LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermbildung.

Von

K. V. Ossian Dahlgren (Upsala).

Mit 56 Abbildungen im Text.

Als ich während der Sommer 1915 und 1916 mit Kreuzungsversuchen mit Lactuca muralis beschäftigt war, fixierte ich gleichzeitig eine Menge Blüten dieser Pflanze. Sie schien mir nämlich für eine Untersuchung der Befruchtungsstadien besonders geeignet. Die Anthese dauert nur einen Tag, und die Fruchtknoten sind leicht für das Schneiden zu orientieren. Gleich vorher hatte ich außerdem eine Untersuchung über die Calyceracee Acicarpha tribuloides (Dahlgren 1915) gemacht, und ich sah es deshalb als wünschenswert an, selbst einen Vertreter der Compositae zu untersuchen, in deren Nähe die Calyceraceen von mehreren Verfassern gestellt werden. Daneben hatte ich auch eine Untersuchung der Dipsacaceen begonnen, mit denen die Calyceraceen von anderen als verwandt aufgefaßt werden. Die Bearbeitung dieses Materials habe ich jedoch indessen einem anderen überlassen.

Recht bald fand ich, daß das Endosperm bei Lactuca schon von Anfang an zellulär war, eine Entdeckung, die mich veranlaßte, verschiedene andere Cichorieen sowie Vertreter übriger Gruppen der großen Kompositenfamilie einzusammeln und zu fixieren. Die Untersuchungen, welche aus verschiedenen Gründen mehrfach unterbrochen werden mußten, sind während mehrerer Jahre fortgesetzt worden. Als hauptsächliches Ziel habe ich mir das Feststellen der Art und Weise der Endospermbildung gesetzt, obgleich ich selbstverständlich auch verschiedene andere Beobachtuugen gemacht. Es mag wohl scheinen, als ob das Erhalten der ersten Endospermstadien von Kompositen eine

NOV 29 1920

leichte Aufgabe sein müßte, da gewöhnlich eine Mehrzahl von Blüten auf verschiedenen Entwicklungsstufen sich in demselben Köpfchen finden. Dieses ist jedoch nicht der Fall. Die erste Endospermentwicklung spielt sich nämlich sehr rasch ab, und es ist deshalb fast als ein glücklicher Zufall zu betrachten, wenn man die ersten Teilungen zu Gesicht bekommt.

Die Schwierigkeit, gute Fixierungen zu erhalten, macht außerdem die Untersuchung der Kompositen oft recht zeitraubend. Die $ZnCl_2$-Mischung Juels habe ich nach Versuchen mit verschiedenen Flüssigkeiten fast allein zur Fixierung der Endospermstadien benutzt.

Da die Kompositen betreffs der Organisation des Embryosacks untereinander oft große Verschiedenheit zeigen, habe ich es als zweckentsprechend angesehen, jede Art für sich zu behandeln und dann einige allgemeine Betrachtungen hinzuzufügen.

Cichorieae.

Lactuca.

Aus der einzelnen Embryosackmutterzelle werden vier in einer Reihe angeordnete Tetradenzellen gebildet (Abb. 1), von denen in der Regel die basale die übrigen verdrängt (Abb. 2). Ausnahmsweise können mehrere Makrosporen Tendenz zur fortgesetzten Entwicklung zeigen. Abb. 3 zeigt, daß nur die beiden mittleren Zellen degeneriert — ein einige Male beobachtetes Verhältnis. Von einem gewissen Interesse ist Abb. 4. Alle Tetradenzellen haben hier ihre Entwicklung fortgesetzt und sind zweikernig geworden. Die basale und die subterminale sind jedoch degeneriert. In einer Samenanlage habe ich jedoch nie mehr als einen fertigen Embryosack beobachtet und auch keine als »physiologischer Antipodenapparat« fungierende Tetradenzellen oder Derivate von solchen, wie es Palm (1914, 1915) bei verschiedenen Kompositen beobachtet.

Zwei- bis dreimal habe ich die Entwicklung nach der Tetradenteilung aufhören gesehen. Integument und Tapetenzellen setzten doch ihr Wachstum fort. Das Verhältnis erinnert an das bei Primula officinalis beobachtete (Dahlgren 1916, Taf. 3, Fig. 59).

Die Entwicklung der fünf Blüten des Köpfchens ist meistens ziemlich synchron. In Köpfchen von 2,5 mm Länge habe ich sämtliche Blüten mit dem Kern der Embryosackmutterzelle im Spiremstadium gesehen. In 3,5—4 mm langen Köpfchen finden sich in der Regel Tetraden in sämtlichen Blüten. Eitel

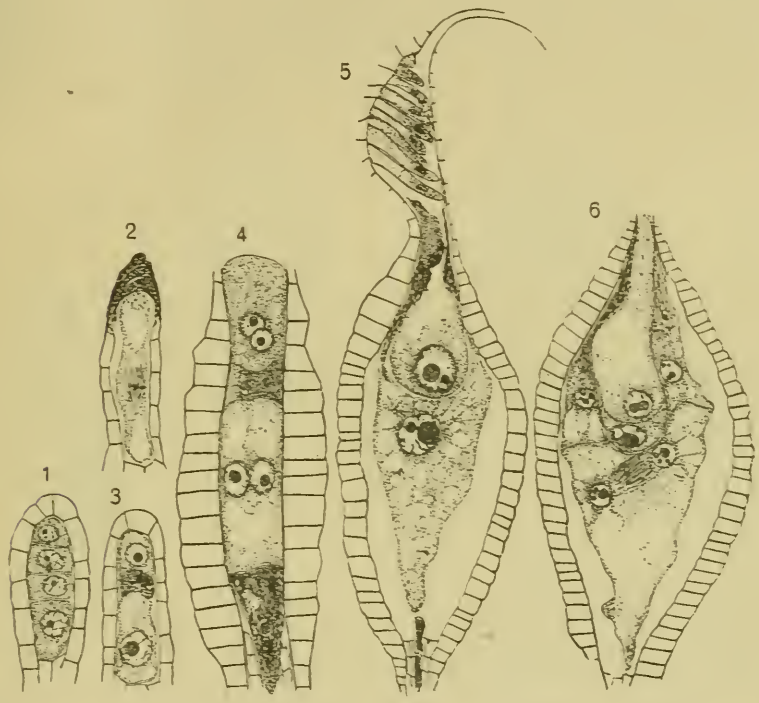

Abb. 1—6. Lactuca muralis. — Abb. 1. Tetrade. — Abb. 2. Die unterste Zelle wächst zum Embryosack heraus. — Abb. 3. Nur die zwei mittleren Zellen verdrängt. — Abb. 4. In allen Tetradenzellen ist eine Kernteilung eingetreten. — Abb. 5. Embryosack gerade nach eingetretener Befruchtung. — Abb. 6. Endospermbildung. — (Abb. 1—4, Vergr. 450 und Fig. 5—6, 280.)

vierkernige Embryosäcke fand ich in einem 5 mm langen Köpfchen. Den sekundären Embryosackkern habe ich gleichzeitig in allen fünf Blüten in Teilung beobachtet.

Die Antipoden degenerieren schnell. In dem fertigen Embryosack sind sie schon zerstört. Abb. 5 bildet einen Embryo-

sack unmittelbar nach der Befruchtung ab. Die Mikropyle ist sehr weit und ebenso wie bei übrigen von mir untersuchten Cichorieen mit Haarbildungen versehen. Abb. 5 erinnert stark an die, welche Guignard (1893, Fig. 147) von Lampsana communis geliefert.

Die Befruchtung selbst habe ich, obgleich recht viel Arbeit darauf niedergelegt wurde, nicht studieren können. Nach vorgenommener Pollination in ziemlich neugeöffneten Köpfchen fand ich schon nach 6,5 Stunden den sekundären Embryosack-

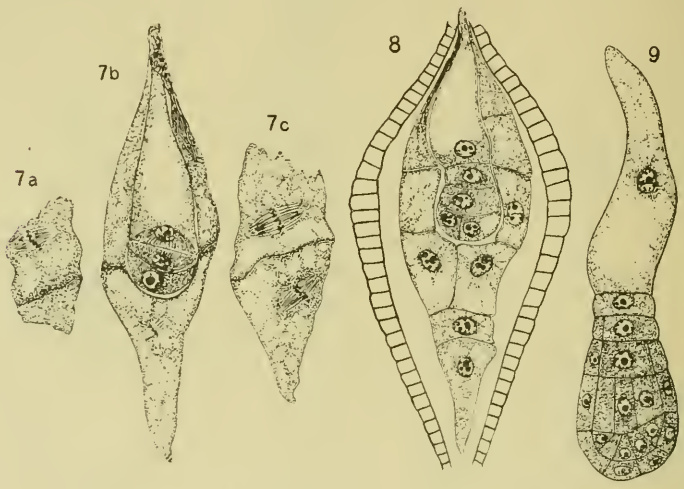

Abb. 7—9. Lactuca muralis (Vergr. 280). — Abb. 7a, b, c. Drei Endospermzellen, alle in Teilung. — Abb. 8. Junges Endosperm. — Abb. 9. Junger Embryo.

kern in Teilung begriffen (Dahlgren 1918, S. 108). Das Endosperm ist von Anfang an zellulär. Die erste Zellwand wird eine Querwand (Abb. 6). Unmittelbar nach der ersten Teilung setzen neue Zellenteilungen ein, welche in der Regel zuerst in die Längsrichtung des Embryosackes fallen. Die Teilungen in der mikropylären der beiden ursprünglichen Endospermzellen scheinen anfangs etwas schneller als in der basalen zu verlaufen. Oft findet man alle Kerne in dem jungen Endosperm gleichzeitig in Teilung (Abb. 7 a, b, c). Abb. 8 bildet ein junges Endosperm ab. Abb. 10 bis 13 zeigen Querschnitte

durch den oberen Teil von vier Embryosäcken in verschiedenem Alter, und Abb. 14 gibt einen Querschnitt durch den Basalteil eines Embryosackes mit jungem Endosperm wieder.

Über die Entwicklung des Embryo ist wenig zu sagen. Die erste Teilung der Eizelle tritt ungefähr gleichzeitig mit der des sekundären Embryosackkernes ein. Der junge Embryo buchtet immer die bereits entwickelte Zellgrenze zwischen den beiden primären Endospermzellen ein wenig ein (Abb. 6 und 7 b). Der

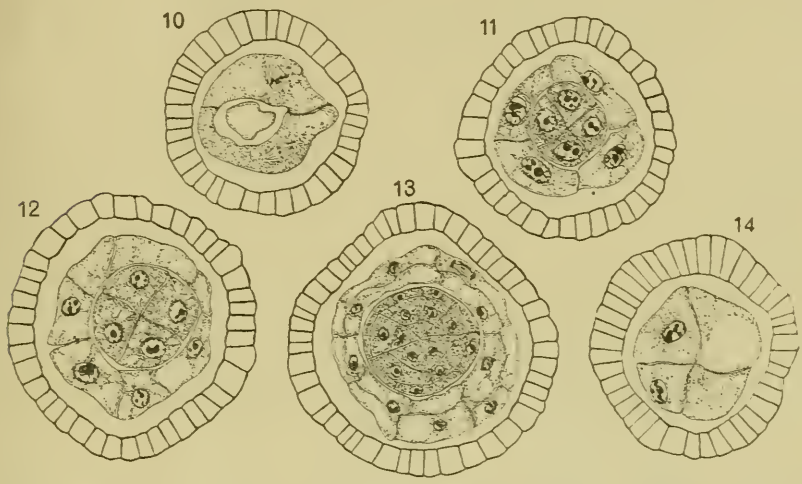

Abb. 10—14. Lactuca muralis (Vergr. 280). — Abb. 10—13. Querschnitte durch den mikropylären Teil junger Embryosäcke in verschiedenen Entwicklungsstadien. — Abb. 14. Querschnitt des basalen Teiles eines jungen Embryosackes.

obere Teil der Eizelle wird zu einer verhältnismäßig großen Suspensorzelle (Abb. 9).

