

Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen.

V. Über zwei kritische Fälle der Endospermentwicklung (*Verbena* und *Triglochin*).

Von Karl Schnarf (Wien).

(Mit 2 Textabbildungen.)

Im Jahre 1920 brachte M. Kanda¹⁾ einige Mitteilungen über die Ontogenie zweier *Verbena*-Arten. Die darin enthaltenen Angaben über die Endospermentwicklung, die auch Dahlgren²⁾ aufgefallen sind, können nur dahin gedeutet werden, daß bei *Verbena* diejenige Art der Endospermanlage vorkommt, die als helobialer Typus bezeichnet wird. Denn der erste Teilungsschritt des primären Endospermkernes liefert zwei übereinanderliegende Zellen, die durch eine horizontale Wand geschieden werden. „The nucleus of the micropylar chamber gradually changes its position, moving toward the middle of the chamber, and soon afterward produces a great many of free nuclei (fig. 46, 47), around which walls are subsequently formed, beginning at the micropylar end. This mode of development of the endosperm correspondens to the third type in Hegelmaiers classification . . . The nucleus of the antipodal chamber moves toward the center of that chamber and increases in size, but does not undergo division for a long time (fig. 46, 47). The antipodal chamber elongates like a haustorial tube, extending to the chalazal extremity of the ovule, sometimes becoming exceedingly curved.“

Wenn ich auch der Ansicht bin, daß die helobiale und die vollkommen zellulare Endospermbildung in genetischem Zusammenhange stehen, erscheint doch die Angabe, daß bei *Verbena* der helobiale Typus vorkommen soll, wegen der — unwidersprochen — nahen Verwandtschaft der Verbenaceen mit den Labiäten³⁾ wenig wahrscheinlich. Überdies fehlt der helobiale Typus nicht nur bei den Labiäten⁴⁾, sondern

¹⁾ M. K a n d a, Field and Laboratory Studies of *Verbena*. (Bot. Gaz., 69., 1920, p. 54—71.)

²⁾ K. V. O. D a h l g r e n, Studien über die Endospermbildung der Kompositen. Svensk bot. Tidskr., 18., 1924, S. 177—203. Vgl. S. 190, Fußnote.

³⁾ Es ist in diesem Zusammenhang von Interesse, darauf hinzuweisen, daß das auffallende Vorkommen von Trichombildungen auf der Außenseite des Integumentes bei den Labiäten (vgl. meine in der nachfolgenden Fußnote angeführte Arbeit und die dort angegebene Literatur) bei den Verbenaceen sein Gegenstück hat (vgl. O. P o r s c h, Vogelblumenstudien, I., in Jahrb. f. wiss. Bot., 63., 1924, S. 663f. und Fig. 5).

⁴⁾ K. S c h n a r f, Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiäten. (Denkschr. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 94., 1907.)

innerhalb der Tubifloren überhaupt. Unter solchen Umständen trachtete ich, die Angaben M. Kandas nachzuprüfen. Da mir leider die von ihr untersuchten Arten nicht zur Verfügung standen, studierte ich *Verbena officinalis*.

