

Fig. 72. Amsonia salicifolia. Chalazaregion. *i* die längere Zeit erhalten bleibenden Integumentzellen, *g* Integumentzellen mit verschleimten Wänden, *t* Tapetum, *e* Endosperm.

Eine ähnliche Zellmasse, die sich aber durch bedeutend dichteren Protoplasmainhalt ausgezeichnet, tritt auch in der Mikropylenregion auf (Fig. 71 *i*). Auch diese ist mehr oder weniger von schleimigen und zusammengedrückten Zellen umgeben und bleibt gleichfalls längere Zeit erhalten, was auf eine zweifellos gleiche Bedeutung schliessen lässt. Die Auflösung des Integuments durch die Thätigkeit des Tapetums dauert bis zur Bildung der aus einigen Lagen des Integuments bestehenden Samenschaale, die einen in viel Endosperm eingebetteten schmalen Embryo einschliesst.

Apocynum androsaefolium unterscheidet sich von Amsonia wesentlich nur durch das Fehlen des Tapetums oder besonderer Digestionszellen sowie die frühere Entwickelung des Embryos.

Oleaceae.

Das zur Verwendung gelangte Material erstreckte sich auf fünf Gattungen mit acht Arten: Fraxinus excelsior, Forsythia suspensa,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0318-0

Syringa vulgaris, S. dubia, S. Josikaea, Ligustrum vulgare, L. Ibota und Fontanesia Fortunei. Von diesen konnte jedoch nur bei Fraxinus excelsior und Syringa vulgaris die ganze Samenentwickelung erhalten werden. Ligustrum lieferte junge Samen, in welchen beträchtliche Mengen von Endosperm vorhanden waren, aber sie fielen noch vor der Samenreife ab, und es soll daher Fraxinus excelsior als Grundlage für die Darstellung genommen werden. Die Blüthen dieser Art erscheinen sehr frühzeitig im Frühling, schon vor den Blättern, und wurden zuerst kurz nach der Reifezeit der Antheren gesammelt. Die Untersuchung der Samenanlage zeigte zu dieser Zeit, dass der Archesporzellkern bisher nur eine Theilung erfahren hatte, weshalb zwei Kerne vorhanden waren, die in dem Nucellus nicht besonders tief eingebettet lagen (Fig. 73). Die weitere Entwickelung bis zur Reife verlief in normaler Weise und dauerte ungefähr 10—12 Tage. Der ausgebildete Embryosack zeigt eine dicke Lage von Tapetenzellen, von denen die obersten zwei Theilungen in ihrer Querrichtung erfahren haben. Die zwei Kerne, welche den Endospermkern bilden sollen, liegen etwas unterhalb der Eizelle, während am Grunde des Embryosacks der noch übrig bleibende Nucellus und die Antipoden gelagert sind.

Ein Gefässbündel dringt durch den Funiculus ein und erstreckt sich später fast um die ganze Samenanlage herum (Fig. 74). Nach der Befruchtung geht die Endospermentwickelung rasch vor sich und bildet frühzeitig festes Gewebe. Im Verlauf der Entwickelung der Eizelle bildet sich ein Vorembryo mit einem Suspensor, um den sich bald reichliches Endosperm ansammelt, welches seinen Weg in den unteren Theil des Mikropylenkanals genommen hat, dessen zwei Seiten sich deshalb ein wenig erweitern. Dieses Endosperm ist bei weitem am protoplasmareichsten im ganzen Embryosack. Unterdessen hat sich die Samenanlage stark verlängert, und mit ihr der Embryosack, dessen Hohlraum in diesem Stadium eine bedeutende Menge von Endospermgewebe enthält. Das Integument wächst nur ein wenig in die Dicke und zeigt im Längsschnitt lange in der Längsrichtung angeordnete Zellreihen. Die Basis des Embryosacks ist ausgezeichnet durch eine Masse von dunkel gefärbten Zellen mit verschleimten Wänden, um welche sich radiale Zellreihen anschliessen, die gegen das Gefässbündel verlaufen. Nur in jungen Stadien ist das Tapetum von dem umgebenden Integument viel verschieden, auch übt es auf dasselbe keine besonders auflösende Thätigkeit aus, obgleich es mit den zunächst liegenden Integumentzellen protoplasmareicher ist als

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0319-8

alle übrigen, welche weiter vom Embryosack abliegen. In den älteren Stadien tritt eine Vergrösserung des Integuments ein, jedoch nicht mehr wie früher durch Zelltheilung, sondern durch Ausdehnung der Zellen, wodurch die Anordnung der Zellen in Reihen aufgehoben wird. Die weitere Entwickelung verläuft normal, und schliesslich ist alles Integument bis auf die äussersten Lagen, welche zur Bildung der Samenschale verwendet werden, aufgebraucht. Im reifen Samen findet sich ein Embryo, der nur ungefähr die Hälfte desselben einnimmt.

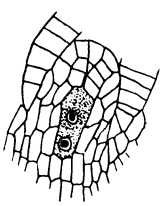

Fig. 73. Fraxinus excelsior. Der Nucellus mit sehr jungem Embryosack.

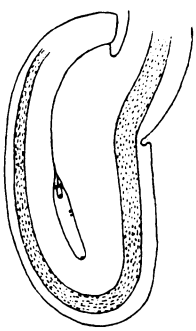

Fig. 74. Fraxinus excelsior. Samenanlage zur Zeit des ausgebildeten Embryosacks.

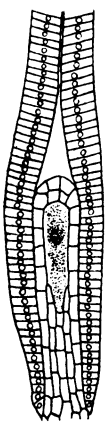

Fig. 75. Forsythia suspensa. Der Nucellus und die Archesporzelle zur Zeit, in der sich die Blüthe öffnet.

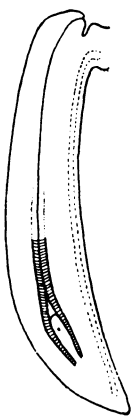

Fig. 76. Forsythia suspensa. Samenanlage zur Zeit, in der sich die Blüthe öffnet.

Die Samenanlage bei Forsythia suspensa ist viel kleiner und wie bei Fraxinus ist auch hier zur Zeit, in der sich die Blüthe öffnet, ein unentwickelter Embryosack vorhanden (Fig. 75). Zwischen den breiten, säulenförmigen Zellen der Tapetenschicht liegt der cylindrische Nucellus, dessen oberer Theil die grosse Archesporzelle enthält. Westermaier (16) hielt früher fälschlicherweise dieses Nucellusgewebe für Endosperm bildendes Gewebe, „primordiales Endosperm", hervorgegangen aus Antipodenzellen, veröffentlichte aber später eine Berichtigung dieser Ansicht (17).