Die Entwicklung ist bei Lactuca Scariola ungefähr dieselbe wie bei der soeben behandelten Art. Vier Tetradenzellen sind beobachtet worden. Das Endosperm wird durch sukzesive Zellteilung gebildet. Der primäre Endospermkern teilt sich ungefähr gleichzeitig mit dem Kern der Eizelle. Ich habe jenen vor diesem geteilt gesehen und auch umgekehrt. Einmal wurde ein etwa zehnzelliger Embryo neben einem trotzdem ungeteilten primären Endospermkern beobachtet.

Crepis.

Bei Crepis blattarioides wurden vier Tetradenzellen gesehen. Sowohl bei dieser Art wie bei C. virens und C. dioscoridis sind mehrkernige Antipoden beobachtet worden. Bei C. blattarioides sind wenigstens zehn Antipoden in demselben Embryosack gefunden.

Die allerersten Endospermstadien sind nicht angetroffen worden. Bei C. blattarioides habe ich jedoch ein zelluläres Endosperm so frühzeitig entwickelt gesehen, daß wenigstens bei dieser Art ein früheres nukleäres Stadium nicht anzunehmen ist. N. Nawaschin (1915) bildet in einer leider russisch geschriebenen Abhandlung einen Embryosack von Crepis virens mit zwei Endospermkernen in Teilung ab. Die beiden Spindeln liegen frei im Plasma des Embryosackes. Nach der ersten Kernteilung scheint folglich keine Zellteilung eingetreten zu sein. Eine Nachuntersuchung wäre demnach wünschenswert, es ist mir aber nicht gelungen, in meinem Material passende Stadien zu erhalten.

Gleichwie bei der Hauptart (Rosenberg 1909) finden sich auch bei der großwachsenden Crepis virens f. agrestis W. K. (Pflanze aus der meeresbiologischen Station Kristineberg an der schwedischen Westküste) drei haploide Chromosomen.

Lampsana.

Vier Tetradenzellen wurden bei Lampsana communis gefunden. Die Antipoden sind oft mehrkernig. Die ersten Teilungen des primären Embryosackkernes habe ich nicht zu Gesicht bekommen können. Sehr junge Endosperme waren jedoch zellulär.

Cichorium.

Cichorium Intybus besitzt vier Tetradenzellen, von denen die untere den Embryosack bildet. Ebenso wie bei Lactuca muralis ist der Nuzellus persistierend beobachtet, obgleich das Integument kräftig ausgewachsen.

Reichardia.

Die Antipoden sind bei Reichardia tingitana wenig andauernd. Das Endosperm ist zellulär (Abb. 15). Einmal wurde ein vierzelliges Endosperm beobachtet, wobei die Eizelle noch ungeteilt war.

Sonchus.

Ich habe drei Arten untersucht, Sonchus oleraceus, S. asper und besonders S. arvensis. Bei letzterem sind vier Tetradenzellen beobachtet worden. Die Spindel in der mikropylären Dyadzelle kann transversal stehen. Der Embryosack

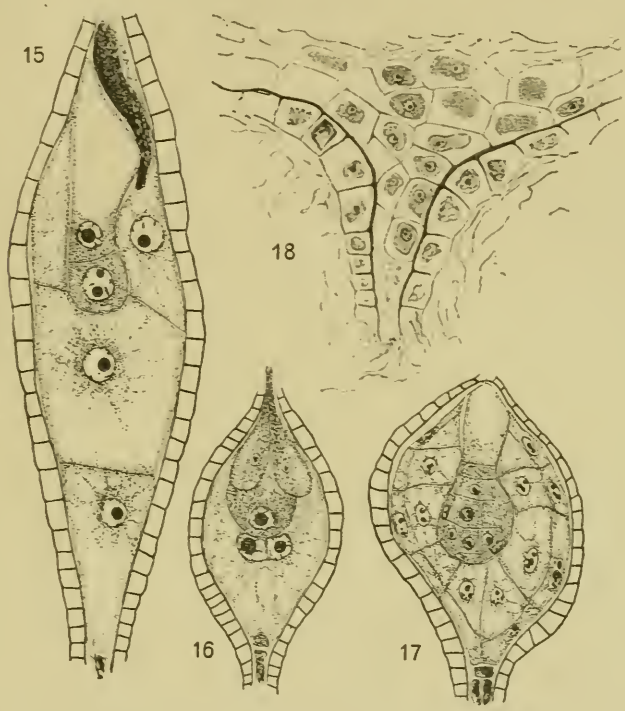

Abb. 15—18. Abb. 15. Reichardia tingitana (Vergr. 280). Endospermbildung. — Abb. 16—18. Sonchus arvensis. Abb. 16. Embryosack, ziemlich jung (Vergr. 160). — Abb. 17. Junges Endosperm (Vergr. 160). — Abb. 18. Schnitt durch den Basalteil des Endosperms eines beinahe reifen Samens (Vergr. 280).

ist von normalem Typus (Abb. 16). Die Antipoden können mehrkernig werden.

Die allerzeitigsten Endospermstadien ist es mir nicht zu erhalten gelungen, obgleich ich zu diesem Zweck eine Mehrzahl Präparate fertigstellte. Es läßt sich jedoch kaum bezweifeln, daß auch hier das Endosperm schon nach der ersten Kernteilung

zellulär ist. Den jungen Embryo sieht man hier zuerst von einer einzelnen Zellenschicht umgeben. In dieser treten dann tangentiale Teilungen ein, und das Endosperm erhält damit das in Abb. 17 wiedergegebene Aussehen.

Den älteren Endospermstadien habe ich infolge einer Abhandlung von Lavialle (1911) genauere Aufmerksamkeit gewidmet. »Le développement de l'albumen«, schreibt er (S. 654), »a été l'objet de toute mon attention. Je l'ai suivi pas à pas, chez le Sonchus oleraceus L., depuis la fécondation jusqu'à la maturité du fruit«. Diesem zu Trotz ist seine Darstellung durch und durch irrtümlich. Nach Lavialle ist das Tapetum des Integuments schon auf einem sehr frühen Endospermstadium »complètement résorbée« (vgl. seine Abb. 1). Dieses ist jedoch unrichtig. Die Tapetenzellen persistieren, besonders in dem chalazalen Teil der Samenanlage, wo ich sie in fast reifen Samen beobachten konnte, sehr lange. In der äußersten Schicht des Endosperms treten nach Lavialle (S. 656) im Chalazateil Zellteilungen ein, wodurch entsteht »un massif cellulaire, d'abord peu important et formé de cellules petites et à paroi minces (Fig. 2), mais qui se développe considérablement, gélifie ses membranes et présente finalement des cavités cellulaires très reduites (Fig. 3 et 4)«. Die beschriebene Zellbildung soll nach Lavialle ein Haustorium darstellen, welches die Zellen im Chalazateil der Samenanlage resorbiert. Bei der Samenreife sollen sich nur noch unbedeutende strukturlose Reste dieses Endospermhaustoriums finden.

Weder bei Sonchus oleraceus noch bei den beiden anderen von mir untersuchten Arten habe ich jedoch trotz eifriger Bemühungen die von ihm beschriebene Organisation wiederfinden können. Worauf mögen sich dann die Angaben und Abbildungen von Lavialle beziehen? — Wie erwähnt, persistieren die Tapetenzellen sehr lange, besonders im chalazalen Teil der Samenanlage. Hier bilden sie ganz am Grunde eine Art schmalen Trichter (Abb. 18), in dem sich eine geringe Anzahl von Endospermzellen finden kann. Die nächsten Chalazazellen neben diesem »Trichter« sind verhältnismäßig klein und werden langsamer als die übrigen resorbiert. Es kann schwerlich etwas anderes als dieser »Trichter« und die angrenzenden Zellen sein,

die von Lavialle als ein Endospermhaustorium gedeutet worden sind. Die Tapetenzellen um den Embryosack, welche lange reich an Plasma sind und sich z. B. mit Hämatoxylin stark färben, hat er augenscheinlich — was, wenn man die Entwicklung nicht genau befolgt, leicht geschehen kann — als die äußerste Zellschicht des Endosperms gedeutet, welche durch ihre Teilungen das betreffende »Haustorium« bilden sollte. Abb. 18 bildet einen Teil des Chalazaendes eines fast reifen Samens ab, wo die Tapetenzellen noch persistieren.

S. 659 zählt Lavialle ein Dutzend Kompositen auf, welche sich ebenso wie Sonchus oleraceus verhalten, also ein Endospermhaustorium ausbilden sollen. Ich habe mich nun zwar nicht besonders darum bemüht nach dem Auftreten eines solchen Gebildes zu forschen, habe aber nichts derartiges bei den in seiner Liste angeführten Lampsana communis und Cichorium Intybus sehen können. Sicherlich beruhen wohl auch alle seine Angaben auf einem Mißverständnis.

Tragopogon.

Über Tragopogon orientalis teilt Eichler (1906, S. 843) mit: »Zwischen den obersten Epithelzellen und den Antipoden kommen hier konstant zwei oder mehrere Zellen vor, welche sich durch ihre Struktur sowohl von den Epithelzellen, wie auch von den Antipoden wesentlich unterscheiden, was aber für keine der bisher untersuchten Kompositen angegeben wurde (Fig. 1 und 10*b*). Diese Zellen sind langgestreckt, parallel zur Längsrichtung der Antipoden, und zwischen dem Epithel und der obersten Antipode gleichsam eingekeilt. Von den sie umgebenden Elementen heben sie sich um so deutlicher ab, da sie keinen Farbstoff aufnehmen und einen um vieles kleineren Zellkern besitzen als die angrenzenden Antipoden.« — »Es könnte sein«, schreibt er weiter (S. 844), »daß diese Zellen reduzierte Embryosackmutterzellen sind, die dann in der Antipodalregion lange Zeit erhalten bleiben«. Es interessierte mich nun selbst, wenn möglich, die von Eichler beschriebenen Zellen näher studieren zu können, und ich fixierte deshalb Tragopogon pratensis, da mir T. orientalis nicht zur Verfügung stand. — Auch an der von mir untersuchten Art wurden

solche Zellen am antipodalen Ende des Embryosackes beobachtet. Es handelt sich aber hier nicht um »reduzierte Embryosackmutterzellen«, sondern bloß um Reste des Nuzellusgrundes. Solche mehr oder weniger lange persistierende Nuzelluszellen habe ich zufällig auch bei anderen Kompositen beobachtet, z. B. bei Bidens tripartita und Calendula-Arten (siehe weiter Dahlgren 1916, S. 19).