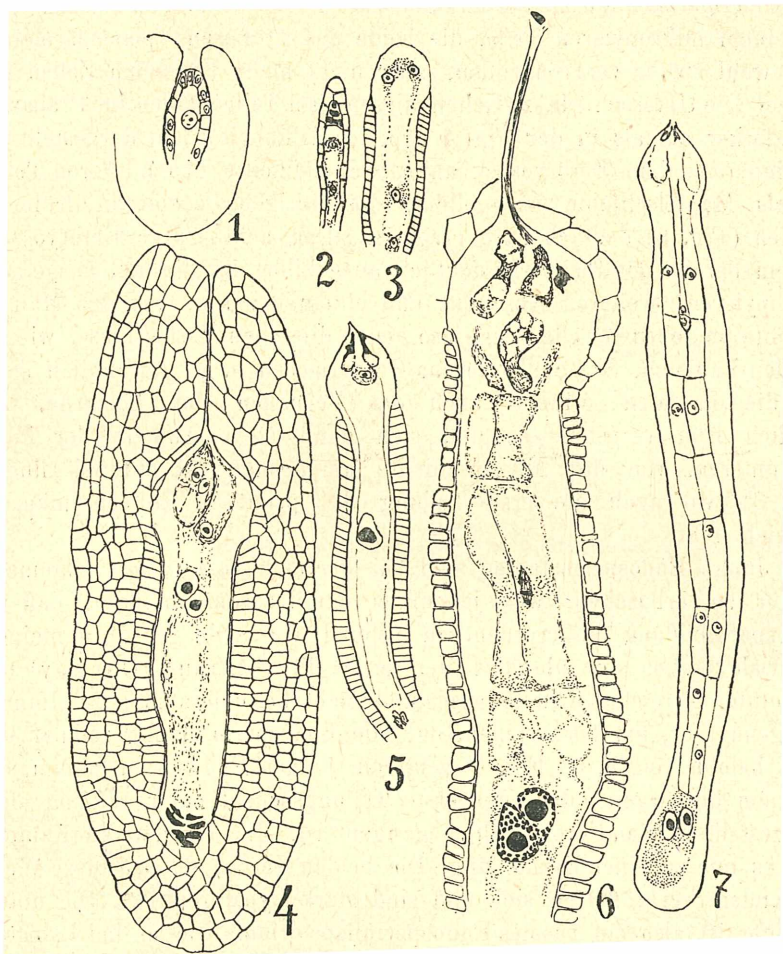


Abb. 1. *Verbena officinalis*. — Fig. 1. Samenanlage mit Archesporzelle. — Fig. 2. Nuzellus mit zweikernigem Embryosack; über diesem die degenerierten Makrosporen. — Fig. 3. Vierkerniger Embryosack mit Mantelschichte. — Fig. 4. Ovulum mit fertigem Embryosack. — Fig. 5. Embryosack mit sekundärem Embryosackkern. — Fig. 6. Junges Endospermstadium. — Fig. 7. Älteres Stadium.

(Vergrößerung: Fig. 1, 2, 3, 5, 7 230fach, Fig. 4 360fach, Fig. 5 400fach.)

Die Embryosackentwicklung von *V. officinalis* folgt ebenso wie die von B. Jönsson¹⁾ untersuchte *V. aubrietiae* dem Normaltypus

¹⁾ B. Jönsson, Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. (Acta Univ. Lundensis, 16., 1879/80.)

der Angiospermen (Fig. 1—4). Fig. 4 zeigt einen Schnitt durch eine ganze Samenanlage. Der Embryosack grenzt in diesem Stadium unmittelbar an das Integument, das denselben Bau besitzt, wie bei den Labiaten. Es besteht aus einem mittleren Abschnitt, dessen Zellen klein sind und meristematischen Charakter haben, aus einem chalazalen und aus einem mikropylaren Teile, die beide aus größeren, plasmaärmeren, sich wohl später vergrößernden, aber nicht mehr teilenden Zellen bestehen. Die Unterschiede zwischen diesen drei Teilen fallen im Präparate viel stärker auf als in der Fig. 4, wo der Zellinhalt nicht dargestellt ist. Die innerste, dem Embryosack anliegende Schichte des mittleren Teiles ist als Mantelschichte ausgebildet, die übrigens schon in früheren Stadien (Fig. 3) deutlich ausgeprägt ist. Der achtkernige Embryosack, in dem bereits der Eiapparat deutlich ausgebildet ist, besteht aus einem mikropylaren, weiteren Abschnitt und einem engeren, von der Mantelschichte umgebenen Teile, zeigt also genau dieselben Verhältnisse, wie sie bei den Labiaten, Scrophulariaceen, Gesneriaceen u. a. gewöhnlich sind. An die Labiaten erinnert auch das Verhalten der Polkerne, die ziemlich früh verschmelzen und sich dann stets etwa in der Mitte des unteren, von der Mantelschichte umgebenen Abschnittes finden (Fig. 3), wo auch die erste Teilung des primären Endospermkernes vor sich geht.

Junge Endospermstadien sind bei *Verbena*, wie ja fast allgemein, schwer zu erhaschen, was jedenfalls damit zusammenhängt, daß die Endospermbildung außerordentlich schnell vor sich geht. In meinem Materiale erwies sich überdies der durch die Fixierung (Carnoy) und Einbettung erreichte Erhaltungszustand nicht besonders günstig. Immerhin genügt er, um festzustellen, daß die Endospermbildung zellular und nicht helobial einsetzt. Fig. 6 zeigt ein junges Endospermstadium, aus welchem hervorgeht, daß der erste Teilungsschritt unter Bildung einer quergestellten Wand vor sich gegangen ist. In der unteren Kammer kam es nur zu einer Kernteilung. Die beiden Kerne, die auf diese Weise entstanden, vergrößerten sich und sind stark hypertrophiert. Die untere Kammer ist also ein basales Endospermhaustorium, wie es bei Labiaten, Scrophulariaceen, Plantaginaceen u. a. so häufig vorkommt. Oberhalb der Querwand liegen drei Paare von Endospermzellen übereinander. Leider liegt mir kein Präparat vor, aus dem hervorgeht, wie der zweite Endospermteilungsschritt (also der erste in der oberen Kammer) verläuft, ob unter Bildung einer Quer- oder einer Längswand. Im oberen Teile des Embryosackes befinden sich die beiden Synergiden, ein Pollenschlauchrest und die befruchtete Eizelle, die sich schon etwas schlauchartig verlängert und zwischen die beiden obersten Endospermzellen hineingezwängt hat.