Später theilt sich der Kern der Archesporzelle in zwei, noch später in vier und acht Tochterkerne in normaler Weise. Der ausgebildete Embryosack ist sehr lang und eng und seine zwei Polkerne besitzen einen grossen Abstand vom Eiapparat. Die ganze Entwickelung bis hierher vollzieht sich bevor die Blumenblätter abfallen, aber da bei der Gartenform keine Befruchtung eintritt, fallen die Blüthen nach

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0320-9

dem Verstäuben des Pollens ab. Eine Befruchtung tritt auch bei Syringa dubia nicht ein, ausserdem besitzt sie einen unvollständig entwickelten Embryosack, wenn sich die Blüthe öffnet, dessen Entwickelung aber schon etwas weiter fortgeschritten ist, wie bei Forsythia suspensa. Bei Fontanesia Fortunei, Syringa vulgaris, S. Josikaea, Ligustrum Ibota und Ligustrum vulgare ist der Embryosack in entsprechenden Stadien der Blüthenentwickelung stets ganz reif.

Wie schon erwähnt, kam Syringa vulgaris zur Samenreife. Schon sehr bald nach dem Abfallen der Blüthenhülle tritt im Fruchtknoten ein sehr rasches Wachsthum ein und in der kurzen Zeit von zwei Wochen erreichen dieselben eine beträchtliche Grösse. Die Fruchtknotenwand ist fleischig und die abgeplatteten jungen Samen sind sehr zart. Der Embryosack ist gross und von festem, obgleich zartem Endospermgewebe erfüllt, in welchem zu dieser Zeit ein sehr kleiner Embryo liegt, welcher von tiefgefärbten Endospermzellen umgeben ist. Das Integument ist bedeutend gewachsen und zeichnet sich durch eine auffallend schwammige Beschaffenheit aus, welche wahrscheinlich die Ursache des raschen Grössenwachsthums ist. Hier dagegen ist im Gegensatz zu Fraxinus das Tapetum von den umliegenden Integumentzellen leicht zu unterscheiden und durch Protoplasmareichthum ausgezeichnet. Die Entwickelung ist normal und endigt mit der Absorption des Integuments bis auf die Testa, welche aus mehreren zusammengedrückten Lagen von Integumentzellen besteht.

Caprifoliaceae.

Ohne Beigabe von Abbildungen beschreibt Hofmeister (10) in Kürze Viburnum und Lonicera. Auch Guignard bildet nur eine Art von Lonicera ab und auch davon nur den Embryosack. Als Ergänzung beobachtete ich noch Sambucus racemosa, S. nigra, Symphoricarpus racemosus, Viburnum tinus, V. opulus, V. lantana und Diervilla japonica. Bei allen diesen Arten, mit Ausnahme von Symphoricarpus, wird der Fruchtknoten nicht ganz von der Samenanlage ausgefüllt. Nach der Befruchtung tritt ein rasches Wachsthum des Fruchtknotens ein, zu gleicher Zeit aber ein geringes Wachsthum der in demselben enthaltenen Samenanlage. Die Früchte haben dadurch so ziemlich ihr Wachsthum beendigt, während die grosse Höhlung in denselben von dem wachsenden Samen langsam ausgefüllt wird, was meist nicht vor seiner Reife eintritt. Schon in frühen Stadien der Entwickelung tritt eine Verhärtung der inneren Lagen der Fruchtknotenwände ein, wodurch im reifen Zustande Steinfrüchte gebildet werden. Bei Sym-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0321-5

phoricarpus racemosus füllen sowohl Samenanlage wie reifer Samen die Höhlung des Fruchtknotens schon während der ganzen Entwickelung aus. Die Samenentwickelung bei Sambucus racemosa soll näher betrachtet und mit den anderen untersuchten Arten verglichen werden. Im reifen Embryosack ist kein deutliches Tapetum vorhanden, da viel Nucellus erhalten bleibt, der von dem Tapetum und Integument schwer zu unterscheiden ist, und bis gegen die Basis der Samenanlage erstreckt sich ein Gefässbündel. Nach der Befruchtung entwickelt sich das Endosperm langsam, noch langsamer aber der Embryo. Das Endosperm bildet schon frühzeitig während der Auflösung des Nucellus festes Gewebe und erst jetzt wird auch das Tapetum deutlich. Die Zellen des Integuments nehmen an Grösse zu, diejenigen des Tapetums dagegen nur an Zahl, so dass dasselbe sich nicht nur durch die Kleinheit seiner Zellen, sondern auch durch seinen Inhaltsreichthum deutlich abhebt. Ein Haustorium ist nicht vorhanden, doch liegt zwischen der Basis des Embryosackes und dem Gefässbündel ein Nährgewebe. Sonst ist die Samenentwickelung normal. Das Integument wird langsam absorbirt, bis die aus vergrösserten Zellen mit dicken Wänden bestehende Samenschale erreicht ist. Der schmale Embryo nimmt in reifen Samen ungefähr drei Viertel der Länge des Samens ein und ist von zahlreichem Endosperm umgeben.

Sambucus nigra bietet kaum bemerkenswerthe Verschiedenheiten, nur das Nährgewebe an der Chalaza besitzt einen Strang verlängerter Leitungszellen, welche bei Sambucus racemosus nicht vorhanden waren.

Bei Symphoricarpus racemosus ist das Integument dicker und das Tapetum in der reifen Samenanlage gut abgegrenzt; ebenso bei Diervilla japonica und den Arten von Viburnum. Bei Viburnum tritt trotz des Vorhandenseins eines Gefässbündels kein Leitungs- oder Nährgewebe an der Chalaza auf. Bei Viburnum tinus ist der wachsende Samen nach der Endospermentwickelung stark gefaltet und die Testa zeigt daher im Querschnitt des reifen Samens deutlich ein radienförmiges Eindringen von der Peripherie aus. Der Embryo ist sehr klein.

Lobeliaceae.

Die mit den Campanulaceae sehr nahe verwandten und nach Schönland (3) sogar vereinigten Lobeliaceae zeigen deshalb auch viele gemeinsame Punkte mit jenen, wenn auch die beiden Arten von Lobelia, welche mir zur Untersuchung vorlagen, mit den von Dr. Balicka-Iwanowska (1) gefundenen Thatsachen bei den

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0322-1

Campanulaceae genügend Verschiedenheiten aufweisen, um eine ausführliche Beschreibung zu verdienen. Eine der Arten, Lobelia excelsa aus Ceylon[1]), lieferte das Material nur für die jüngeren Stadien der Samenentwickelung und es zeigte sich dabei ein ausgebildeter Embryosack, welcher in Fig. 77 zur Darstellung gelangt. Derselbe unterscheidet sich nicht wesentlich von dem von Campanula. Ausserdem sind an der Basis noch einige ungelöste Kerne als Rest der aufgelösten Antipoden vorhanden. Die Samenanlage zeigt ein mässig dickes Integument, zu dessen Basis ein Gefässbündel hinführt. Die Synergiden sind im Vergleich zur Eizelle sehr lang, haben aber kleine Kerne. Die Endospermentwickelung beginnt mit der Theilung des

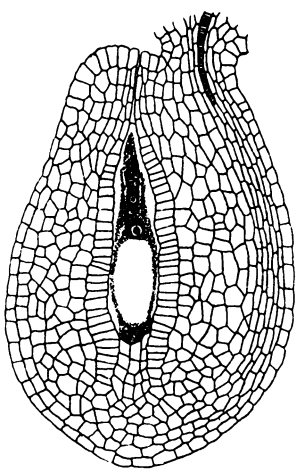

Fig. 77. Lobelia excelsa. Längsschnitt der Samenanlage zur Zeit des ausgebildeten Embryosacks.