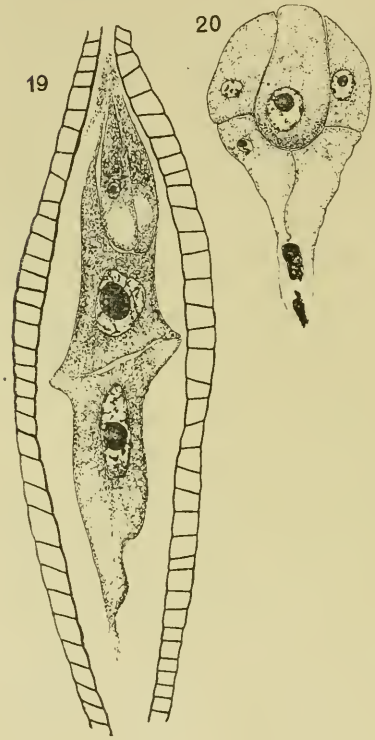

Abb. 19 und 20. Abb. 19. Chondrilla juncea (Vergr. 280), zwei Endospermzellen. — Abb. 20. Taraxacum arcticum (Vergr. 280), vierzelliges Endosperm; nicht ganz medianer Schnitt.

Obgleich es mir nicht gelungen ist, die allerjüngsten Stadien zu Gesicht zu bekommen, meine ich doch annehmen zu dürfen, daß das Endosperm schon von Anfang an zellulär ist. Eichlers Abb. 8 deutet wohl auch an, daß sich T. orientalis in gleicher Weise verhält.

Chondrilla.

Nach Rosenberg (1912) ist Chondrilla juncea eine apogame Art. — Sie besitzt ein von Anfang an zelluläres Endosperm. Ich habe die erste Zellwand quer zur Längsrichtung des Embryosackes entstehen sehen (Abb. 19).

Taraxacum.

Über Taraxacum gibt es eine ausführliche Beschreibung von Schwere (1896, S. 51 u. f.). Ihm zufolge verteilt sich, ehe noch die Zellbildung im Endosperm anfängt, eine Anzahl freier Kerne in dem Plasma, welches die Wände des Embryosackes bekleidet. Wahrscheinlich hat auch Murbeck kein von Anfang an zelluläres Endosperm bei Taraxacum gesehen. Er teilt nämlich (1904, S. 290) mit, daß der Zentralkern »eine Anzahl

im Keimsack zerstreuter Endospermkerne erzeugt, zwischen denen später Cellulosawände entstehen. Schkorbatow (1911, Taf. 2, Fig. 22a) bildet freie Endospermkerne ab.

Die Abbildung, welche Osawa (1915, Abb. 77) von einem frühen Endospermstadium von Taraxacum platycarpum mitteilt, macht doch im höchsten Grade wahrscheinlich, daß auch bei der fraglichen Gattung das Endosperm durch sukzessive Zellbildung entsteht. Dieses wird ferner dadurch bekräftigt, daß ich an von Amanuensis E. Asplund auf Spitzbergen eingesammeltem Material von Taraxacum arcticum ein vierzelliges Endosperm beobachtet habe (Abb. 20).

Hieracium.

Über diese Gattung berichtet Murbeck (1904, S. 293): »Die Endospermbildung beginnt wie bei Taraxacum, wenigstens in den allermeisten Fällen, vor der Teilung der Eizelle, so daß man nicht selten 8 oder 16 im Keimsack zerstreut liegende Endospermkerne antrifft, schon ehe eine Embryobildung zustande gekommen ist. Zwischen den Endospermkernen entstehen später Zellulosawände, wodurch der Keimsack bald von einem großzelligen Parenchym erfüllt erscheint.« Murbecks Aussage ist wohl so zu deuten, daß zuerst ein nukleäres Endosperm entsteht. — Diesem zu trotz und obgleich ich die Sache nicht selbst untersucht, hege ich doch keinen Zweifel darüber, daß es auch bei den Hieracium-Arten ein von Anfang an zelluläres Endosperm gibt. Eine schöne Bekräftigung dieser Auffassung liefert auch Rosenbergs (1907, S. 161, Abb. XIA) Abbildung eines aposporen Embryosackes von Hieracium flagellare. Er hat nämlich sechs in einer Reihe liegende Endospermzellen gezeichnet, ohne daß doch weder er selbst noch irgend ein späterer Verfasser diese bemerkenswerte Tatsache hervorgehoben.

Eupatorieae.

Ageratum.

Vier Tetradenzellen sind bei Ageratum mexicanum beobachtet worden, von denen die unterste sich zum Embryosack auszubilden scheint. Abb. 21, a—d und 24 zeigen einige

verschiedene Typen von Antipoden, die beobachtet worden sind. Seltener scheinen drei Antipodenzellen zu entstehen. Das Endosperm ist vom ersten Beginn zellulär (Abb. 22). Abb. 23 bildet einen Schnitt durch ein vierzelliges Endosperm ab. Die Kernteilung dürfte sich anfangs gleichzeitig in allen Endospermzellen vollziehen (Abb. 24).

Eupatorium.

Schon 1916 teilte Holmgren (S. 268) über das apogame Eupatorium glandulosum mit: »Bei der Endospermbildung

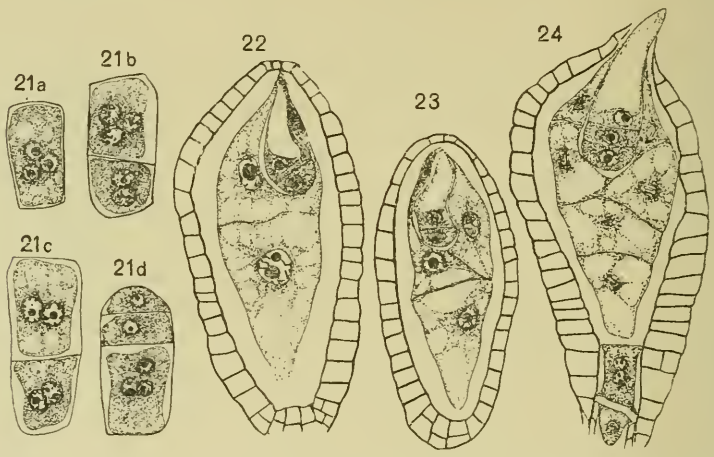

Abb. 21—24. Ageratum mexicanum (Abb. 21, Vergr. 550; Abb. 22—24, Vergr. 280). Abb. 21a, b, c, d. Verschiedene Antipodentypen. — Abb. 22—24. Entwicklungsstadien des Endosperms.

werden Wände schon nach den ersten Teilungen angelegt, und das Endosperm wächst dann durch sukzessive Zellteilungen heran.« Neuerdings (1919, S. 97) hat derselbe Verfasser eine ausführlichere Beschreibung der Endospermbildung bei derselben Pflanze geliefert. Wird ein sekundärer Embryosackkern gebildet, so wird seine erste Teilung immer von Wandbildung gefolgt. Schmelzen hingegen die Polkerne nicht zusammen, so teilen sie sich jeder für sich, und dem zellulären Endosperm schreitet ein nukleäres Stadium voran. Zellbildung scheint doch

sehr bald einzutreten, denn mehr als vier freie Kerne sind nicht beobachtet worden. — Nicht allzu selten ist die erste Wand in der Längsrichtung des Embryosackes orientiert.

Astereae.

Erigeron.

Bei Erigeron aurantiacus habe ich mehrmals vier Tetradenzellen beobachtet, und es ist folglich anzunehmen, daß sich der Embryosack in Übereinstimmung mit dem Normaltypus entwickelt. Dasselbe ist bei E. bonariensis der Fall (Holmgren 1919, S. 22). Von großem Interesse ist, daß wir zufolge Holmgren innerhalb der Gattung Erigeron alle die Entwicklungstypen vertreten finden, welche innerhalb der Familie Compositae beobachtet worden sind. Der Embryosack kann also außer in erwähnter Weise von zwei Makrosporenkernen gebildet werden (E. unalaschkensis, E. Coulteri und möglicherweise E. macranthus). Bei dem apogamen E. cnfr. annuus entwickelt sich der Embryosack in Übereinstimmung mit Juels klassischer Untersuchung über Antennaria alpina; und bei E. eriocephalus und E. politus finden wir den von Palm (1914 und 1915) beschriebenen Typus eines 16kernigen Embryosackes.

Ein vierzelliges Endosperm von Erigeron aurantiacus ist in Abb. 25 wiedergegeben. Die noch ungeteilte Eizelle ist hier von zwei Zellen umgeben, deren Zwischenwand in der Fläche des Papieres liegt. — Bei E. philadelphicus hat sicherlich auch Land (1900, S. 258), der Mitteilung zu Trotz, daß der primäre Endospermkern »soon fills the sac with a mass of nuclei«, eine sukzessive Zellteilung gefunden. Er spricht nämlich (S. 255) von der Bildung einer »cell plate« bei der Teilung des sekundären Embryosackkerns, und diese Zellplatte scheint auch, nach seiner Abb. 5 zu urteilen, zu persistieren. Der Embryosack wird bei dieser Pflanze erst in der Längsrichtung geteilt. — Holmgren (1919, S. 27), der doch ein von Anfang an zelluläres Endosperm bei Eupatorium (vgl. oben!) beobachtet, erwähnt kein solches bei dem von ihm eingehend untersuchten Erigeron cnfr. annuus. In seiner Abb. 6e findet man nur freie Endospermkerne abgebildet. Wahrscheinlich ist dieses durch einen Irrtum in der Beobachtung zu erklären.

Aster.

Obgleich ich Massen von Blüten von Aster capensis geschnitten und mein ganzes Material verbraucht, habe ich infolge der schlechten Fixierung sehr geringe Resultate erreicht. Ebenso wie Palm (1914, S. 12) habe ich mehrmals Tetraden in

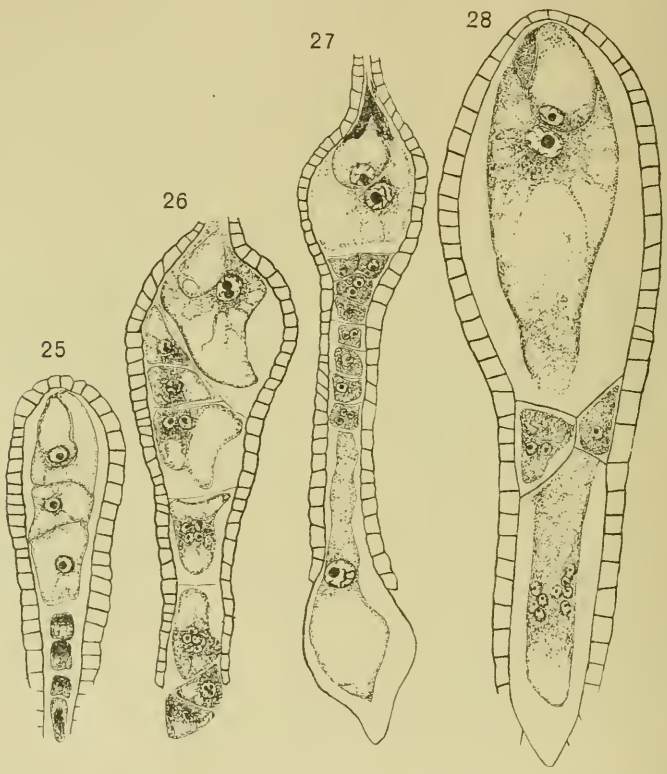

Abb. 25—28. Abb. 25. Erigeron aurantiacus (Vergr. 280), vierzelliges Endosperm. — Abb. 26—27. Aster capensis (Vergr. 160), vgl. S. 495. — Abb. 28. Chrysocoma Coma-aurea (Vergr. 280), unbefruchteter Embryosack.

den Samenanlagen gesehen. Nach dem erwähnten Verfasser scheint eine der Epidermiszellen des Nuzellus in die Tetrade hineinzuwachsen, wo sie vermutlich die normalen Tetradenzellen allmählich verdrängt, also eine apospore Embryonalbildung, wie sie Rosenberg bei Hieracium gefunden. Etwas solches

habe ich jedoch nicht in meinem — wie hervorzuheben verhältnismäßig sparsamen — Material von jungen Stadien gesehen.

