

Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger Saxifragales

von

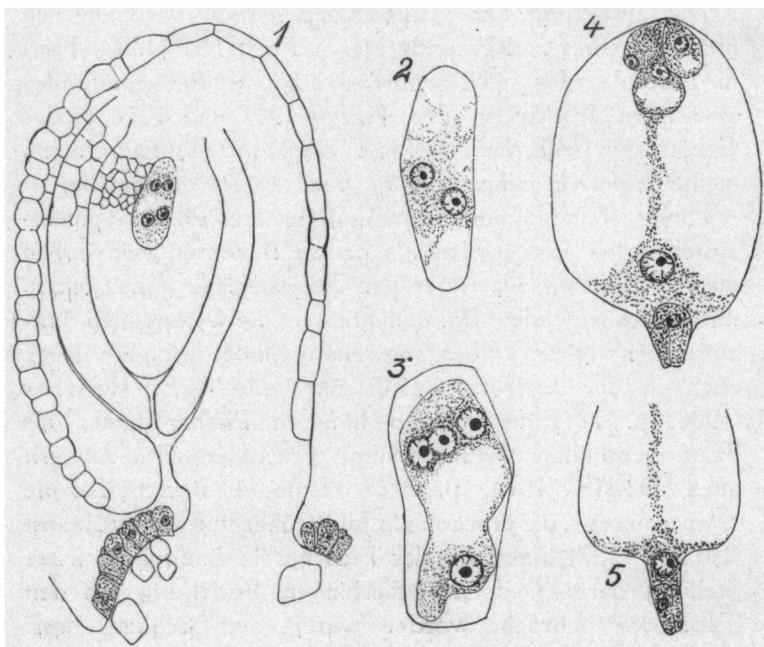
ERNST GÄUMANN.

Die Anregung zur vorliegenden Arbeit verdanke ich meinem Lehrer und Freunde Herrn Prof. Dr. H. O. Juel in Uppsala, der mich während eines Studienaufenthaltes in seinem Institut in den Jahren 1917 und 1918 in das Gebiet der Mikromorphologie eingeführt und vor allem meine Aufmerksamkeit auf die Saxifragales gelenkt hat.

Dieser Reihe kommt ja innerhalb unseres Phanerogamen-systems eine ausserordentlich grosse Bedeutung zu, indem ihre einfachsten Vertreter den Polycarpicae nahe stehen, ihre abschliessenden Formen aber in die Sympetalen hineinreichen. Diese Uebergangstellung findet ihren Ausdruck auch in der Literatur; nicht nur, dass z. B. Hallier (1908, p. 181) die meisten höheren Phanerogamen als Saxifragene den Proterogenen gegenüberstellt, sondern auch Diels (1914, p. 328) kommt wenigstens für die Diapensiaceen, die ja schon ein Jahr früher von Samuelsson (1913, p. 157) innerhalb der Bicornes in eine sehr isolierte Stellung gerückt, doch immerhin in Beziehung mit den Tubifloren gebracht worden waren, zum Schluss, dass, naturgemäss mit allen Vorbehalten, ihre stammesgeschichtliche Wurzel bei den Saxifragales zu suchen sei.

Die Hoffnung ist deshalb nicht unberechtigt, durch eingehende mikromorphologische Untersuchungen, wie sie

z.B. Juel (1918) bei den Rosales ausgeführt hat, auch dem Problem der stammesgeschichtlichen Beziehungen bei den Saxifragales näher zu kommen, und der Plan dieser Arbeit geht dementsprechend dahin, innerhalb der nächsten Jahre eine möglichst grosse Anzahl von Vertretern der Saxifragales in ihren speziellen Verhältnissen zu studieren und die Ergebnisse successive zu publizieren, um dann am Schluss das ganze Material in einer zusammenfassenden Betrachtung zu vereinigen. Da ursprünglich nur eine spezielle Untersuchung der Endospermentwicklung geplant gewesen war, so ist der vorliegende erste Beitrag einseitig nach dieser Richtung hin orientiert, und es werden