Im weiteren Verlaufe der Endospermentwicklung erfolgt eine rege Zellvermehrung, die unter gleichzeitigem Wachstum des mittleren Integumentteiles und der Mantelschichte vor sich geht. Fig. 7 zeigt ein solches Stadium in einem aus mehreren Schnitten kombinierten Übersichtsbild. Unten das zweikernige basale Endospermhaustorium, darüber das zellige Endosperm; die Eizelle hat sich zu einem langen Schlauche verlängert und ist zu dem zweizelligen Proembryo geworden.

In einer früheren Arbeit¹⁾ habe ich darauf hingewiesen, daß sich in einer Reihe von Tubiflorenfamilien nicht nur das Endosperm von Anfang an zellulär ausbildet, sondern daß auch die ersten Teilungsschritte ganz bestimmten, untereinander in Beziehung zu setzenden Typen folgen. Ich unterschied folgende Hauptfälle, die aber alle darin übereinstimmen, daß der erste Endospermteilungsschritt von Bildung der einer Querwand begleitet ist:

I. Sowohl in der oberen, als auch in der unteren Kammer entsteht beim zweiten Teilungsschritt je eine Längswand (Beispiel: *Scutellaria*).

II. In der unteren Kammer nur eine Kernteilung (diese Kammer wird zu einem basalen Endospermhaustorium); in der oberen Bildung einer Längswand (Beispiel: *Brunella*).

III. Wie II, nur mit dem Unterschiede, daß in der oberen Kammer eine Querwand gebildet wird (Beispiel: *Stachys*).

Ich habe in der eben erwähnten Veröffentlichung alle mir bekannten Fälle der Endospermbildung unter den Tubifloren, soweit sie zellular verlaufen, zusammengestellt und gefunden, daß diese drei Typen der Endospermanlage tatsächlich für eine Anzahl Tubiflorenfamilien charakteristisch sind. Ich habe auch ferner den Gedanken geäußert, daß Typus I der ursprünglichste und II und III von ihm abzuleiten seien. Die seither erschienene Literatur, die den Vergleich weiterzuführen gestattet und die Richtigkeit der früher ausgesprochenen Ansicht zu bestätigen scheint, sei hier in Kürze angeführt.

Scrophulariaceae: Evans²⁾ vermeinte, bei *Pentstemon secundiflorus* freie, peripher gelagerte Endospermkerne zu finden. Dahlgren³⁾ hält diese Angabe für irrtümlich, zumal er bei *Pentstemon barbatus* feststellen konnte, daß der erste Endospermteilungsschritt von der

¹⁾ K. Schnarf, Zur Entwicklungsgeschichte von *Plantago media*. (Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. I, 126., 1917.)

²⁾ A. T. Evans, Embryo sac and embryo of *Pentstemon secundiflorus*. (Bot. Gaz., 67., 1919, p. 427—437.)

³⁾ K. V. O. Dahlgren, Notes on the ab initio cellular Endosperm. (Bot. Notiser, 1923, p. 1—24.)

Bildung einer Querwand begleitet war. M. R. Michell¹⁾ sah bei *Striga lutea* junge Endospermstadien, die mit dem Typus III übereinstimmen. F. M. Schertz²⁾ stellte an *Scrophularia marylandica* den Typus I fest. Bei dieser Pflanze liefert der erste Endospermteilungs-schritt eine Querwand, worauf in der oberen und in der unteren Kammer je eine Längswand entsteht. Die beiden unteren Zellen zeigen haustoriellen Charakter. Dasselbe Verhalten zeigt nach meinen eigenen Beobachtungen *Limosella aquatica*, wo ich ebenfalls den Typus I und die Ausbildung der beiden untersten Zellen zu kleinen Haustorien fand. Die Endosperm-entwicklung von *Linaria vulgaris* verläuft nach M. T. Cook³⁾ nach II oder III; welchem der beiden Typen sie folgt, läßt sich nach den ab-gebildeten Stadien nicht entscheiden.