Einmal habe ich zwei Makrosporen derselben Tetrade in Kernteilung begriffen gesehen. Ob wir in Abb. 26 mit Antipoden, Derivaten von Tetradenzellen oder beiderlei zu tun haben, kann ich infolge fehlender Entwicklungsstadien in meinem Material nicht sagen. Die große Zelle im Chalazateil der Abb. 27 kann gut eine persistierende Makrospore sein. Chamberlain (1918, S. 571) hat neuerdings Palms Angaben über das Persistieren von Tetradenzellen in der Form mehr oder weniger antipodenähnlicher Zellen bei der Gattung Aster bezweifelt und hält die alte Auffassung von 1895 aufrecht, »that the chalazal development results from the enlargment of one or more of the antipodal cells«. Nach Palms Untersuchung von 1915, welche offenbar Chamberlain nicht bekannt gewesen, hat er jedoch kaum mehr Grund zu zweifeln. Die »antipodalen Eizellen«, welche Chamberlain (1895) und Miss Opperman (1904) bei Aster sowie Carano (1913) bei Bellis beobachtet, mögen wohl jetzt recht sicher als Abkömmlinge von Makrosporenzellen aufzufassen sein.

Hinreichend junge Endospermstadien habe ich nicht gesehen. Wahrscheinlich wird das Endosperm, ebenso wie bei der den Astereae angehörenden Gattung Erigeron, durch sukzessive Zellteilung gebildet. Hofmeister (1858, S. 123) behauptet doch im Gegenteil: »Die Entwicklung des Endosperms, allgemein durch freie Zellbildung, beginnt überall schon früh und füllt sehr zeitig bei Calendula und Aster den Embryosack mit geschlossenem Gewebe aus — —«. — Im Zusammenhang hiermit will ich hervorheben, daß Carano (1913, Taf. 9, Fig. 5) einen Querschnitt der zu den Astereae gehörenden Bellis perennis mit, wie es scheint, drei freien Endospermkernen abbildet.

Chrysocoma.

Mein Material von Chrysocoma Coma-aurea war sehr mangelhaft. In dem fertigen Embryosack habe ich drei große Antipoden beobachtet, entweder wie es dies Abb. 28 zeigt, oder in einer Reihe geordnet.

Inuleae.

Antennaria.

Über Antennaria dioica teilt Juel (1900, S. 19) mit: »Der in Textfigur III*b* abgebildete Embryosack hat schon ein zweizelliges Embryo, und der Centralkern hat eben eine Teilung ausgeführt und eine Zellplatte gebildet, welche indessen keine Zellwand erzeugen wird.« Wahrscheinlich ist doch wohl auch hier das Endosperm von Anfang an zellulär. Bei der apogamen Antennaria alpina verschmelzen die Polkerne nicht, sondern jeder erzeugt eine besondere Spindel (Juel 1900, S. 23, Abb. V*c*). Bei dieser Spezies finden sich offenbar, ehe das zelluläre Endosperm entsteht, einige freie Kerne (vgl. oben Eupatorium!).

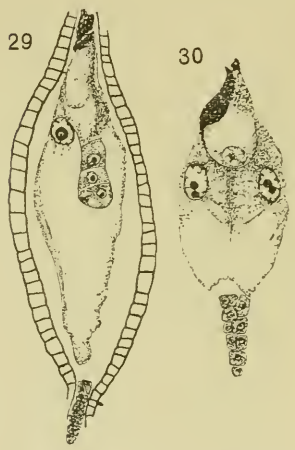

Abb. 29 u. 30. Abb. 29. Helichrysum angustifolium (Vergr. 160). Junger Embryo und noch ungeteilter sekundärer Embryosackkern. — Abb. 30. Gnaphalium undulatum (Vergr. 280). Die erste Zellwand ist longitudinal.

Helichrysum.

Von Helichrysum angustifolium habe ich ein großes Material geschnitten. Die meisten Samenanlagen waren jedoch degeneriert. Zweimal wurden junge Embryonen beobachtet, ohne daß doch eine Endospermbildung angefangen war (Abb. 29).

Gnaphalium.

Nicht weniger als achtmal habe ich bei Gnaphalium undulatum eine Wand sich nach den ersten Teilungen des sekundären Embryosackkerns bilden sehen, und jedesmal war es eine Längswand (Abb. 30). Wahrscheinlich ist wohl deshalb eine solche für die betreffende Art charakteristisch. Bei Erigeron philadelphicus steht wie erwähnt die erste Zellplatte auch longitudinal (Land 1900, S. 255). Was andere Sympetalen betrifft, so ist dasselbe Verhältnis bei Adoxa moschatellina bekannt (Lagerberg 1909, S. 61). Die An-

gaben von Sharp (1911, S. 206) über die Orientierung der betreffenden Wand bei Physostegia virginiana mögen hingegen, wie es Schnarf (1917, S. 35) neuerdings hervorgehoben, auf einem Irrtum beruhen. — Bei Eupatorium glandulosum und Tagetes signatus kann wenigstens zufälligerweise die erste Wand longitudinal sein (siehe S. 500). — Ein zelluläres Endosperm bei Gnaphalium ist wahrscheinlich nicht von Schiller (1907, S. 5) beobachtet. Er schreibt nämlich: »Nach der Befruchtung macht die Eizelle von Gn. uliginosum und silvaticum eine kurze Ruhepause durch, während welcher der sekundäre Embryosackkern rasch Teilungen eingeht, die alsbald eine Menge von Endospermkernen ergeben. Vor der Teilung zeigt das Plasma die bekannte strahlige Anordnung um den Kern. Diese verschwindet wieder, Plasmavakuolen treten zahlreich auf und in den Strängen des Plasmas liegen die Endospermkerne.«

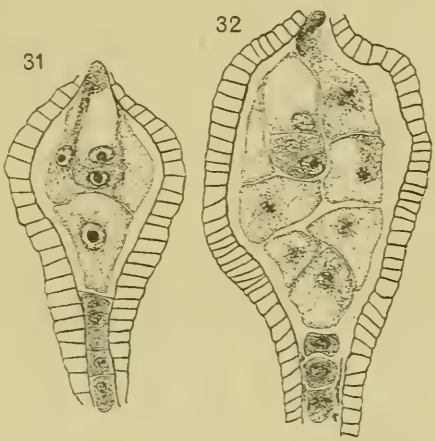

Abb. 31 u. 32. Abb. 31. Galinsoga parviflora (Vergr. 280). Dreizelliger Endosperm. — Abb. 32. Silphium perfoliatum (Vergr. 160). Junges Endosperm.

Heliantheae.

Galinsoga.

Bei Galinsoga parviflora entstehen vier Tetradenzellen, von denen die basale die embryosackbildende werden zu sollen scheint. — Die Antipoden scheinen in der Regel drei zu sein, oft mit mehreren Kernen. Einmal wurde nur eine einzige Antipode beobachtet, die jedoch dreikernig war. — Das Endosperm ist vom Beginn zellulär. Abb. 31 bildet ein solches dreizelliges ab. Die mikropylare Zelle hat sich mittels einer Wand in der Fläche des Papieres geteilt.

Silphium.

Merell (1900, Taf. 8, Fig. 66) bildet bei Silphium integrifolium und Land (1900, Taf. 16, Fig. 10) bei S. laciniatum Spindeln von Endospermkernen ab, welche frei in einer gemeinsamen Plasmamasse liegen. Wahrscheinlich entsteht doch innerhalb der Gattung Silphium das Endosperm durch sukzessive Zellteilung. Frühe Entwicklungsstadien von Silphium perfoliatum, welche ich gesehen, scheinen zu dieser Annahme zu zwingen (Abb. 32).

Xanthium.

Die jüngsten Endospermstadien sind bei Xanthium spinosum zwar nicht beobachtet, aber freie Kerne waren nie zu sehen, und das Endosperm wurde auch in frühen Stadien stets zellulär befunden.

Bidens.

Viele Gattungen der Heliantheae-Gruppe zeichnen sich durch enorm große Antipoden aus, wie es besonders Hegelmaier (1889) und Täckholm (1916) hervorgehoben haben. Abb. 39 bildet einen Embryosack von Bidens tripartitus eine Zeit nach der Befruchtung ab. Zu oberst sieht man ein zelluläres Endosperm den Embryo umgebend und darunter eine große Höhlung mit freien Kernen im Wandplasma. Die Kavität repräsentiert eine persistierende Antipode, wie es die Entwicklung zeigt, welche im ganzen dieselbe ist, die Täckholm bei den nahestehenden Gattungen Cosmidium und Cosmos beschrieben hat. — Abb. 33 zeigt eine Tetrade, deren basale Zelle nach Verdrängung der drei anderen den Embryosack zu bilden kommt (Abb. 34). Nachdem das vierkernige Stadium passiert ist (Abb. 35), konstituiert sich der achtkernige Embryosack (Abb. 36). Nur zwei Antipoden entstehen, eine basale kleinere und eine größere mit zwei Kernen. Erstere degeneriert meistens sehr früh (Abb. 36). Schon in sehr jungen Embryosäcken treten Kernteilungen in der größeren Antipode ein (Abb. 37). Abb. 38 gibt einen befruchtungsreifen Embryosack mit der zurückbleibenden Antipode ab, in deren dünnem Wandplasma zahlreiche Kerne liegen.