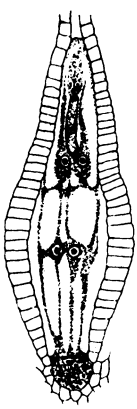

Fig. 78. Lobelia excelsa. Erste Theilungen des Endospermkerns.

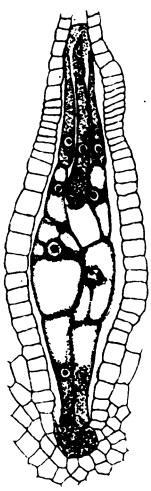

Fig. 79. Lobelia excelsa. Weitere Entwickelung des Endosperms.

Mutterkernes in zwei Theile, von denen der eine gegen die Basis des Embryosacks wandert und hier, ebenso wie der obere Theil, nochmals eine Theilung erfährt (Fig. 78). Die zwei oberen stellen sich auf jede Seite der jetzt etwas verlängerten Eizelle. In diesem Stadium ist der Nucellus verschwunden und mit ihm die Reste der Antipoden, während die Integumentzellen an der Basis des Tapetums schleimige Wände zeigen. Die oberen zwei Endospermkerne bilden Zellen mit langen, einseitigen Auswüchsen, welche sich gegen die Mikropyle erstrecken. Eine weitere Theilung derselben tritt nun nicht mehr ein, jedoch wandern sie mit dem Protoplasma, das mehr und mehr an

1) Alkoholmaterial gesammelt von Herrn Prof. Goebel.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0323-7

Dichte zunimmt, langsam nach aufwärts. Die anderen Endospermkerne erfahren eine rasche Vermehrung, und sehr bald ist ein festes Gewebe gebildet, welches sich bis zu den zwei dicht mit Protoplasma gefüllten Zellen erstreckt (Fig. 79). Die Basis des Endosperms besteht aus zwei langen Zellen, welche auf einer Masse von aufgelösten Integumentzellen aufliegen und sich von den anliegenden Zellen durch ihren reichen Protoplasmainhalt unterscheiden. Durch Wachsthum des Endosperms nach unten und durch eine Absorption des verschleimten Integuments kommen diese Zellen in den ursprünglich von den verschleimten Integumentzellen erfüllten Hohlraum zu liegen und zeichnen sich ausserdem durch ihr starkes Färbungsvermögen aus. Sie liegen in enger Verbindung mit den Zellen in der Chalazaregion, nahe dem Ende des Gefässbündels, und dienen als Haustorium, welches die Nährstoffe aus diesen Zellen aufnimmt und zu den darüber liegenden Endospermzellen führt (Fig. 82 und 83).

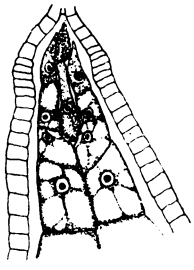

Fig. 80. Lobelia excelsa. Beginn des Mikropylenhaustoriums. Die beiden obersten Endospermzellen beginnen sich auszubreiten.

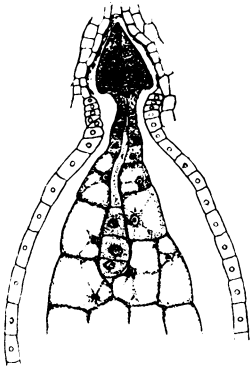

Fig. 81. Lobelia excelsa. Mikropylenhaustorium. Die Endespermzellen desselben sind durch Verschrumpfung von den unterliegenden Mikropylen losgerissen.

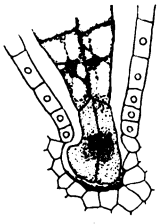

Fig. 82. Lobelia excelsa. Beginn des Haustoriums an der Chalaza.

In der Mikropylenregion tritt eine ähnliche Erscheinung auf. Die beiden Endospermzellen, welche gegen die Mikropyle wanderten, gehen immer weiter, bis sie das Ende des Tapetums erreicht haben und in eine Höhlung zu liegen kommen, die durch Absorption der Zellen entstanden ist, die am untersten Ende des Mikropylenkanals gelegen waren (Fig. 80, 81). Die Synergiden liegen zuerst zwischen diesen beiden Zellen, welche jedoch nach der Absorption der Synergiden einander gegenüber zu liegen kommen. Ihre Bedeutung ergibt sich nicht nur aus dem Reichthum ihres Inhalts, sondern auch aus den zunächst liegenden Endospermzellen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0324-3

Der Embryo ist unterdessen infolge einer Verlängerung des Embryoträgers in das Endospermgewebe hinab zu liegen gekommen (Fig. 81). Aeltere Stadien als die ausgebildeten konnten nicht erhalten werden, aber es ist wahrscheinlich, dass die weitere Entwickelung nichts wesentlich Neues bietet, wie sich bei der Untersuchung einer anderen Art, Lobelia Cliffordiana zeigte, welche viele gemeinsame Punkte aufwies und von welcher nahezu alle Stadien zugänglich waren. Der Embryosack ist ganz der gleiche, auch das Endosperm entwickelt sich zu Anfang in beinahe der gleichen Weise. Zwei Endospermzellen, die dichtes Protoplasma haben, bewegen sich gegen die Mikropyle, aber eine kleine Verschiedenheit macht sie auffallend. Sie gehen nämlich nicht ganz bis über das Ende des Tapetums in die Höhlung hinauf, sondern senden nur die verlängerten Ausstülpungen des Protoplasmas in dieselbe hinein (Fig. 84). Schliesslich

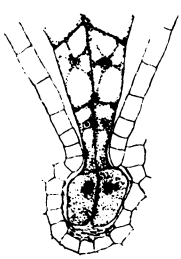

Fig. 83. Lobelia excelsa. Chalazahaustorium.