Heuchera purpurea. Fig. 1. Junge Samenanlage im Vierkernstadium. Fig. 2. Zweikernstadium. Fig. 3. Anormales Vierkernstadium. Fig. 4. Befruchtungsreifer Embryosack. Fig. 5. Basale Einschnürung des befruchtungsreifen Embryosackes. [Fig. 1, 4 und 5 Vergr. 270 X. Fig. 2 und 3 580 X].

deshalb die übrigen morphologischen Verhältnisse später in einem andern Zusammenhange besprochen werden. Ueber drei der hier angeführten Gattungen habe ich 1918 eine kurze vorläufige Mitteilung publiziert.

I. *Heuchera*.

Die erste Abbildung des Embryosackes einer *Heuchera*-Art verdanken wir Payer (1857, pl. 82, fig. 19 für *Heuchera cylindrica*). Mehr als 20 Jahre später beschäftigte sich Vesque (1879, p. 345) mit der Entwicklung von *Heuchera himalayensis* und kommt dabei zum Schluss, dass diese Species mit *Saxifraga* vollständig übereinstimmt. Beide Integumente seien im übrigen epidermalen Ursprungs, wobei er die Frage offen lässt, ob nicht doch in späteren Stadien die subepidermalen Gewebe wenigstens an der weitern Ausbildung des äusssern Integumentes teilnehmen. In neuerer Zeit hat Miss Pace (1912, p. 318) die Entwicklung von *Heuchera brixoides* verfolgt. Auch diese Species deckt sich in den Jugendstadien (Pace hat sie nur bis zur Ausbildung des reifen Embryosackes studiert) mit der Gattung *Saxifraga*. Es entsteht ein meist einzelliges Archespor; die Embryosackmutterzelle wird durch eine grosse Anzahl von Schichtzellen (in fig. 85 von Pace sind es deren mindestens 5) in die Tiefe gedrängt und ist derart von 4—5 Zellagen des Nucellus umgeben. Auch der reife Embryosack zeigt den normalen Bau, wobei der Eiapparat eine relativ beträchtliche Grösse erreicht.

Ich wählte zur Untersuchung drei Arten aus dem Botanischen Garten Uppsala nämlich *Heuchera pubescens*, *Heuch. cylindrica* und *Heuch. purpurea*, und zwar hauptsächlich in der Absicht, dadurch die Vertreter wenigstens einiger Untergattungen zu berücksichtigen. In der Folgezeit erwies es sich aber, dass *Heuchera pubescens* und *Heuch.*

cylindrica wahrscheinlich in Folge des anormal heissen Sommers von 1917 keine oder fast keine Samen ansetzten, indem, wie die spätere Untersuchung zeigte, die Ovula überhaupt keine oder nur deformierte Embryosäcke besassen. Ich musste mich deshalb auf *Heuchera purpurea* beschränken. Die jüngern Stadien wurden in Plantinchromessigsäure, die älteren in Zinkchloridalkoholisessig fixiert. Die Schnittdicke betrug wie gewöhnlich 10 μ , für halbreife und reife Samen 25—30 μ .

Die frühesten mir zur Verfügung stehenden Entwicklungsstadien enthielten den jungen Embryosack im Zweikernstadium, das die gewöhnliche Ausbildung aufweist (fig. 2). Zwei Vierkernstadien sind in fig. 1 und 3 zu sehen, in der letzteren mit der selten auftretenden Anomalie, dass drei Kerne auf das mikropylare Ende verteilt sind. Fig. 1 zeigt überdies die Configuration der ganzen Samenanlage während dieses Entwicklungszustandes. Der Nucellus ist eiförmig und umgibt den Embryosack mit 4—6 Schichten. Sowohl das innere als das äussere Integument ist zweischichtig. Die äussere Schicht des letzteren ist zudem mit Gerbstoff prall angefüllt. Desgleichen treten Gerbstoffidioblasten in grosser Zahl in den Placenten auf; ihre Umrisse sind in der Figur besonders hervorgehoben. Erwähnung verdient ferner die reichlich inhaltführenden, stark farbstoffspeichernde Placenta-epidermis, die offenbar eine secernierende Funktion besitzt und zur Leitung der Pollenschläuche dient. Gleich wie bei *Saxifraga granulata* (Juel, 1907) ist auch hier die Mikropyle beinahe an dieses Gewebe angedrückt, dem also biologisch die Funktion eines Obturators zukommt.