Gesneriaceae. Innerhalb dieser Familie konnte ich⁴⁾ bei *Klugia zeylanica* an jungen Endospermanlagen einen Typus feststellen, der sich vom Typus III dadurch unterscheidet, daß in der basalen Endospermzelle nur ein Kern vorhanden ist. Dasselbe Verhalten wurde von Lj. Glišić⁵⁾ bei *Ramondia serbica* und *Nathaliae* festgestellt. Diesen modifizierten Typus III bezeichnet der Autor als *Ramondia*-Typus. Bei *Corytholoma cyclophyllum* fand dagegen Vivi Laurent⁶⁾ den Typus II.

Martyniaceae. Über *Martynia louisiana* brachte Flora Anderson⁷⁾ einige Angaben, die es meines Erachtens wahrscheinlich machen, daß die erste Endospermbildung nach Typus I vor sich geht: Zuerst eine Querwand, die den Embryosack in eine obere und untere Kammer teilt, darauf Längswände in beiden Kammern. In der unteren Kammer folgt auf die erste Längswand noch eine zweite, die rechtwinkelig zur ersten gestellt ist, so daß also eine basale Gruppe von vier Zellen entsteht. Die Autorin hält diese vier Zellen für Antipoden; ursprünglich seien drei Antipoden vorhanden, von welchen sich eine durch eine Längswand teile. Ein an und für sich wenig glaubhaftes Verhalten,

¹⁾ M. R. Michell, The embryo sac and embryo of *Striga lutea*. (Bot. Gaz., 59., 1915, p. 124—135.)

²⁾ F. M. Schertz, Early Development of floral organs and embryonic structures of *Scrophularia marylandica*. (Bot. Gaz., 68., 1919, p. 441—450.)

³⁾ M. T. Cook, Development of seed of *Linaria vulgaris*. (Bot. Gaz., 77., 1924, p. 225—227.)

⁴⁾ K. Schnarf, Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen, II. *Klugia zeylanica*. (Diese Zeitschrift, 1921, S. 255—261.)

⁵⁾ Lj. Glišić, Development of the α -generation and embryo in *Ramondia*. In serbischer Sprache und Schrift mit englischer Zusammenfassung. Dissertation, Belgrad 1924.

⁶⁾ Vivi Laurent, Zur Entwicklungsgeschichte von *Corytholoma cyclophyllum* Dus. n. sp. ined. (Svensk bot. Tidskrift, 17., 1923, p. 165—174.)

⁷⁾ Flora Anderson, The development of the flower and embryogeny of *Martynia louisiana*. (Bull. Torr. Bot. Club, 49., 1922.)

das überdies in dem ganzen Verwandtschaftskreis, wo bis jetzt nur drei kleine, bald zugrundegehende Antipoden festgestellt worden sind, ganz vereinzelt dastehen würde! Ich bin überzeugt, daß eine genaue Untersuchung feststellen wird, daß die genannten vier basalen Zellen dem Endosperm angehören und somit auch *Martynia* eine Endosperm-anlage besitzt, wie sie bei den verwandten Familien vorkommt¹⁾.

Bezüglich der *Verbenaceae* glaube ich im früheren wenigstens für *Verbena officinalis* gezeigt zu haben, daß hier ebenfalls eine solche Endospermbildung vorliegt, wenn wir sie auch infolge des Mangels an den entscheidenden Stadien nicht mit Sicherheit einer der beiden Typen II oder III zuteilen können. Wenn Kanda bei den von ihr untersuchten Arten das helobiale Endosperm zu finden glaubte, so bilden zwar meine Befunde an *V. officinalis* keinen schlagenden Gegenbeweis, aber deuten wenigstens darauf hin, daß die von ihr angegebenen Befunde einer neuerlichen Untersuchung bedürfen. In diesem Zusammenhange sei übrigens noch darauf hingewiesen, daß in der Arbeit Kandas die Fig. 47 eher für eine Zellbildung als für eine Bildung freier Endospermkerne oberhalb der zuerst gebildeten Querwand zu sprechen scheint.