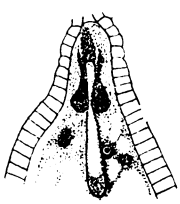

Fig. 84. Lobelia Cliffordiana. Anfang der Bildung des Mikropylenhaustoriums aus den beiden obersten Endospermzellen.

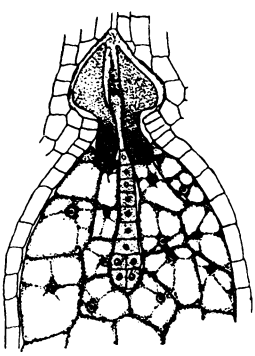

Fig. 85. Späterer Zustand wie bei Fig. 84.

breiten sie sich in allen Richtungen aus, während die Kerne tragenden Theile nach abwärts hängen (Fig. 85). Diese Theile haben einen dichteren Inhalt als die oberen und führen Nahrung zu den darunterliegenden Endospermzellen (Fig. 87). Diese das Haustorium an der Mikropyle bildenden Endospermzellen liegen in jungen Stadien rings um die überbleibenden Synergiden und den Embryoträger und bilden daher auf dem Querschnitt zwei halbkreisförmige Figuren (Fig. 86). Dies stimmt mit dem, was für Campanula bekannt ist, ziemlich überein, nur finden wir, dass dort vier Endospermkerne an der Haustoriumbildung sich betheiligen. Die zwei Zellen, welche bei Lobelia excelsa betheiligt sind, liegen im Ganzen höher als die von Lobelia Cliffordiana, dadurch, dass sie keine Kerne tragenden Auswüchse nach abwärts aussenden.

Das Haustorium an der Chalaza zeigt ebenfalls einen kleinen

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0325-8

Unterschied. Statt der zwei Endospermzellen, welche den unteren Theil des Embryosacks einnehmen und auf den zunächstliegenden schleimigen Zellen des Integuments zu liegen kommen, finden wir hier nur eine einzige (Fig. 89). Diese Zelle drückt auf die anderen und bald füllt sie den engen Zwischenraum zwischen dem Ende des Tapetums aus. Nun sind auch die Antipoden und der Nucellus verschwunden und der Embryosack erhält einen sackförmigen Auswuchs in die darunterliegenden Integumentzellen, in welchen der basale Theil der Endospermzelle liegt. Ein entsprechendes Stadium ist auch bei Campanula rotundifolia beschrieben, wo sich aber ein basaler Theil ohne Kern von einer darüberliegenden Zelle, die den Kern trägt, abschliesst. Aeltere Stadien zeigen darüberliegend ein festes Endospermgewebe und die einzige Endospermzelle an der Basis hat sich in der Chalaza ausgebreitet und an derselben ist ebenfalls ein kerntragender und ein kernfreier Theil zu unterscheiden (Fig. 90), wie in der Mikropylenregion, aber nicht wie bei Lobelia excelsa, wo die beiden Zellen vollständig in den Hohlraum sich hinein erstrecken.

Fig. 86. Querschnitt des Mikropylenhaustoriums zur Zeit des Stadiums von Fig. 85.

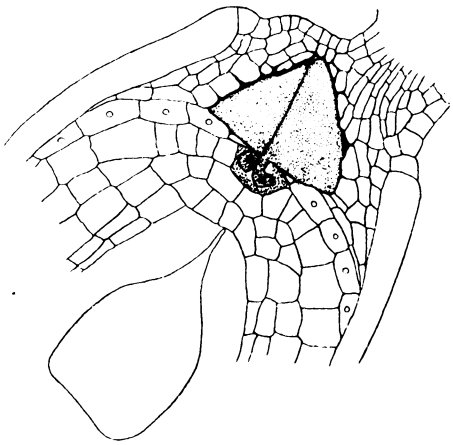

Fig. 87. Lobelia Cliffordiana. Ausgebildetes Mikropylenhaustorium.

Die Antipoden gehen bei den beiden Species sehr bald zu Grunde, während sie bei Campanula rotundifolia einige Zeit erhalten bleiben, obgleich sie offenbar keinem physiologischen Zwecke dienen.

Goodeniaceae.

Die zur Untersuchung gelangten Vertreter dieser australischen Familie[1]) bestanden in den beiden Arten der Gattung Scaevola, S. attenuata und S. Königii. Von ersterer konnten nur theilweise ausgewachsene Samen erhalten werden, dagegen zeigte Scaevola Königii sowohl jüngere wie ältere Stadien. Die beiden Arten stimmen in ihrer Samenentwickelung wesentlich überein, aber da S. attenuata für

1) Alkoholmaterial gesammelt von Prof. Goebel.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0326-4

die ersten wichtigeren Stadien geeigneter war, so soll mit dieser die Betrachtung begonnen werden. Die Samenanlage besitzt ein dickes Integument und füllt deshalb das Fruchtknotenfach vollständig aus. An dem Funiculus tritt ein Gefässbündel ein und läuft fast vollständig um die abgeplattete Samenanlage herum. Der Embryosack bildet eine schmale Zelle, die von einem sehr protoplasmareichen Tapetum umgrenzt ist, mit Ausnahme des Mikropylenendes, an welchem er in das Integument etwas erweitert vorgeschoben ist und den ebenfalls ziemlich kleinen Eiapparat einschliesst (Fig. 91). Der Endospermkern befindet sich in der Mitte des Embryosacks, am unteren Ende liegen die drei Antipoden und etwas Nucellus. Die dem Tapetum zunächstliegenden Integumentzellen zeichnen sich durch grossen Protoplasmareichthum aus, die an dem Auswuchs der Mikropyle jedoch besitzen verschleimte Wände und färben sich stark. Das untere Ende des Embryosacks wächst nach abwärts bis der Nucellus aufgebraucht ist, jedoch nicht weiter in das Integument hinein, um ein Haustorium zu bilden. Aber ein radienförmiger Strang von Leitungsgewebe, der

Fig. 88. Lobelia Cliffordiana. Mikropylenhaustorium von oben gesehen.

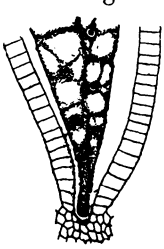

Fig. 89. Lobelia Cliffordiana. Anfang des Chalazahaustoriums.

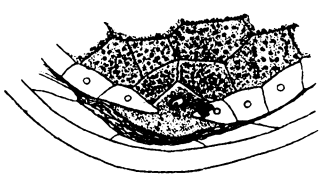

Fig. 90. Lobelia Cliffordiana. Vorgerücktes Stadium des Chalazahaustoriums.

sich nach abwärts in das Integument ein Stück weit ausdehnt, bezeichnet diese Stelle (Fig. 92). Das Integument selbst ist bis auf die schon erwähnten Theile nicht besonders reich an Inhalt. Nach der Befruchtung tritt eine Verlängerung des Suspensors ein, wodurch sich der Embryo in den vom Tapetum begrenzten Theile des Embryosacks nur durch geringes Anwachsen unterscheidet (Fig. 93). Die Wirkung des Haustoriums ist theilweise unzweifelhaft durch die protoplasmareichen Zellen des Mikropylenkanals bedingt, welcher als Leitungsbahn von den reich ausgerüsteten Zellen in der Nähe des Funiculus dient (Fig. 94).