Bei Cosmidium burridgeanum und Cosmos bipinnatus,

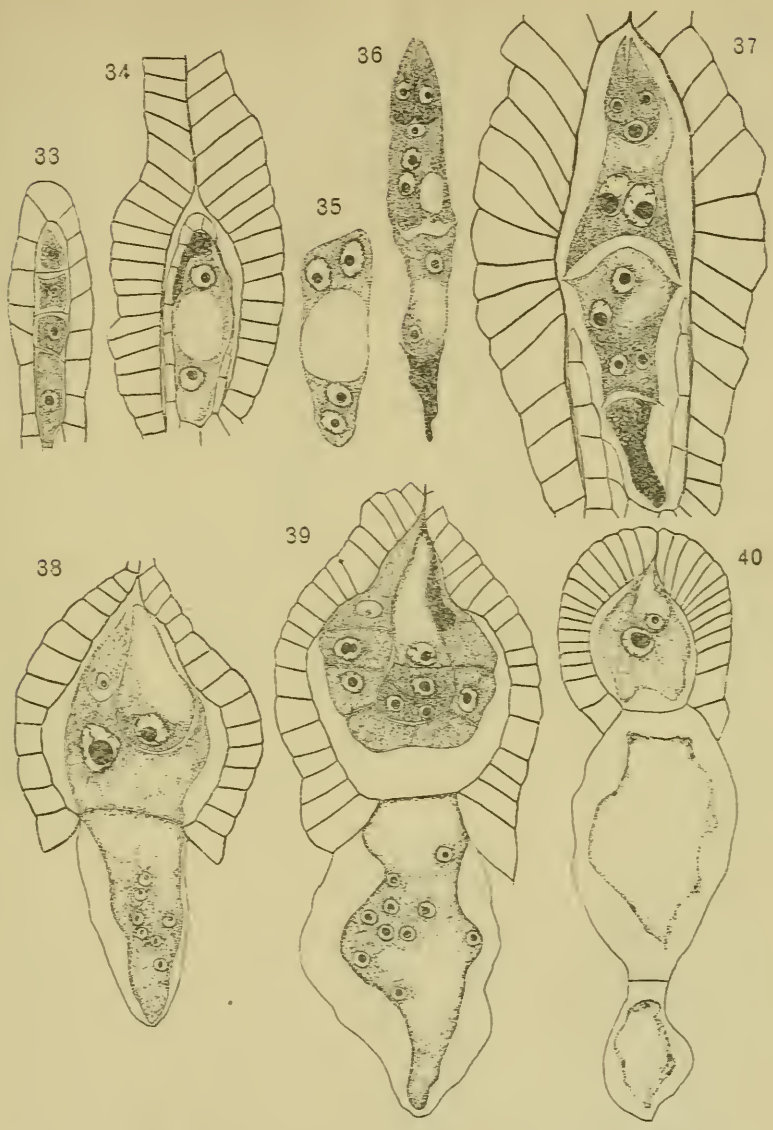

Abb. 33—40. Abb. 33—39. Bidens tripartitus (Abb. 33—37, Vergr. 450; Abb. 38—39, Vergr. 280). — Abb. 33. Tetrade. — Abb. 34. Zweikerniger Embryosack. — Abb. 35. Vierkerniger Embryosack. — Abb. 36. Junger Embryosack. — Abb. 37. Etwas älterer Embryosack. — Abb. 38. Befruchtungsreifer Embryosack. — Abb. 39. Junges Endosperm. — Abb. 40. Bidens leucantha (Vergr. 160). Unbefruchteter Embryosack.

sowie bei verschiedenen von Hegelmaier untersuchten Pflanzen dieser Gruppe, persistieren zwei Antipoden, dieses im Gegensatz zu dem Verhältnis bei Bidens tripartitus. — Eine Abbildung des Embryosackes von Bidens leucanthus (Abb. 40) zeigt dagegen zwei Antipoden und stimmt in allem wesentlichen mit Hegelmaiers Abbildung (1889, Taf. 11, Fig. 10) überein. Obgleich ich nicht im einzelnen die Entwicklung bei dieser Pflanze befolgt, sehe ich es als sehr wahrscheinlich an, daß die beiden Antipoden denen in Abb. 36 und Abb. 37 entsprechen, d. h., daß von Anfang an nie mehr als zwei Antipodenzellen gebildet worden sind.

Das Endosperm ist bei Bidens tripartitus vom Beginn zellulär (Abb. 39). Ein paar andere Heliantheae-Repräsentanten betreffend gibt es Angaben über ein der Zellbildung vorangehendes nukleäres Stadium. Hofmeister (1849, S. 43, Taf. 13, Fig. 20—21) gibt dieses für Helianthus annuus an und über Dahlia coronata lesen wir bei Palm (1915, S. 179): »In einem Embryosack mit achtkernigem Endosperm lagen alle Kerne frei, in der Nähe des Embryos versammelt. Selbst wenn das Endosperm so weit gediehen ist, daß es im Embryosack einen vollständigen Wandbelag bildet, haben sich keine Wandbildungen entdecken lassen.« Diesen besimmten Behauptungen zutrotz sehe ich eine Nachuntersuchung als unbedingt erforderlich an.

Helenieae

Tagetes.

Von vier bei Tagetes signatus gebildeten Tetradenzellen erzeugt die basale den Embryosack. In der Regel finden sich drei Antipoden, die oft mehrkernig werden. Der sekundäre Embryosackkern kann sich etwas nach der Eizelle teilen. Einmal wurde ein Embryosack mit einem dreizelligen Embryo beobachtet, wo der betreffende Kern noch ungeteilt war (Abb. 41). Das Endosperm ist von Anfang an zellulär. Einmal habe ich die erste Wand longitudinal gestellt gesehen (Abb. 42). — Embryosäcke mit zweizelligem Embryo und vierzelligem Endosperm sowie mit dreizelligem Embryo und sechszelligem Endosperm sind beobachtet worden (Abb. 43).

Anthemideae.

Das Vorkommen eines mehrzelligen Archespors scheint innerhalb der Anthemideae keine Seltenheit zu sein (Marshall-Ward 1880, Jönsson 1879—80, Palm 1914 und 1915, Holmgren 1915). Viele Sporenmutterzellen habe ich auch bei Achillea millefolium (Abb. 44), A. ptarmica und Cladanthus arabicus angetroffen. Abbildung 45 zeigt einen Nuzellus von Chrysanthemum corymbosum, welcher Palms (1915) Abb. 35 entspricht. Innerhalb anderer Kompositengruppen scheint die Zahl der Sporenmutterzellen nur sehr selten und ausnahmsweise über eins zu steigen [Adenocaulon bicolor (Jessie Ayres 1915, Abb. 14), Aster pattersonii (Palm 1915, S. 131), Erigeron glabellus, Eupatorium

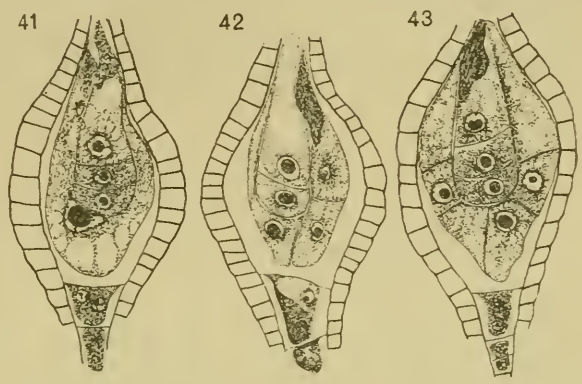

Abb. 41—43. Tagetes signatus (Vergr. 280). — Abb. 41. Dreizelliger Embryo und jedoch ungeteilter sekundärer Embryosackkern. — Abb. 42. Junges Endosperm; die erste Wand longitudinal. — Abb. 43. Dreizelliger Embryo, sechszelliges Endosperm.

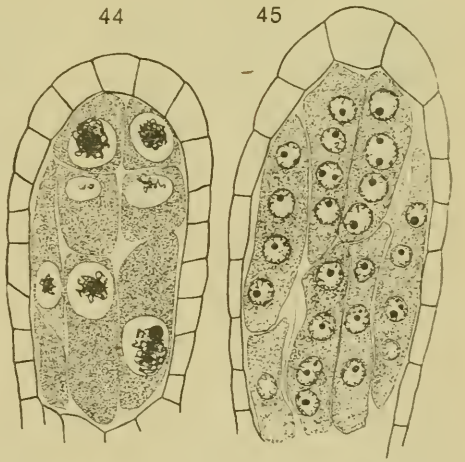

Abb. 44 u. 45. Abb. 44. Achillea millefolium (Vergr. 550). Viele Sporenmutterzellen in demselben Nuzellus. — Abb. 45. Chrysanthemum corymbosum (Vergr. 450). Viele Zellen mit Tetradenkernen.

ageratoides (Holmgren 1919, S. 22 und 59) Taraxacum (Schwere 1896, S. 39)]. — Die interessanten Verhältnisse bei der Entwicklung des Embryosackes innerhalb der Anthemideae betreffend, weise ich auf die oben angeführten Verfasser hin. — Präparate sind aus fünf dieser Gruppe angehörenden Gattungen hergestellt worden, ohne daß es mir bisher geglückt, frühe Endospermstadien zu erhalten.

Senecioneae.

Senecio.

Wenige Pflanzen dürften so oft embryologisch untersucht worden sein wie Senecio vulgaris. Schon 1879 lieferte Strasburger (S. 9) eine sehr genaue und mit vielen Abbildungen versehene Beschreibung des sich nach dem Normaltypus entwickelnden Embryosackes. (Die Darstellung von Vesque [1878, S. 246] im Jahre vorher ist von seiner bekannten irrtümlichen Auffassung über die Entstehungsweise des Embryosackes beeinflußt.) Winge veröffentlichte 1914 einen kleinen Aufsatz, wo eine ganz andere Auffassung urgiert wird. Nach ihm soll sich nämlich die terminale Makrospore zum Embryosack entwickeln und dessen Antipoden schnell zugrunde gehen. Die drei übrigen Zellen persistieren jedoch lange und entsprechen offenbar, was Strasburger, Marshall-Ward (1880,

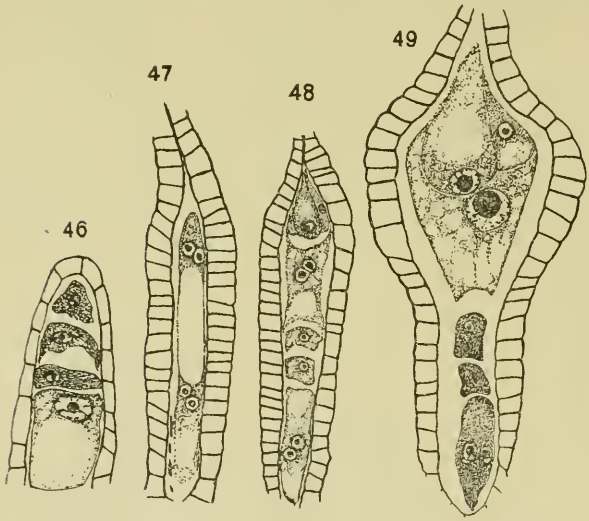

Abb. 46—49. Senecio vulgaris (Abb. 46, Vergr. 550; Abb. 47—49, Vergr. 280). — Abb. 46. Tetrade. — Abb. 47. Vierkerniger Embryosack. — Abb. 48. Junger Embryosack. — Abb. 49. Befruchtungsreifer Embryosack.

S. 532), Treub und Mellink (1880), Guignard (1882, S. 176) sowie v. Portheim (1901, S. 146) als Antipoden aufgefaßt. Eine gewisse Bestätigung gewannen Winges Angaben durch Palms (1915, S. 93) Untersuchung von Senecio sagittatus (= Emilia sagittata), wo oft mehrere Tetradenzellen ihre Entwicklung fortsetzen, so daß öfter mehr oder weniger antipodenähnliche Embryosäcke unter dem fungierenden gebildet werden.

Während meines Suchens nach den frühesten Endospermstadien bei S. vulgaris frappierte es mich, daß Winges »Makrosporen« oft so wie in Abb. 51 angeordnet waren, und weiter fiel das totale Fehlen von »Antipodenresten« auf, weshalb seine Angaben anfingen, mir etwas verdächtig zu scheinen. Folglich fixierte ich Material zur Untersuchung der früheren Stadien, und es zeigte sich nun, daß die Entwicklung gerade so verläuft, wie es Strasburger beschrieben. Die basale Makrospore verdrängt die drei anderen (Abb. 46), und was Winge als persistierende Tetradenzellen aufgefaßt, sind die Antipoden (Abb. 49). Ein Jahr, nachdem ich dieses festgestellt, lieh mir Lic. phil. G. Täckholm einen Sonderabdruck einer Abhandlung von Carano (1915), wo ebenfalls der Irrtum Winges aufgewiesen war. Carano (S. 1246) hat zwei Samenanlagen beobachtet, wo die terminale Makrosporenzelle dazu zu kommen scheint, den Embryosack zu bilden. Einen ähnlichen Fall bildet Winge (Abb. 4) ab. Neuerdings hat Small (1919, S. 143) auch die Entwicklung von Senecio vulgaris untersucht.