Die von G. Samuelsson²⁾ veröffentlichte Liste derjenigen Pflanzen, die durch helobiale Endospermbildung ausgezeichnet sind, sowie die von B. Palm³⁾ und K. V. O. Dahlgren⁴⁾ gebrachten Ergänzungen derselben lassen den Leser in Unklarheit, wie sich das Endosperm bei den *Scheuchzeriaceae* entwickle. Während in den Verzeichnissen Samuelssons und Dahlgrens diese Familie fehlt, wird sie in dem Palms mit einem Fragezeichen angeführt. Unter solchen Umständen war es mir willkommen, als ich Material von *Triglochin maritimum* erhielt, das zur Aufklärung beitragen konnte⁵⁾.

1) Ein kleines, vierzelliges chalazales Endospermhaustorium besitzt auch *Buddleia*, eine Gattung, die überhaupt vielfache Übereinstimmung in der Samenentwicklung mit der hier besprochenen Tubiflorengruppe zeigt. (Vgl. P. Dop, Recherches sur le développement et la nutrition du sac embryonnaire et de l'endosperme des *Buddleia*. Bull. soc. bot. de France, 1913, p. 60.)

2) G. Samuelsson, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen. (Svensk bot. Tidskr., 1913, 7., S. 130f.)

3) B. Palm, Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege der Angiospermen. (Stockholm 1915), S. 22 und S. 29.

4) K. V. O. Dahlgren, Notes on the ab initio cellular Endosperm. Bot. Not., 1923, S. 9f.

5) Für die Überlassung des Materials bin ich Herrn Dr. Hans Neumayer (Wien) verpflichtet.