Bei Scaevola Königii bleiben beim Vorrücken des Endosperms die Zellen des Mikropylenkanals, sowie die um das Haustorium, viel länger erhalten als das umliegende Gewebe. Fig. 95, welche einen Längsschnitt durch einen nahezu reifen Samen darstellt, zeigt dieses

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0327-0

Verhalten. In diesem ältesten Stadium ist das Integument bis auf eine dünne peripherische Lage aufgebraucht.

Compositae (Calendula).

Bei der Untersuchung dieser Gattung wurde dieselbe nicht als Vertreter der Compositen betrachtet, denn die verschiedenen Gattungen dieser Familie können bekanntlich in der Bildung des Embryosackes bedeutend von einander abweichen. Dieselbe wurde gewählt, weil Hofmeister (10) bei ihr von einem Auswuchs des Embryosacks spricht, der von der Wanderung einer Synergide begleitet ist. Diese so interessante Thatsache wurde von Hofmeister nur mit einer kurzen Bemerkung ohne Abbildungen abgehandelt. Die erste ausführlichere Arbeit über Calendula stammt von Tulasne (12). Er beobachtete den Auswuchs des Embryosackes an seinem Mikropylenende, hielt denselben aber für eine Verlängerung des Suspensors. Seine Abbildungen zeigen denselben auch, indem dessen basale Zelle den elliptischen Auswuchs in die Mikropylenregion darstellt. Thatsächlich ist auch der Suspensor lang, namentlich zeigt seine basale Zelle nach der Befruchtung eine beträchtliche Verlängerung, wodurch der Vorembryo in die Mitte des Embryosacks vorgeschoben wird. Hofmeister (10) nimmt von dem Fehler Tulasne's

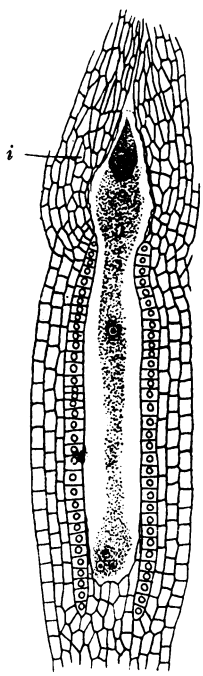

Fig. 91. Scaevola attenuata. Ausgebildeter Embryosack.

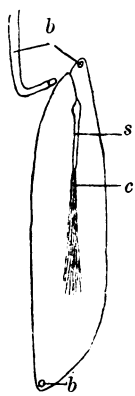

Fig. 92. Scaevola attenuata. Schematischer Längsschnitt der Samenanlage. *s* Embryosack, *b* Gefässbündel, *c* Leitungsgewebe.

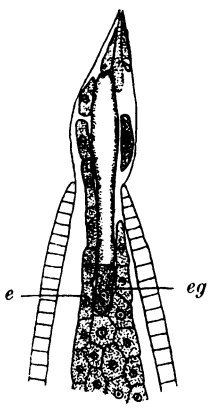

Fig. 93. Scaevola attenuata. Oberes Ende des Embryosacks. *e* Endosperm, *eg* Eizelle mit verlängerter Suspensorzelle.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0328-6

Notiz und sagt: „Ein sehr auffallendes Verhalten zeigt bei Calendula das bei den anderen Arten nach der Befruchtung alsbald verschwindende obere unbefruchtete Keimbläschen; es wächst, während das untere befruchtete zum Vorkeim sich entwickelt, nach oben zu einem grossen ellipsoidischen Schlauche aus, der, die Wände des Mikropylenkanals zerstörend, in diesen sich eindrängt: ein auffälliges Anhängsel des inzwischen mit Endosperm erfüllten Embryosacks, diesem an Länge oft beinahe gleich". — Dies wurde auch von Hegelmaier (7) angenommen, indem er mit Bezug auf die Synergiden sagt: „Bekanntlich vergrössert sich bei Calendula die eine von ihnen in der Folge zu einem noch weiter das Endostom auseinander treibenden Sack".

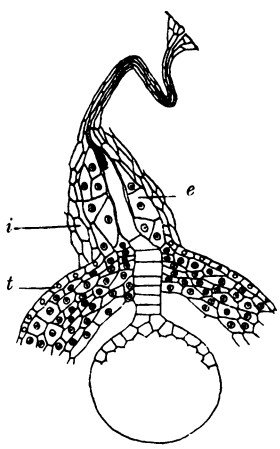

Fig. 94. Vorgerückteres Stadium als das bei Fig. 93. *e* Endosperm des Haustoriums, *i* stark gefärbte Integumentzellen mit verschleimten Wänden, *t* Tapetum.

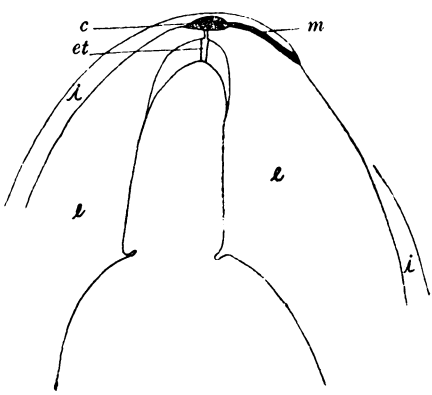

Fig. 95. Scaevola Königii. Durchschnitt des fast reifen Samens. *e* Endosperm, *et* Embryoträger, *i* Integument, *c* zusammengedrücktes Haustorium, *m* Zellen des Mikropylenkanals.

Alle untersuchten Arten, Calendula lusitanica, C. officinalis, C. aegyptiaca, C. palestina, C. persica, C. malacitana und C. Cristagalli, zeigten den Auswuchs an der Mikropyle. Für eine nähere Beschreibung wählte ich Calendula lusitanica, von der auch die Abbildungen genommen wurden.

Im reifen Embryosack finden wir die Grundelemente wie bei nahezu allen Compositen (Fig. 96). Das Tapetum ist breit und nimmt gegen das Chalazaende an Breite zu. Seine auflösende Thätigkeit auf die Integumentzellen lässt sich schon in frühen Stadien erkennen, trotzdem noch kein Endosperm entwickelt wird. Die zwei Synergiden sind von normaler Grösse und im oberen Theile des Embryosacks

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0329-4

in einer geringen Erweiterung des unteren Endes des Mikropylenkanals gelagert. Ein Theil des Protoplasmas wird an der Spitze der Synergiden partiell abgeschnürt, eine Thatsache, auf welche Hegelmaier (7) bei Helianthus schon aufmerksam gemacht hat. Dass die Höhlung, in welcher diese Theile liegen, durch Auflösung erzeugt wurde, folgt daraus, dass die Integumentzellen längs ihrer Wände schon deutliche Zeichen von Auflösung ersehen lassen.