Bei Senecio vulgaris können die Antipoden wie in den Abb. 49 und 51 angeordnet sein. Kernteilungen kommen oft vor (Abb. 49 und 52). Auf diese können auch Zellteilungen folgen (Strasburger, Taf. 3, Fig. 38, Winge, Fig. 7). Small (S. 144, Fig. 67) bildet einen Embryosack ab, wo die basale Antipode sich in vier Zellen geteilt. — Bei Senecio palmatus (Fig. 53) habe ich Teilungen der Antipoden häufiger als bei der bereits erwähnten Art gefunden. Dasselbe hat Mottier (1893, S. 248) bei Senecio aureus konstatiert, sowie Fräulein Goldflus (1899, S. 52 und 54) bei S. Doria und S. Cineraria.

Möglicherweise hat Mottier (1893, S. 249) die Spermakerne im Embryosack von Senecio aureus gesehen. Er meint doch,

daß der generative Kern ungeteilt in den Embryosack hineingelangt. Bei Senecio vulgaris hat aber Small (siehe seine Figg. 74—76) gefunden, daß zwei Spermakerne schon in dem Pollenkorn selbst gebildet werden. In Fig. 11 bildet Mottier zwei Kerne ab, welche gleichwie der »generative« rund, kromatinarm und mit einem großen Nukleolus versehen sind. — Ich

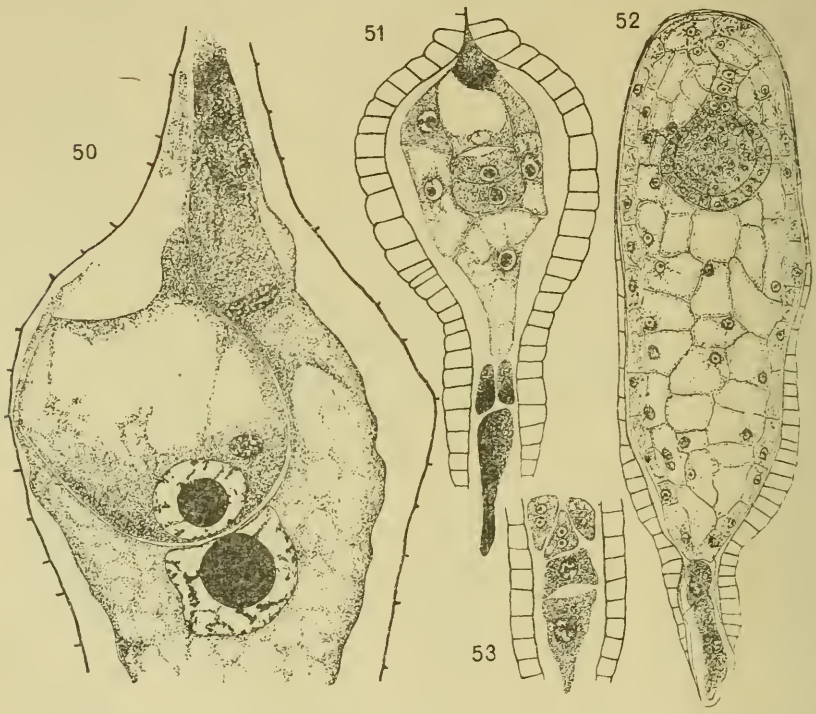

Abb. 50—53. Abb. 50—52. Senecio vulgaris. — Abb. 50. Embryosack mit Spermakernen (Vergr. 880). — Abb. 51. Junges Endosperm (Vergr. 280). — Abb. 52. Älteres Stadium (Vergr. 160). — Abb. 53. Senecio palmatus, Antipoden (Vergr. 280).

habe nur einmal bei Senecio vulgaris die beiden Spermakerne im Embryosack gesehen. Sie waren längliche, ziemlich kurze und dicke Gebilde und wie gewöhnlich reichlich kromatinführend (Abb. 50).

Das Endosperm ist bei Senecio vulgaris schon von Anfang an zellulär, wie aus Abb. 51 ersichtlich sein mag. Wahrschein-

lich hat Guignard (1893, S. 285) auch bei dieser Pflanze dasselbe beobachtet. Er schreibt nämlich: »Aussitôt après la fécondation, l'albumen s'organise a l'état de tissu et remplit la cavité du sac embryonnaire, sauf dans la partie inférieure rétrécie où l'on retrouve pendant longtemps les cellules antipodes (fig. 133)«. Vgl. auch meine Abb. 52. Über das Endosperm von Senecio aureus teilt Mottier (S. 252) mit, daß »several free nuclei appear in the cavity of the embryo-sac when the first wall is formed in the embryo. Very soon, however, cell formation takes place, and the cavity of the embryo-sac is entirely filled with endosperm«. Jedoch dürfte sich wohl das Endosperm bei dieser Art ebenso wie bei Senecio vulgaris verhalten. Seine Abb. 27 zeigt auch zwei Endospermzellen, »that occupied the whole width of the embryosac — —«. — Palm bildet (Abb. 26b, S. 106) einen Embryosack von Senecio sagittatus mit zwei freien Endospermkernen ab (Polkerne können es wohl kaum sein, da ein dreizelliger Embryo vorhanden ist). Wahrscheinlich ist wohl dieses auf eine irrtümliche Beobachtung zurückzuführen.

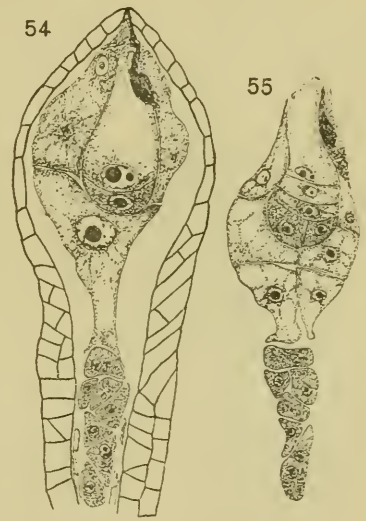

Abb. 54—55. Tussilago farfara (Vergr. 260). Frühe Endospermstadien.

Tussilago.

Vier Tetradenzellen sind bei Tussilago farfara beobachtet (Jönsson 1879–80, S. 7; Dahlgren 1915, S. 11). Pollenschläuche sind oft beobachtet. Den Embryosack hat Guignard (1882. Fig. 168) abgebildet. Die Anzahl der Antipoden wechselt. Das Endosperm ist vom Beginn zellulär (Abb. 54). Abb. 55 bildet ein etwas späteres Stadium ab. Teilungen treten normal in den Zellen des Integuments auf, wie es schon Hegelmaier (1889, S. 841) aufgewiesen.

Calenduleae.

Calendula.

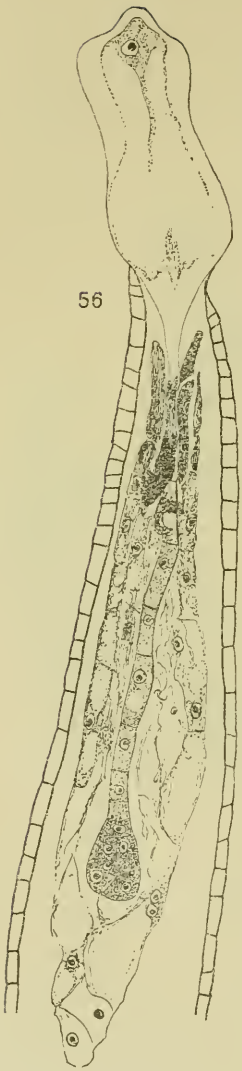

Abb. 56. Calendula arvensis mit dem Haustorium (Vergr. 160).

Die Arten dieser Gattung unterscheiden sich von allen anderen untersuchten Kompositen durch den Besitz eines Haustoriums im mikropylaren Ende der Samenanlage. Dieses wurde zuerst von Tulasne (1855, S. 77) beschrieben, der jedoch das Haustorium als eine stark vergrößerte Suspensorzelle deutete. Hofmeister (1858, S. 123) und Billings (1901, S. 312) behaupten doch, daß das Haustorium von einer Synergide gebildet wird, welche statt wie gewöhnlich zu degenerieren, zu dem betreffenden Gebilde auswächst.

Es war natürlich verlockend, diese interessanten Pflanzen genauer studieren zu können, und ich fixierte deshalb Calendula arvensis, C. microcephala, C. officinalis und C. tripterocarpa, wo das Haustorium bei sämtlichen Arten schön entwickelt befunden wurde. Obgleich ich aber mehrere Wochen dieser Arbeit widmete und dabei den größten Teil meines reichlichen Materiales verbrauchte, kann ich mich aber nicht mit Bestimmtheit über die Entstehungsweise des Haustoriums äußern. Die benutzte Fixierungsflüssigkeit (Juels $ZnCl_2$-Mischung) war offenbar für die früheren kritischen Stadien nicht passend. Mediane Schnitte, welche ich von älteren Samenanlagen erhalten, widersprechen jedenfalls nicht direkt der Ansicht Tulasnes, daß das Haustorium vom Suspensor entwickelt wird (Abb. 56). Dieser ist für eine Komposite ungewöhnlich lang.

Wie es Billings Abb. 96 zeigt, wird von den Zellen des Eiapparates schon

um die Zeit der Befruchtung eine kleine Ausbuchtung des Embryosacks gebildet. Bei der den Arctotideae angehörenden Ursinia anthemoides habe ich beobachtet, daß die Synergiden weit in den Mikropylekanal hineinragen, wo sie nach und nach auch dazu kommen, auflösend auf die benachbarten Zellen einzuwirken. Sie lassen sich offenbar als eine Art Haustorium auffassen. Die langen, schmalen, plasmareichen und stark färbbaren Synergidenausläufer erinnern in hohem Grade an Pollenschläuche. Infolge der unbefriedigenden Beschaffenheit meines Materiales kann ich zurzeit dieses interessante Verhältnis nicht näher behandeln, sondern hoffe auf eine Wiederaufnahme meiner Untersuchungen im Zusammenhang mit einem erneuerten Studium von Calendula.

Das Haustorium bei Calendula scheint zuerst das Gewebe an der Funiculusseite der Mikropyle anzugreifen, resorbiert aber später die Zellen rund umher. Das Haustorium hat sich an der soeben erwähnten Seite bis zur Epidermis vordringend beobachten lassen. Was diese Bildung besonders bemerkenswert macht, ist, außer seinem unerwarteten Auftreten bei einer Komposite, seine große Plasmaarmut, welche ja dieses Haustorium so stark von den meisten solchen unterscheidet. (Vgl. auch die Riesenantipoden bei Bidens, S. 499.)

Das Endosperm entsteht nach Hofmeister (S. 123) und Billings (S. 313) durch freie Zellbildung. Ich hoffe dieses an besser fixiertem Material, als ich zurzeit besitze, genauer untersuchen zu können.

Bemerkenswert ist, daß der Nuzellusgrund bei den von mir untersuchten Arten selbst in Samenanlagen mit verhältnismäßig weit vorgeschrittener Embryoentwicklung persistieren kann.