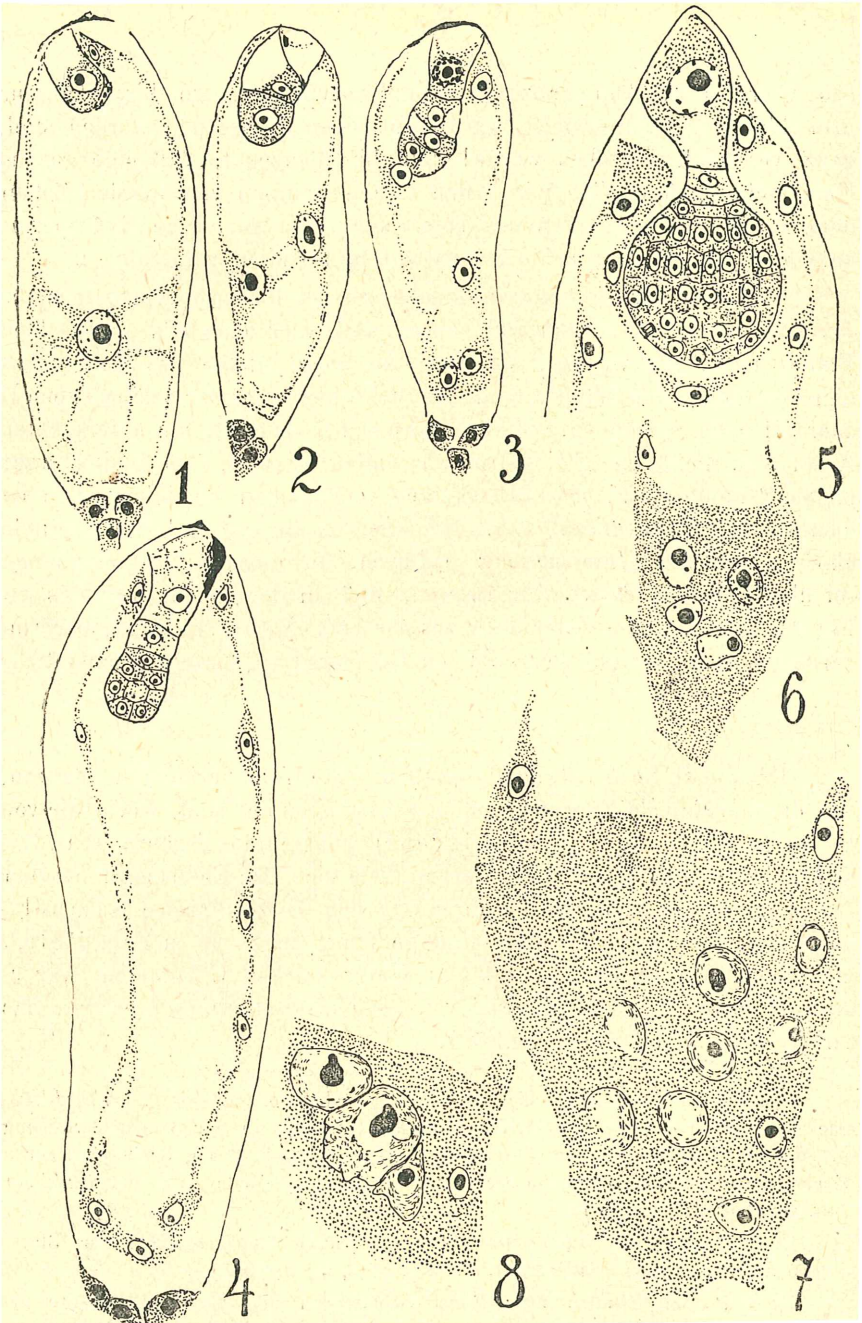


Abb. 2. *Triglochin maritimum*. — Fig. 1. Embryosack nach der Befruchtung; oben Eizelle und eine der Synergiden, in der Mitte der primäre Endospermkern, unten die Antipoden. — Fig. 2. Zweizelliger Embryo; Endosperm zweikernig. — Fig. 3. Junger Embryo; Endosperm 16 kernig. — Fig. 4. Etwas späteres Stadium. — Fig. 5. Oberer Teil des Embryosacks mit kugelförmigem Embryo. — Fig. 6. Unterer Teil des Endosperms aus demselben Embryosacke wie Fig. 5. — Fig. 7. Unterer Teil des Endosperms aus einem späteren Stadium. — Fig. 8. Partie aus demselben Endosperm wie vorige Figur, drei große hypertrophierte Kerne zeigend.
(Vergrößerung: Fig. 1—6 350fach, Fig. 7 u. 8 410fach.)

Über die Samenentwicklung von *Triglochin maritimum* liegt eine Arbeit von T. G. Hill¹⁾ vor, in der angegeben ist, daß der achtkernige Embryosack Antipoden in der Zahl drei oder einer höheren — bis 14 — aufweist. Diese letztere Zahl fand der Autor allerdings nur in einem Embryosack, der fünf Zellen in der Gegend des Eiapparates hatte, also abnorm war. Bezüglich der Endospermentwicklung gibt Hill an, daß sie nuklear ist. B. Palm²⁾ vermutet nun, daß diese Zellen, die Hill für vermehrte Antipoden hält, endospermaler Entstehung seien, und erklärt weitere Untersuchungen für wünschenswert.

Die Untersuchung der jüngsten Entwicklungsstadien der Samenanlage ergab mir in Kürze folgendes: In dem großen Nuzellus geht aus der einzigen Embryosackmutterzelle, die durch eine Schichtzelle, die sich später weiter teilt, von der Epidermis geschieden ist, eine Tetrade hervor; die vier Makrosporen zeigen sogenannte T-förmige Anordnung; die unterste von ihnen wird zum Embryosack, der achtkernig ist. Wir finden also eine Embryosackbildung nach dem Normal-Typus, wie sie von A. Fischer³⁾ für *T. palustre* festgestellt wurde. Einige die Endospermentwicklung beleuchtende Stadien sind in Abb. 2 vereinigt. Fig. 1 zeigt einen bereits befruchteten Embryosack mit dem zu diesem Zeitpunkt etwa in der Mitte liegenden primären Endospermkern. Die erste Teilung desselben vollzieht sich ungefähr gleichzeitig mit der Teilung der Eizelle (Fig. 2). Einem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium mit 16 freien Endospermkernen entstammt der in Fig. 4, einem noch älteren der in Fig. 5 abgebildete Schnitt. In keinem dieser Stadien finden wir eine Abgrenzung des unteren Embryosackabschnittes, das Endosperm wird zweifellos vollkommen nuklear angelegt. Die Antipoden, auf die die angeführte Literatur unsere Aufmerksamkeit lenkt, sind in der Dreizahl vorhanden. Sie sind kleine, plasmareiche Zellen, deren Plasma und insbesondere deren Kern sich ziemlich stark färben; sie machen den Eindruck von Zellen, die jetzt noch leben, aber bald zugrunde gehen werden. Immerhin will ich nicht behaupten, daß eine sekundäre Vermehrung, wie sie Hill angibt, ganz ausgeschlossen ist. Ich habe allerdings in den darauf folgenden Stadien überhaupt keine Antipoden vorgefunden. Dagegen beobachtet man da eine starke Vermehrung des Protoplasmas in der antipodialen Gegend des Embryosackes. Fig. 5 stellt den vielzelligen Embryo mit der für die ganze Ordnung der *Helobiae* charakteristischen großen ersten Suspensorzelle

¹⁾ T. G. Hill, The Structure and Development of *Triglochin maritimum*. (Ann. of Bot., 14., 1900, 83—107.)