Bei der Befruchtung geht eine Synergide zu Grunde und ihr Kern wird schliesslich aufgebraucht. Später nun erweitert sich die kleine Ausbuchtung des Embryosacks am Ende rasch und die andere Synergide beginnt sich nach aufwärts in dieselbe hinein zu bewegen (Fig. 97, 98). Die Ausbuchtung (oder das Haustorium) wächst jedoch nicht längs des ganzen Mikropylenkanals weiter, sondern nur an dessen einen Seite, gegen die Spitze des Integuments. Beträchtliche Mengen von Protoplasma begleiten den Synergidekern bei seinem Vorrücken und manchmal kommt es vor, dass auch die andere Synergide ihn mit ihrem in Auflösung begriffenen Kern begleitet.

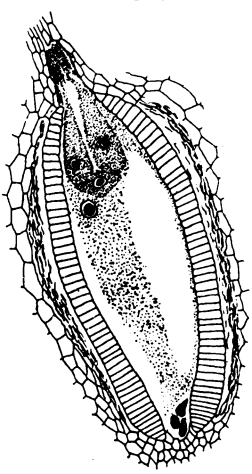

Fig. 96. Calendula lusitanica. Ausgebildeter Embryosack.

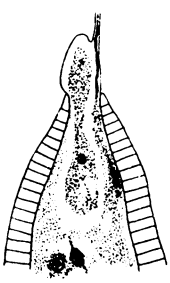

Fig. 97. Anfang der Synergidenbewegung.

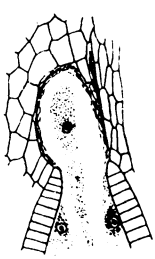

Fig. 98. Einwanderung der Synergiden in den Auswuchs.

Die Synergide nimmt jedoch keinen besonderen Platz im Haustorium ein, findet sich aber häufig an dem oberen Ende desselben, welches beständig durch seine auflösende Thätigkeit auf die Integumentzellen sich vergrössert (Fig. 99). So finden wir, dass eine Synergide die Thätigkeit ausübt, welche gewöhnlich in solchen Fällen nur von Endosperm erfüllt wird. In älteren Stadien tritt ausser einer Vergrösserung des Haustoriums, welches schliesslich bis zur äussersten Grenze des Integuments reicht, keine besondere Veränderung mehr ein. An der Synergide kommt weder Theilung noch Wandbildung zu Stande. Manchmal wird auch eine unabhängige Protoplasmamasse

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0330-5

im Haustorium gefunden, welche wahrscheinlich aus dem Protoplasma der anderen Synergide stammt oder noch dem Protoplasma zugehört, das ursprünglich im jungen Auswuchs vorhanden ist.

Unterdessen hat sich das Endosperm rasch entwickelt und ist im früheren Stadium besonders durch zwei oder mehr Protoplasmafortsätze um die Kerne ausgezeichnet. Es füllt bald den oberen Theil des Embryosacks aus und erstreckt sich nach oben gegen den engen Kanal, der zu dem Haustorium führt (Fig. 99). Auffallend dabei ist, dass hier das weitere Vordringen des Endosperms, das in vielen Fällen in solche Hohlräume eindringt, plötzlich gehindert wird. Es wird daher an dieser Stelle allmählich grösser und bildet schliesslich Gewebe, dessen Zellen von der Thätigkeit des Haustoriums dadurch Zeugniss geben, dass sie ausnahmslos reich an Inhalt sind. Die übrigen Endospermzellen breiten sich über die Innenseite des Tapetums aus. Anfangs bilden sie ein Netzwerk von Zellen, schliesslich aber füllen sie den Embryosack vollständig aus.

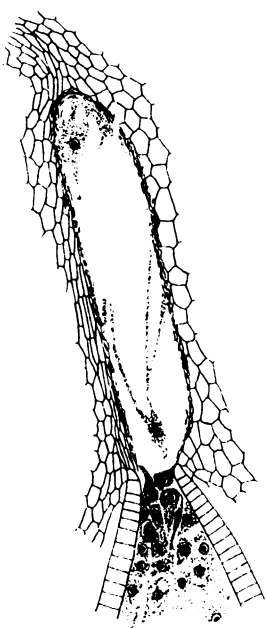

Fig. 99. Calendula lusitanica. Das Haustorium.

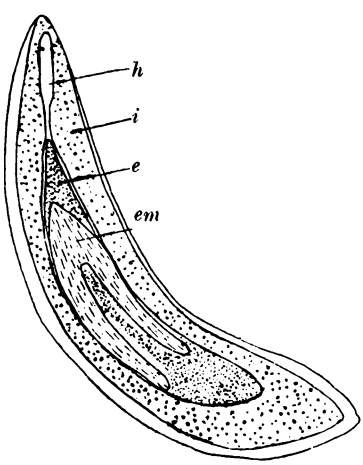

Fig. 100. Vorgerücktes Stadium. *em* Embryo, *e* Endosperm, *i* Integument, *h* Haustorium.

Wenn der Embryosack sich vergrössert, verringert sich die Grösse des Haustoriums. Letzteres wird jedoch nie vollständig aufgebraucht. Selbst im reifen Samen bleibt mit dem oberen Ende des Integuments auch ein Theil des Haustoriums erhalten. Sogar die Gegenwart der Synergide konnte noch in älteren Stadien beobachtet werden (Fig. 100).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0331-1

Durch die Thätigkeit des Tapetums erfahren die Integumentzellen eine Auflösung, hauptsächlich jene unterhalb des Chalazaendes, die sich ausserdem dadurch auszeichnen, dass sie bis auf weite Entfernung hin schleimig werden.

Der reife Samen enthält einen grossen Embryo ohne Endosperm.

Zusammenfassung.