Der befruchtungsreife Embryosack findet sich dargestellt in fig. 4, welche im wesentlichen mit der Abbildung von Pace für *Heuchera brixoides* (l.c. fig. 86) übereinstimmt. Das obere Ende der Synergiden ist knotenförmig ausgezogen. Einen filiformen Apparat vermochte ich jedoch

nicht mit Sicherheit zu erkennen. Ferner scheint bei *Heuchera brixoides* der sekundäre Polkern jeweils in der Mitte des Embryosackes zu liegen, währenddem ich ihn bei *Heuchera purpurea* ausnahmslos unten bei den Antipoden antraf, mit dem Eiapparat verbunden durch einen dicken Plasmastrang, der also säulenförmig durch den ganzen Hohlraum des Embryosackes hinunterdringt. Ich würde diese Einzelheit in der Anordnung für irrevolant halten, wenn nicht Lula Pace bei ihrer Diskussion der Verwandtschaftsverhältnisse der Gattung *Parnassia* auch diese Eigentümlichkeiten in Berücksichtigung zöge. Ferner scheint die Verschmälerung des Embryosackes gegen unten bei *Heuchera brixoides* weiter oben zu beginnen und sich in anderer Form zu vollziehen als bei *Heuchera purpurea*, bei welcher der Umriss in fig. 4 den normalen Fall darstellt. Einmal konnte ich eine Anordnung finden wie sie aus fig. 5 zu ersehen ist, wo also die Auflösung des Nucellus noch nicht einen solchen Grad erreicht hat und wo dann der sekundäre Embryosackkern in ihre Vertiefung zu liegen kommt. Derartige basale Verlängerungen des Embryosackes hat ja Palm (1915) als vor allem für die Helobiae charakteristisch angeführt.

Das Stadium der Befruchtung war in meinem Präparat nicht enthalten. Immerhin lässt die kollabierte, mit einem homogenen Inhalt gefüllte, dunkel gefärbte Synergide in fig. 10 vermuten, dass der Pollenschlauch seinen Inhalt in dieselbe ergossen habe. Es kann nun ausnahmsweise vorkommen, dass aus unbekannten Gründen der befruchtete Embryosackkern sich erst sehr spät teilt und dass ihm die Eizelle in der Entwicklung vorausseilt, wie dies in fig. 6 dargestellt ist. Sonst aber tritt im allgemeinen eine sofortige Zweitteilung des triploiden Endospermkerns ein, welcher unmittelbar die Bildung einer Querwand folgt. Diese erste Querwand wird in ähnlicher Weise wie bei *Saxifraga granulata* am basalen Ende des Embryosackes angelegt.

eine Anordnung, die mit innerer Gesetzmässigkeit stets wiederkehrt. Ich habe allein von diesem Stadium über ein Dutzend Samenanlagen angetroffen und alle zeigten ausnahmslos diese asymmetrische Teilung, und auch alle späteren Stadien, die ich in reichlicher Anzahl zu verfolgen Gelegenheit hatte, liessen sich auf dieses Schema zurückführen.