Bei dieser Untersuchung ist meine Aufmerksamkeit auf das Studium der Samenanlagen eingestellt und mein Material war dafür fixiert. Ich will jedoch nicht unterlassen, hier eine zufällig gemachte Beobachtung über das Vorkommen eines echten Periplasmodiums in den Staubblättern von Tagetes signatus zu erwähnen. Die mehrkernigen Tapetenzellen behalten hier lange ihre parietale Lage bei, und erst wenn die Wandbildung der Pollenkörner recht weit vorgeschritten ist, findet man sie

eine einzige gemeinsame Plasmamasse mit zahlreichen recht chromatinreichen Kernen bildend. Sowohl Juel (1915, S. 359) wie Tischler (1914, S. 82) haben das Verhalten der Tapetenzellen in den Staubblättern von Silphium, dem Objekt Merells, untersucht, und konstatiert, daß die einzelnen Tapetenzellen zwar zwischen die Pollenkörner eindringen, aber doch hierbei nicht zu einem Synzytium verschmelzen. Dieselbe Beobachtung hat Juel (1915, S. 359) bei Doronicum grandiflorum gemacht.

Die Spermakerne können innerhalb der Familie Compositae augenscheinlich von recht verschiedenem Aussehen sein. Bei Aster undulatus hat Miß Opperman (1904, S. 359, Fig. 18a) einen Spermakern von ungefähr demselben Typus wie ich bei Senecio vulgaris (Abb. 50) gesehen, nämlich »more or less bananashaped«. Bei der Fusion nehmen die Spermakerne »the structure of ordinary nuclei« an (S. 361). — Ganz verschieden ist die Form der Spermakerne bei sechs 1900 untersuchten, den Heliantheae angehörenden Gattungen. Bei Helianthus annuus und Rudbeckia speciosa fand also Nawaschin (1900 und 1909) bei ersterer Art lange, spiralig gedrehte Spermakerne, »ihrer Form nach manchen Spermatozoiden der Sporenpflanzen äußerst ähnlich«. Bei Rudbeckia waren die Spermakerne »massiger als bei Helianthus, dabei viel kürzer und dicker und nicht so stark gedreht«. Lange gewundene Spermakerne finden sich auch bei mehreren Silphium-Spezies (Merell 1900, S. 113; Land 1900, S. 256). Nach Land verlieren die Spermakerne bei der Befruchtung ihre spiralige Form (siehe seine Fig. 9). Bei Heliopsis patula, Spilanthes oleracea und Guizotia oleiflora beobachtete nicht Guignard (1900, S. 6) die Spermakerne »aussi allongés et contournés que ceux qu'il (Nawaschin) a vus dans l'Helianthus«. — Bei der Cichoriee Tragopogon orientalis sind die Spermakerne »wurmförmig, ohne schraubig gewunden zu sein« (Eichler 1906, S. 849). — Nach Schiller (1907, S. 5) sind die Spermakerne bei Gnaphalium »wurmförmig, ziemlich dick und kurz«. —

Das allgemeine Aussehen der Samenanlage betreffend, so ist dieses innerhalb verschiedener Gruppen recht wechselnd. So haben wir z. B. bei den Cichorieae und Senecioneae im Verhältnis zu der Länge des fertigen Embryosacks recht kurze

Samenanlagen; bei den Heliantheae und Helenieae hingegen bemerkenswert lange. Bei Helianthus tuberosus hat also Fräulein Goldflus (1899, S. 90) den Embryosack »au moins quinze fois plus court que l'ovule tout entier« gefunden, und ungefähr dieselbe Zahl habe ich bei einer Messung von Tagetes signatus erhalten. Bei Centaurea dealbata sind die Epidermiszellen der Samenanlage von der Mündung der Mikropyle ein Stück nach oben in radialer Richtung stark verlängert, was ich bei keiner anderen Komposite beobachtet habe. — Die Mikropyle kann bald verhältnismäßig eng sein, bald sehr weit (Abb. 5). Haarbildungen in der Mikropyle sind innerhalb der Gruppen Cichorieae (Abb. 5), Calenduleae, Cynareae (Centaurea) und Mutisieae (Gerbera) beobachtet worden. Ganz gewiß kommt ein näheres Studium zu zeigen, daß sich gute Merkmale zum Unterscheiden der verschiedenen Gruppen der großen Familie von den Samenanlagen holen lassen.

Was die Entwicklung und Organisation des Embryosackes betrifft, so herrscht unter den Kompositen eine reichlichere Variation als vielleicht in irgendeiner anderen Familie. In der Regel kommt nur eine einzige Archesporzelle vor (Eichlers »reduzierte Embryosackmutterzellen« bei Tragopogon sind Reste des Nuzellusgrundes), aber zuweilen können, wie erwähnt, solche in Menge vorhanden sein (Anthemideae). Eine Übersicht der vielen verschiedenen Typen des Embryosackes finden wir bei Holmgren (1915) und Palm (1915). Der erstere hat (1919), wie erwähnt, sogar innerhalb einer und derselben Gattung (Erigeron) alle für die Kompositen beschriebenen Entwicklungstypen gefunden. Hier diese interessanten Verhältnisse zu diskutieren, kann nicht in Frage kommen, besonders da Holmgren in Aussicht gestellt, eine genauere Behandlung dieses Gegenstandes zu geben. Ohne auf eine Kritik einzugehen, will ich hier beiläufig erwähnen, daß Frau Emma Jacobsson-Stiasny (1916, S. 60) über den Bau und die Entwicklung des Kompositenembryosackes theoretisiert.

Wie aus dieser Abhandlung hervorgehen dürfte und wie es übrigens lange bekannt gewesen, sind Aussehen und Natur der Antipoden höchst wechselnd. Beispielsweise bei Lactuca sind also die Antipoden kleine unbedeutende Gebilde, die frühzeitig

degenerieren, bei Bidens und einigen anderen den Heliantheae angehörenden Pflanzen können sie dagegen eine Größe erlangen, die im Pflanzenreich überhaupt selten ist. Bemerkenswert ist die minimale Plasmamenge in diesen Riesenzellen. Eine Übersicht in Tabellenform über die meisten aus dieser Familie beschriebenen Antipoden ist neuerdings von Small (1919, S. 147) vorgelegt worden. Palm (1915) hat aufgewiesen, daß Tetradenzellen oder deren Derivate persistieren und als »physiologische Antipoden« dienen können. — Bemerkenswert ist das Vorkommen eines sehr plasmaarmen Mikropylehaustoriums bei Calendula, welches möglicherweise von einer Synergide herrührt. Bei Ursinia wachsen, wie erwähnt, die Synergiden zu ziemlich langen pollenschlauchähnlichen Gebilden aus.

Bei meinen Untersuchungen ist, wie erwähnt, das Hauptgewicht auf die Endospermbildung gelegt worden. Sowohl Samuelsson (1913) wie Frau Emma Jacobsson-Stiasny (1914), welche sich eingehend mit der Endospermbildung bei den Angiospermen beschäftigt, führen die Compositae zu der Gruppe, die durch nukleäres Endosperm (freie Zellbildung) ausgezeichnet ist. Bei folgenden Spezies haben wir doch ein von Anfang an zelluläres Endosperm:

Cichorieae:	Lactuca muralis
	Lactuca scariola
	Crepis blattaroides (?)
	Reichardia tingitana
	Sonchus arvensis (?)
	Tragopogon pratensis (?)
	Chondrilla juncea
	Taraxacum platycarpum
	Taraxacum arcticum
	Hieracium flagellare
Eupatorieae:	Eupatorium glandulosum
	Ageratum mexicanum
Astereae:	Erigeron aurantiacus
	Erigeron philadelphicus
Inuleae:	Antennaria dioica (?)
	Gnaphalium undulatum

Helianthéae:	Galinsoga parviflora
	Silphium perfoliatum (?)
	Bidens tripartita
Helenieae:	Tagetes signatus
Senecioneae:	Senecio vulgaris
	Senecio aureus (?)
	Tussilago farfara.

Die Eizelle und der sekundäre Embryosackkern teilen sich gewöhnlich ziemlich gleichzeitig. Die erste Zellwand möchte in der Regel transversal sein. Bei Erigeron philadelphicus und Gnaphalium undulatum verläuft sie dagegen in der Längsrichtung des Embryosackes. Der zelluläre Endospermtypus, welcher jetzt innerhalb sieben Unterabteilungen der Compositae konstatiert ist, mag wohl, den vielen widersprechenden Angaben in der Literatur zutrotz, mit Recht als der die Familie kennzeichnende aufgefaßt werden. Bei den apogamen Arten Eupatorium glandulosum und Antennaria alpina entstehen, wie erwähnt, bei letzterer immer und bei dem ersteren zuweilen vor der Zellbildung freie Kerne. Die beiden Polkerne verschmelzen dann nicht, sondern treten jeder für sich in Teilung. Dieses möchte doch als ein sekundäres, durch die unterbliebene Kernfusion verursachtes Verhältnis aufzufassen sein. — Ich will jedoch nicht unterlassen, hier zu erwähnen, daß ein Präparat von Centaurea dealbata freie Endospermkerne zeigte. Ob hier ein normales Verhältnis, eine zufällige Abweichung oder ein Artefakt vorlag, kann ich jetzt nicht entscheiden. In einem mißbildeten Embryosack von Pedicularis foliosa hat Schmid (1906, S. 79), trotzdem das Endosperm hier wie bei den Scrophulariaceen im allgemeinen durch sukzessive Zellteilung entsteht, freie Kerne beobachtet. Juel (1915, S. 339) hat gefunden, daß die Tapetenzellen bersten und ihr Inhalt zu einem falschen Periplasmodium zusammenfließen kann, wenn ein Staubblatt bei der Fixierung verletzt wird.

Besonders Samuelsson (1913) hat mit Eleganz aufgewiesen, wie große systematische Bedeutung die Art der Endospermbildung haben kann. Wie sich diese innerhalb der übrigen Synandrae-Familien verhält, geht aus folgender Übersicht hervor.

Calycerceae. (Diese Familie wird zuweilen zu den Rubiales geführt.) In einer Arbeit von 1915 beschrieb ich den zellulären Endospermtypus bei Acicarpha tribuloides, den ich damals als einen bestimmten Unterschied den Compositae gegenüber auffaßte, in deren Nähe die Calyceraceae meistens angebracht werden.

Stylidiaceae. Nach Burns (1900, S. 351) werden bei den zeitigsten Teilungen des sekundären Embryosackkernes von Stylidium squamellosum keine Zellen gebildet, sehr bald geht aber das nukleäre Endosperm in das zelluläre Stadium über. Präparate, die ich von Stylidium adnatum hergestellt, zeigen doch, daß hier das Endosperm von Beginn an zellulär ist.

Goodeniaceae. Über diese von Billings (1901, S. 308) behandelte Familie liegen keine Angaben betreffs der Art der Endospermbildung vor.

Campanulaceae. Das Endosperm ist hier von Anfang an zellulär (Literatur bei Samuelsson 1913, S. 139).

Lobeliaceae. Billings (1901, Fig. 78) bildet bei Lobelia vier, wie es scheint, freie Endospermkerne ab. Die beiden der Mikropyle zunächstliegenden bilden zwei Haustorienzellen. »Die anderen Endospermkerne«, schreibt er (S. 306), »erfahren eine rasche Vermehrung, und sehr bald ist ein festes Gewebe gebildet — —«. Obgleich also Billings' Darstellung nicht so klar wie wünschenswert ist, kann doch, nach seinen Figuren zu urteilen, kaum daran gezweifelt werden, daß auch hier das Endosperm vom ersten Beginn zellulär ist.

Cucurbitaceae. Das Endosperm ist in dieser Familie nukleär, wie es besonders Kirkwood (1914) bei einer Mehrzahl dazu gehörender Arten aufgewiesen hat.