²⁾ B. Palm, a. a. O., S. 23.

³⁾ A. Fischer, Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. (Jen. Zeitschrift f. Med. u. Nat., N. F., 7., 1880.)

dar. Der wandständige Plasmabelag mit den freien Endospermkernen überzieht auch den Embryo. Fig. 6 stellt nun den basalen Endospermteil desselben Embryosackes dar und zeigt, welche Mächtigkeit das Endospermplasma hier erlangt; sie zeigt vor allem auch, daß sich dieses ohne Abgrenzung in den seitlichen Belag fortsetzt. In dieser Plasmamasse liegen zahlreiche freie Kerne, die deutlich größer sind als die übrigen Endospermkerne. In noch späteren Stadien, wo bereits ein großer, zylindrischer Embryokörper vorhanden ist, hat sich die basale Plasmamasse noch mehr vergrößert und die Zahl der Kerne — ich glaube mehr durch Einwanderung als durch Teilung — stark vermehrt (Fig. 7). Diese Kerne sind oft von ungleicher Größe und zum Teile ausgesprochen hypertrophiert (Fig. 8).

Diese Beobachtungen zeigen vor allem, daß bei *Triglochin maritimum* das Endosperm von Anfang an nuklear und nicht helobial angelegt wird. Dieser Befund ist auffällig, weil die bisherigen Untersuchungen die helobiale Endospermbildung bei vielen Vertretern der *Helobiae* nachgewiesen haben. Die ausdrückliche Angabe, daß bei einer zu diesen gehörigen Art ein anderer Typus der Endospermbildung vorkomme, liegt meines Wissens bisher nur für *Zostera* und *Lilaea* vor.

Daß der Art der Endospermbildung eine nicht zu unterschätzende systematische Bedeutung zukommt, scheint mir außer Zweifel zu sein. Von verschiedenen Autoren ist zwar darauf hingewiesen worden, daß Formen mit schmalen Embryosäcken durch zelluläre Endospermbildung ausgezeichnet sind, dagegen die nukleare in weiten Embryosäcken vorherrscht, insbesondere in solchen, die sich durch Aufzehren des umgebenden Gewebes erweitern und bei denen nach dem Gesamtbau der Samenanlage ein reichliches Zuströmen von Nahrungsstoffen von allen Seiten her anzunehmen ist. Diese Ansicht, daß eine gewisse Korrelation zwischen der Art der Endospermentwicklung und der Größe, der Form und der Umgebung des Embryosackes besteht, bildet keinen Widerspruch zu der früher ausgesprochenen, die die systematische Bedeutung der Endospermmerkmale betont. Es läßt sich wohl überhaupt kein Merkmal ausfindig machen, das von anderen unabhängig wäre. Gerade die Beachtung der zwischen verschiedenen Merkmalen bestehenden Korrelationen wird es verhüten, daß ein systematisch wertvolles Merkmal einseitig ausgewertet werde.

Wenn wir uns nun die Frage vorlegen, welche phyletische Bedeutung der „helobialen“ Endospermbildung bei den *Helobiae* zukommt, so glaube ich, die Ansicht begründen zu können, daß das helobiale Endosperm in dieser Reihe aus zellularem entstanden ist, indem die Wandbildung bis auf die Bildung der Querwand unterdrückt wurde, und die weitere Auswirkung dieser Tendenz zum nuklearen Typus führt.