Das Integument tritt bei allen untersuchten Sympedalen mit Ausnahme der Primulaceae und Plumbaginaceae in Einzahl auf. Wenn es eine beträchtliche Dicke besitzt, wie bei allen untersuchten Familien (ausser den Oxalidaceae, Geraniaceae und Plumbaginaceae), so dient es als ein locales Speichergewebe, obgleich auch bei den drei oben erwähnten Ausnahmen entweder das ganze innere Integument oder ein Theil davon aufgebraucht wird. Der Absorptionsprocess des Integuments wird immer durch einen Verlust seines Zellinhalts, während des Wachsthums des Embryosacks aber auch durch eine Zusammendrückung seiner Zellwände erreicht. Die Zusammenpressung ist bei den untersuchten Arten auch von einer mehr oder weniger starken Auflösung seiner Zellwände begleitet, wodurch schliesslich entweder ein vollständiges Verschwinden bis auf die Zellen der Samenschale eintritt oder eine dünne Lage zurückbleibt. Die Nahrungsstoffe des Integuments werden von dem Endosperm (resp. Embryo) einerseits und von der Samenschale andererseits verbraucht. Wenn das Integument eine beträchtliche Dicke besitzt, wie bei den meisten Sympetalen und auch bei Linum, so wird das Nahrungsmaterial gewöhnlich in höherem Grade von dem Endosperm als von der Samenschale verbraucht.

Nach der Befruchtung erfährt das Integument eine Zunahme seiner Grösse entweder durch Vermehrung und Vergrösserung der Zellen, wie bei den Geraniaceae, Linaceae, Asclepiadaceae, Globulariaceae und Oleaceae, oder nur durch Vergrösserung allein, wie bei den Oxalidaceae, Stackhousiaceae, Primulaceae und Polemoniaceae.

Eng an die Absorption des Integuments schliesst sich die Thätigkeit des Tapetums. Diese Zelllage umschliesst nicht nur den Embryosack, sondern dient auch dazu, Nahrungsmaterial von den umgebenden Integumentzellen disponibel zu machen und durch ihre Zellen durchzulassen. Für diese Thätigkeit liegen nicht nur in der vorliegenden Arbeit Beweise vor, sondern auch in denen von Guignard (5), Mlle. Goldflus (4) und Dr. Balicka-Iwanowska (1). Hegelmaier (7) war jedenfalls im Irrthum, wenn er es nur als einen Schutz für den Embryosack bezeichnete. Das Tapetum lässt sich leicht von den umgebenden

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0332-7

Integumentzellen durch eine Verschiedenheit seiner Grösse und reicheren Inhalt unterscheiden. Die auflösende Thätigkeit beginnt gewöhnlich nach der Befruchtung; sie kann jedoch vorher schon eintreten, wie bei Calendula. In den meisten Fällen bleibt das Tapetum bis nahe zur Samenreife erhalten und kann sogar im reifen Samen, wie bei den Linaceae, noch erhalten sein.

Die Synergiden verschwinden schon bald nach der Befruchtung, wahrscheinlich zu Gunsten des Endosperms, ausser bei Calendula, bei welcher eine in einen Auswuchs des Embryosacks an der Mikropyle eindringt.

Die Antipoden nehmen bei den untersuchten Arten an der Entwickelung des Embryosacks keinen Antheil, denn sie werden von dem Endosperm aufgezehrt. Bei Stackhousia können sie vor der Befruchtung Theilungen erfahren, aber scheinbar ohne physiologischen Zweck.

Das Endosperm entwickelt sich in den meisten Fällen zuerst als eine peripherische Lage, nur in wenigen Fällen, wie z. B. bei Phacelia congesta, Menyanthes und Vincetoxicum, erzeugt es gleich festes Gewebe. Die Zellen sind gewöhnlich einander gleich, können aber in der Nähe des Haustoriums oder Stranggewebes oder in der Nähe des Tapetums grösseren Inhaltsreichthum zeigen. Bei den Geraniaceae sind auch die Zellen um den Suspensor viel grösser als die übrigen.

Haustorien können auftreten, wenn das Integument nur mässige Dicke besitzt; die Umkehrung dieses Satzes gilt aber nicht, wie die Asclepiadaceae und Polemoniaceae zeigen. Auch das Vorhandensein eines Gefässbündels ist häufig begleitet von dem eines Haustoriums oder eines Stranggewebes an der Chalaza. Wo Haustorien entstehen, scheinen sie ihre ausgedehnteste Thätigkeit während der ersten Stadien der Samenentwickelung zu entfalten. Sie enthalten einen oder mehrere Kerne, welche mit Ausnahme von Calendula dem Endosperm ihre Entstehung verdanken. Diese erlangen oft bedeutende Grösse und färben sich stark. Gewebe wird nicht immer gebildet (Globulariaceae, Linaceae und Calendula), tritt aber bei den Myoporaceae, Goodeniaceae und Lobeliaceae auf. Wenn ein Mikropylenhaustorium vorhanden ist, tritt eine Verlängerung des Suspensors ein, wie bei den Myoporaceae, Globulariaceae, Lobeliaceae, Goodeniaceae, Calendula und nach Hofmeister (9), Guignard (5) und Dr. Balicka-Iwanowska (1) bei den Labiatae, Acanthaceae, Scrophulariaceae, Pedalinaceae, Plantaginaceae und Campanulaceae. Bei den Geraniaceae, wo der kurze

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0333-2

Arm des Embryosacks zur Absorption dient, ist der Embryo von dem verlängerten Suspensor in die grosse Höhlung vorgeschoben worden.

Wenn man nun die Samenentwickelung als eine allgemeine Basis der Systematik betrachten will, so findet man zahlreiche Schwierigkeiten, die dies als unmöglich erscheinen lassen. Von solchen können vor allem die geringen Strukturunterschiede erwähnt werden, besonders, wenn sie mit der grossen Zahl von Arten verglichen werden. Wenn die Samenentwickelung wirklich als ein Hilfsmittel für die systematische Unterscheidung in Betracht kommt, so gibt es in der That Fälle, in welchen sie nicht nur für die Unterscheidung von Arten, Gattungen und Familien brauchbar ist, sondern auch für die Entscheidung, ob es sich um verwandtschaftliche Beziehungen handelt oder nicht, besonders wenn die gewöhnlichen systematischen Charaktere zweifelhaft oder undeutlich sind. Selbst als Hilfsmittel für die Bestimmung von Arten hat die Samenentwickelung wegen ihrer oft nur kaum oder überhaupt nicht nachweisbaren Verschiedenheiten oft keine Bedeutung, wie z. B. die Fälle von Geranium, Polemonium und Calendula zeigen. Wo Haustorien eintreten, sind sie gewöhnlich so charakteristisch, dass sie allein oft genügende Anhaltspunkte bieten, Arten von einander zu unterscheiden, wie es bei den Arten von Linum und nach Dr. Balicka-Iwanowska bei denen von Plantago der Fall ist.