Von den den Synandrae angehörenden Familien weicht Cucurbitaceae ganz bestimmt von den übrigen (Goodeniaceae ist jedoch nicht untersucht) in der Art der Endospermbildung ab. Hierin liegt jedoch nichts überraschendes. Schon durch ihre zwei Integumente und die crassinuzellaten Samenanlagen unterscheiden sich die Cucurbitaceen so stark von den übrigen Synadrae-Familien[1] und von den Sympetalen über-

[1]) Daß die Cucurbitaceen recht entfernt mit der Synandrae-Reihe verwandt sind, scheint doch nicht ausgeschlossen, besonders infolge serumdiagnostischer Untersuchungen (Mez und Gohlke 1914).

haupt, daß die Zusammenstellung der Cucurbitaceae mit diesen Pflanzen als sehr unnatürlich anzusehen ist[1]. Eine Bestätigung hiervon liefert ja auch die nukleäre Endospermbildung der Cucurbitaceen. Durch das Konstatieren des zellulären Typus bei den Kompositen erhalten wir dagegen noch ein Merkmal, das diese Familie mit den übrigen Familien der Reihe Synandrae verbindet.

Die Angabe von Lavialle, daß Sonchus und einige andere Kompositen ein chalazales Endospermhaustorium besitzen sollten, wie es ja oft bei anderen Synandrae-Familien beschrieben worden ist, ist irrtümlich (vgl. S. 488). Das Hervorheben der phylogenetischen Bedeutung der oft haustorienähnlichen Antipoden innerhalb der Familie Compositae durch Small (1919, S. 149) ist natürlich ganz ohne Wert, da »the antipodal haustorium« bei anderen Synandrae ja von endospermatischem Ursprung ist. Das große Haustorium von Calendula ist ebenfalls bloß eine den endospermatischen Mikropylehaustorien analoge Bildung.

Den vielen Untersuchungen zutrotz, welche über die Compositae gemacht worden sind, bleibt immer noch vieles innerhalb dieser betreffs ihrer embryologischen Verhältnisse so interessanten und wechselnden Familie zu studieren. Von den dreizehn Gruppen, in welche man die große Familie einzuteilen pflegt, habe ich im Vorstehenden nicht, oder doch nur beiläufig die Vernonieae, Anthemideae, Arctotideae, Cynareae und Mutisieae behandelt, da mein Material von diesen leider unzureichend oder unbefriedigend fixiert gewesen ist. Ich hoffe doch später Gelegenheit zu kriegen, meine Studien, und zwar besonders über die Endospermbildung dieser Gruppen, fortsetzen zu können.

Botanisches Institut, Upsala, 12. Februar 1920.

Zusatz in Korrektur.

Nach Abschluß der Arbeit erhielt ich eine Abhandlung von K. Schnarf, »Beobachtungen über die Endospermentwicklung von Hieracium aurantiacum«, die am 27. November 1919

[1]) Einen Parallelfall haben wir in der Familie Plumbaginaceae, deren Anbringen zusammen mit oder in der Nähe der sympetalen Primulales-Reihe ganz unberechtigt ist (vgl. Dahlgren 1916, S. 67).

der Wiener Akademie vorgelegt wurde und in ihren Sitzungsberichten veröffentlicht ist. Er hat die zelluläre Endospermbildung bei dem erwähnten Hieraciumspezies, gleichwie bei Crepis biennis, beobachtet. — In einer mir früher nicht zu Gesicht gekommenen Arbeit von Carano (Ricerche sull'embriogenesi delle Asteracee. — Annali di Botanica. 1915. **13**) ist der zelluläre Endospermtypus bei Bellis perennis (vgl. S. 495!) und Calendula arvensis nebenbei erwähnt.

Literaturverzeichnis.

Ayres, Jessie A., Flower of Adenocaulon bicolor. — Bot. Gaz. 1915. **59.**

Billings, H., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwickelung. — Flora. 1901. **88.**

Burns, G. P., Beiträge zur Kenntnis der Stylidiaceen. — Ebenda. 1900. **87.**

Carano, E., Su particolari anomalie del sacco embrionale di »Bellis perennis«. — Annali di Botanica. 1913. **11.**

—, Sull'embriologia di Senecio vulgaris L. — Rendic. d. Real. Accad. dei Lincei. Serie 5. 1915. **24.**

Chamberlain, C. J., The embryo sac of Aster novae-angliae. — Bot. Gaz. 1895. **20.**

—, The embryo sac of Aster and Solidago. — Ebenda. 1918. **65.**

Dahlgren, K. V. O., Über die Überwinterung der Pollensäcke und der Samenanlagen bei einigen Angiospermen. — Svensk Bot. Tidskrift. 1915. **9.**

—, Über die Embryologie von Acicarpha tribuloides Juss. — Ebenda.

—, Zytologische und embryologische Studien über die Reihen Primulales und Plumbaginales. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl. 1916. **56**: 4.

—, Über einige Kreuzungsversuche mit Chelidonium majus L., Polemonium coeruleum L. und Lactuca muralis L. — Svensk Bot. Tidskrift. 1918. **12.**

Eichler, K., Über die doppelte Befruchtung bei Tragopogon orientalis. — Sitzgsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl. Abt. 1. 1906. **115.**

Goldflus, Mathilde, Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les composées. — Journ. de Botanique. 1899. **13.**

Guignard, L., Recherches sur le sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. — Ann. Sci. Nat. Bot. (6). 1882. **13.**

—, Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument seminal. — Journ. de Bot. 1893. **7.**

—, Nouvelles recherches sur la double fécondation chez les Végétaux angiospermes. — C. R. Acad. Sci. France. 1900. **131.**

Hofmeister, W., Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. — Leipzig. 1849.

—, Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. — Jahrb. f. wiss. Bot. 1858. **1.**

Holmgren, J., Die Entwicklung des Embryosackes bei Anthemis tinctoria. — Svensk Bot. Tidskrift. 1915. **9.**

—, Apogamie in der Gattung Eupatorium. — Ebenda. 1916. **10.**

—, Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen Erigeron und Eupatorium. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl. 1919. **59**: 7.

Jacobsson-Stiasny, Emma, Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildung bei den Angiospermen. — Sitzgsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl. Abt. 1. 1914. **123.**

—, Fragen vergleichender Embryologie der Pflanzen. I. Formenreihen mit sechzehnkernigen Embryosäcken. — Ebenda. 1916. **125.**

Jönsson, B., Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. — Lunds Univ. Årsskrift. 1879—1880. **16.**

Juel, O., Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl. 1900. **33**: 5.

—, Untersuchungen über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. — Jahrb. f. wiss. Bot. 1915. **56.**

Kirkwood, J. E., The comparative embryology of the Cucurbitaceae. — Bull. New York Bot. Gard. 1905 (1904). **3.**

Lagerberg, T., Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von Adoxa moschatellina L. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl. 1909. **44**: 4.

Land, J. G., Double fertilization in Compositae. — Bot. Gaz. 1900. **30.**

Lavialle, P., Observations sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées. — Bull. Soc. Bot. France. 1911. **58.**

Marshall-Ward, H., A contribution to our knowledge of the embryo-sac in Angiosperms. — Journ. Linn. Soc. Botany. 1880. **17.**

Merell, W. D., A contribution to the life history of Silphium. — Bot. Gaz. 1900. **29.**

Mez, C., und Gohlke, K., Physiologisch-systematische Untersuchungen über die Verwandtschaften der Angiospermen. — Beiträge z. Biologie d. Pflanzen. 1914. **12.**

Mottier, D. M., On the embryo-sac and embryo of Senecio aureus L. — Bot. Gaz. 1893. **18.**

Murbeck, S., Parthenogenese bei den Gattungen Taraxacum und Hieracium. — Bot. Not. 1904.

Nawaschin, M., Gaploidnoje. diploidnoje i triploidnoje jadra i Crepis virens. — Ottisk is XXV t. sapisok kiewskago obstschestwa estestwoispit. — Kiew 1915.

Nawaschin, S., Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dicotyledoneen. — Ber. d. d. bot. Ges. 1900. **18.**

—, Über das selbständige Bewegungsvermögen der Spermakerne bei einigen Angiospermen. — Österr. bot. Zeitschr. 1909. **12.**

Opperman, Marie, A contribution to the life history of Aster. — Bot. Gaz. 1904. **37.**

Osawa, J., Studies on the cytologie of some species of Taraxacum. — Arkiv f. Zellforschung. 1913. **10.**

Palm, B., Zur Embryologie der Gattungen Aster und Solidago. — Acta Horti Bergiani. 1914. **5**: 4.

—, Über die Embryosackentwicklung einiger Kompositeen. — Svensk Bot. Tidskrift. 1914. **8.**

—, Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Diss. — Stockholm 1915.

Portheim, L. Ritter v., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Achaena und des Embryos der Kompositen. I. Senecio vulgaris L. — Sitzgsber. deutsch. naturwiss.-med. Ver. f. Böhmen »Lotos« in Prag. N. F. 1901. **21.**

Rosenberg, O., Cytological studies on the apogamy in Hieracium. — Bot. Tidsskrift. 1907. **28.**

—, Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen. — Svensk Bot. Tidskrift. 1909. **3.**

—, Über die Apogamie bei Chondrilla juncea. — Ebenda. 1912. **6.**

Samuelsson, G., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Bicornes-Typen. — Ebenda. 1913. **7.** — Auch Diss. in Upsala 1913.

Schiller, J., Untersuchungen über die Embryogenie in der Gattung Gnaphalium. — Österr. bot. Zeitschr. 1907.

Schkorbatow, L., Parthenogenetische und apogame Entwickelung bei den Blüthenpflanzen. Entwicklungsgeschichtliche Studien an Taraxacum officinale Wigg. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung.) — Trav. Soc. nat. Univ. imp. Kharkow. 1911—1912. **45.**

Schmid, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceae. — Beih. bot. Centralbl. 1906. **20.** — Auch Diss. Zürich 1906.

Schnarf, K., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. — Denkschriften d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl. 1917. **94.**

Schwere, S., Zur Entwickelungsgeschichte der Frucht von Taraxacum officinale Web. Ein Beitrag zur Embryologie der Compositen. — Flora. 1896. **82.**

Sharp, L. W., The embryo sac of Physostegia. — Bot. Gaz. 1911. **52.**

Small, J., The origin and development of the Compositae. XII. Miscellaneous topics. — The New Phytologist. 1919. **18.**

Strasburger, E., Die Angiospermen und die Gymnospermen. — Jena 1879.

Täckholm, G., Zur Antipodenentwicklung der Kompositengattungen Cosmidium und Cosmos. — Svensk Bot. Tidskrift. 1916. **10.**

Tischler, G., Die Periplasmodiumbildung in den Antheren der Commelinaceen und Ausblicke auf das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen Monokotylen. — Jahrb. f. wiss. Bot. 1914. **55.**

Treub, M., et Mellink, J. F. A., Notice sur le développement du sac embryonnaire dans quelques Angiospermes. — Archiv Néerland. d. Sci. ex. et nat. 1880. **15.**

Tulasne, L.-R., Nouvelles études d'embryogenie végétale. — Ann. Sci. Nat. Bot. (4). 1855. **4.**

Vesque, J., Développement du sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. — Ebenda. (6). 1878. **6.**

Winge, Ø., Oogenesis hos Senecio. — Bot. Tidsskrift. 1914. **33.**

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: 12

Autor(en)/Author(s): Dahlgren K.V. Ossian

Artikel/Article: Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermbildung. 481-516