Ich finde zu dieser im Verlauf der Phylogenie auftretenden Umbildung eine Parallelerscheinung in der Ontogenie gewisser Pflanzen. Bei verschiedenen Labiäten, z. B. *Lamium*, *Stachys* u. a. wird das Endosperm im unteren Teile des Embryosackes zellular angelegt, u. zw. werden Wände in ganz bestimmten, in hohem Maße fixierten Richtungen gebildet. Die ersten Teilungswände entstehen im unteren, von der Mantelschichte umhüllten und von einer Kutikula ausgekleideten Raume des Embryosackes; sobald nun die Endospermbildung in den oberen, d. i. mikropylaren Teil übergeht, wird sie nukleär, die Wandbildung wird unterdrückt und nur Kernvermehrung findet statt. Dieser Teil des Embryosackes gleicht einem solchen mit freien Endospermkernen. Wenn wir seine Bildung und seinen Bau näher betrachten, so sehen wir, daß er dadurch entstanden ist, daß sich der Embryosack in jugendlichem (etwa vierkernigen) Stadium in die Mikropyle hinein verlängert und diese Region etwas erweitert hat. Dieser obere Teil des Embryosackes ist nicht von einer mit einer Kutikula versehenen Mantelschichte umkleidet, sondern steckt in einem Interzellularraum. Nach dem ganzen Bau der Samenanlage ist es höchst wahrscheinlich, daß die Zufuhr von Nahrungsstoffen in erster Linie von oben erfolgt. Diesem erweiterten mikropylaren Abschnitte wird die Hauptmasse der Nährstoffe von allen Seiten her zugeführt, wogegen die Nahrungszufuhr von unten her durch die Chalaza viel unbedeutender ist, wie die schwächere Ausbildung oder Unterdrückung des basalen Endospermhaustoriums zeigt. Was uns hier an diesem Beispiele von Interesse ist, ist folgendes: Wir haben eine Pflanze vor uns mit von Anfang an zellulärer Endospermbildung; in einer bestimmten Region des Embryosackes wird infolge trophischer Einwirkung die Ausbildung von Zellwänden unterdrückt und die Endosperm-entwicklung nukleär fortgesetzt.

Diesen Vorgang, den wir in der Ontogenie verfolgen können, dürfen wir in der Phylogenie mindestens für möglich halten. Ohne etwa die Behauptung aufstellen zu wollen, daß das helobiale Endosperm unter allen Umständen als ein unterdrücktes zelluläres aufzufassen sei — im Gegenteil halte ich es für ganz gut möglich, daß die in den verschiedensten Gegenden des Angiospermensystemes vorkommenden Fälle von helobialen Endosperm heterogen sind —, glaube ich doch, daß es bei den *Helobiae* so zu deuten ist. Die Ansicht, daß diese Reihe mit den *Polycarpicae* in genetischem Zusammenhang steht, darf als wohl begründet angesehen werden. Unter den *Polycarpicae* gibt es nun eine ganze Anzahl von Familien, deren Endosperm von Anfang an zellulär angelegt wird, während andere nukleäres besitzen. Die erstere Bildungsweise dürfte unter den *Polycarpicae* die ursprünglichere sein; wir finden sie bei *Magnoliaceae*, *Anonaceae*, *Calycanthaceae*, *Aristolochia-*

ceae, *Nymphaeaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Sarraceniaceae*, also wenigstens zum Teil in Formenkreisen, die aus anderen Gründen als relativ ursprünglich gelten und unter deren Vorfahren wir die Ahnen der heutigen *Helobiae* suchen müssen. In erster Linie ist da wohl auf die *Nymphaeaceae* hinzuweisen, deren heutige Vertreter zum Teil noch zellulare, zum Teil schon helobiale Endospermentwicklung zeigen. So wie die *Polycarpicae* ihr ursprünglich zelluläres Endosperm teilweise zu helobialem, teilweise zu nuklearem Endosperm umgebildet haben, finden wir auch unter den von ihnen abgeleiteten Gruppen der Monokotyledonen zum Teile helobiales, zum Teil nukleares Endosperm. Ich möchte in diesem Zusammenhang auf die schöne Entdeckung W. Seeliebs¹⁾ hinweisen, der bei *Tofieldia calyculata* den helobialen Endosperm-Typus feststellen konnte, ein Fall, der deshalb von Interesse ist, weil sich durch ihn die *Liliaceae* in Bezug auf die Endospermentwicklung einerseits an die *Helobiae* anschließen, andererseits eine Verbindung mit den *Juncaceae*, bei welchen, wie es scheint, die helobiale Endospermbildung allgemein verbreitet ist²⁾, ferner mit den *Pontederiaceae* und *Bromeliaceae*³⁾, wo ebenfalls helobiales Endosperm vorkommt, hergestellt wird. Wenn die hier vorgebrachten Ansichten richtig sind, können wir von künftigen Untersuchungen der Endospermentwicklung bei den Liliifloren noch weitere interessante Aufschlüsse erwarten.

¹⁾ W. Seelieb, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Tofieldia calyculata* (L.) Wahlenb. Botaniska Notiser, 1924, p. 172—178.

²⁾ W. Brenner, Zur Kenntnis der Blütenentwicklung einiger Juncaceen. Acta soc. scient. fennicae, 50., 1922, Nr. 4.

³⁾ Vgl. diesbezüglich die bei G. Samuelsson, a. a. O., angegebene Literatur.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution](#)

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: [074](#)

Autor(en)/Author(s): Schnarf Karl

Artikel/Article: [Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. 40-50](#)