Was nun die Gattungen betrifft, so finden wir, dass die Charaktere im Allgemeinen bestimmter sind, wie bei Arten. Zuweilen aber treten Merkmale auf, welche bei zwei Gattungen einer und derselben Familie oft verschiedener sind als bei zwei oder mehr Familien. Der Typus der Samenentwickelung zum Beispiel von Polemonium, Gilia und Collomia einerseits, ist von dem von Phlox oder Leptosiphon andererseits verschiedener als der, welcher in den Familien der Campanulaceae, Lobeliaceae und Stylidiaceae auftritt. Polemonium, Gilia und Collomia haben eine normale Entwickelung mit einem Tapetum, Phlox dagegen hat kein Tapetum, besitzt aber ein auffallendes Leitungssystem an der Mikropyle, während Leptosiphon ein basales Haustorium und kein Tapetum besitzt. Peter (3) hat Leptosiphon mit Gilia vereinigt, die Samenentwickelungsmerkmale aber wären für eine Vereinigung derselben nicht günstig. Die Arten der Familien Campanulaceae, Lobeliaceae und Stylidiaceae zeigen eine sehr ähnliche Samenentwickelung und alle haben Haustorien an der Mikropyle und Chalaza, die von einander sehr wenig abweichen. Nach Dr. Balicka-Iwanowska (1) sind die untersuchten Gattungen der Scrophulariaceae nach der Struktur der Samenanlage und dem Vorhandensein

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0334-8

eines Haustoriums nicht schwer von einander zu unterscheiden. Die Samenanlage der Gattung Menyanthes ist trotz des Fehlens eines Haustoriums bei den Gentianaceae von der von Gentiana so sehr verschieden, dass es auch, wenn die gewöhnlichen systematischen Charaktere in Betracht gezogen werden, zweifelhaft ist, ob beide einer einzigen Familie einzureihen sind.

Wenn wir ferner einen Vergleich zwischen zwei oder mehr sich systematisch nahestehenden Familien anstellen, so finden wir, dass manchmal eine Gleichheit in ihrer Samenentwickelung vorhanden ist, welche deutliche Zeichen von Verwandtschaft trägt, während in anderen Fällen dies fast nicht vorzukommen scheint. Die Campanulineae, welche nach Warming (15) aus den Campanulaceae, Lobeliaceae, Stylidiaceae und Goodeniaceae bestehen, zeigen eine deutliche Aehnlichkeit bezüglich der drei ersten Familien. Alle besitzen ein Tapetum rings um das Mikropylenende, aus welchem der Embryosack in eine sackförmige Erweiterung auswächst, in die dann Endosperm eintritt, ein Haustorium zu bilden. Bei allen, mit Ausnahme der Goodeniaceae, entwickelt sich dieses erst nach der Befruchtung und ist in allen drei Fällen sehr ähnlich. Sie zeigen ferner sehr deutliche Haustorien an der Chalaza, die Goodeniaceae dagegen keines. Alle, mit Ausnahme der Stylidiaceae, haben ein Gefässbündel in der Samenanlage, und alle besitzen Endosperm im reifen Samen.

Die grössten Verschiedenheiten ergeben sich bei den Gruinales, welche aus Oxalidaceae, Linaceae, Geraniaceae, Tropaeolaceae, Balsaminaceae und wenigen kleinen Ordnungen bestehen, über die keine Litteratur gefunden werden konnte. Die Vertreter der ersteren finden sich in der vorliegenden Arbeit beschrieben, über die beiden anderen wurde schon von Hofmeister (8), Guignard (5) und Kayser (11) gearbeitet. Alle haben zwei Integumente und ein Gefässbündel. Die Oxalidaceae stimmen ausser in den beiden vorher erwähnten Punkten und einer normalen Entwickelung ohne Tapetum mit keiner der übrigen überein. Die Balsaminaceae haben eine normale Entwickelung und ein Tapetum. Die Linaceae und Tropaeolaceae besitzen Haustorien an der Chalaza, ausserdem zeichnet sich Tropaeolum durch einen gegabelten Suspensor aus. Die Geraniaceae stehen in ihrem System einzig da durch das Vorhandensein eines Leitungsgewebes an der Mikropyle und der Chalaza und einen sehr grossen Suspensor. Ein Tapetum ist bei allen, mit Ausnahme der Oxalidaceae, vorhanden, während Endosperm im reifen Samen nur bei den Oxalidaceae, Linaceae und manchmal auch bei den Geraniaceae auftritt.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0335-4

Diese Unterschiede lassen erkennen, dass, sofern die Samenentwickelung allein betrachtet würde, diese fünf Ordnungen wenig Verwandtschaft zeigten. Während nun erkannt ist, dass Schlüsse nur auf eine grosse Anzahl von Thatsachen aufgebaut werden dürfen, so ist es ersichtlich, dass eine Anwendung der Samenentwickelung nur dann berechtigt ist, wenn sie im Zusammenhang mit den gewöhnlichen systematischen Charakteren genommen wird, in zweifelhaften Fällen wohl auch mit Vortheil als Bestimmungsmittel in Betracht kommt.

München, pflanzenphysiol. Institut, Februar 1901.

Litteratur.

1. Dr. Gabrielle Balicka-Iwanowska, „Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certain Gamopetales". Flora 1899, Heft I.
2. Dr. H. Campbell, „Notes on the Structure of the Embryosack in Sparganium and Lysichiton." Bot. Gaz. Vol. XXVII, pag. 153—166.
3. Engler und Prantl, „Natürliche Pflanzenfamilien".
4. Mlle. Mathilde Goldflus, „Sur la structur et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées." Journal de Botanique, Tome XII, 1898.
5. Leon Guignard, „Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tegument seminal". Journ. de Bot. 7 Année No. 1, 1893 et seq.
6. Fr. Hegelmaier. „Ueber partielle Abschnürung und Obliteration des Keimsacks." Ber. d. D. bot. Ges. Bd. IX. Berlin 1891.
7. — — „Ueber den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung." Bot. Ztg. 1899 s. 805 et seq.
8. W. Hofmeister, „Die Entstehung des Embryo d. Phanerogamen." Leipzig 1849.
9. — — „Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen." Leipzig 1859.
10. — — „Neue Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen." Pringsh. Jahrb. I. Bd. Berlin 1858.
11. G. Kayser, „Beiträge zur Kenntniss der Entwickelungsgeschichte der Samen." Pringsh. Jahrb. 1893.
12. L. R. Tulasne, „Études d'embryogénie végétale." Ann. d. Sc. Nat. T. 12. 1849.
13. J. Vesque, „Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des Phanerogames Angiospermes." Ann. des Sc. Nat. Tome 8. 1878.
14. E. Warming, „De l'ovule." Ann. des Sc. Nat. Tome 5. 1878.
15. — — A Handbook of Systematic Botany. London 1895.
16. Max Westermaier, „Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe." Beitr. zur wiss. Bot. Bd. 1 Abth. 2. 1896.
17. — — „Berichtigung zu meiner Arbeit ‚Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe'." Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XIV Heft 1. 1896.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0336-0

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: 88

Autor(en)/Author(s): Billings F. H.

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntniss der Samenentwickelung. 253-318