Aus fig. 8 geht hervor, dass bei *Heuchera purpurea* im Gegensatz zur Gattung *Saxifraga*, bei welcher nun eine freie Kernteilung einsetzen würde, auf die Kernteilung in der basalen Kammer jeweils unmittelbar eine Wandbildung erfolgt. Die Endospermembildung geht hier also nach dem zellulären Typus vor sich. Dabei sind sowohl die erste Wand als auch die zwei späteren in der Richtung der Embryosackaxe orientiert. Nie habe ich vor dem Vierzellstadium in der basalen Kammer eine Querwand beobachten können.

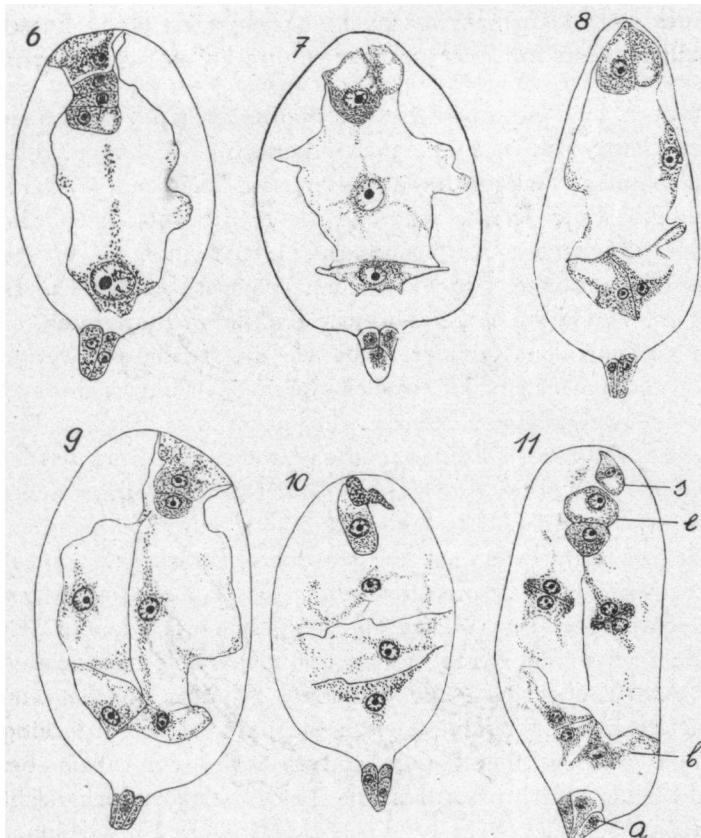
Dieselbe Ausbildung von zellulärem Endosperm erfolgt auch in der oberen Kammer. Hier ist jedoch die Richtung der Wände nicht eine so gesetzmässige wie wir sie soeben für die basalen Partien konstatiert haben. In den meisten Fällen wird zwar auch hier die erste Wand meridional angelegt, wie dies aus fig. 9 zu ersehen ist. Ausnahmsweise — ich vermochte nur zwei derartige Samenanlagen zu finden — teilt sich aber die obere Kammer zuerst durch eine Querwand (fig. 10). Man könnte ja vermuten, dass die der fig. 9 entsprechende Längswand in der Zeichen ebene liege und so der Beobachtung entgangen sei. Dem ist aber nicht so; denn es sind nur zwei Kerne in der oberen Kammer des Embryosackes vorhanden. Es muss demnach angenommen werden, dass in der oberen Endospermkammer offenbar in Folge ihrer beträchtlichen Dimensionen die Wandbildung nicht in einem so gesetzmässigen Rhythmus vor sich geht wie in der basalen.

Ein späteres Stadium ist dargestellt in fig. 11, welche

zugleich eine Vorstellung gibt von der ausserordentlichen Schwierigkeit von diesem grossem, inhaltslehrnen Embryosäcken Fixierungen zu erhalten, bei denen nicht durch Plasmolyse die zarten Wände vollständig zerrissen und durcheinandergeworfen sind. Dies ist nun freilich in dem vorliegenden Präparat bis zu einem gewissen Grad geschehen. Immerhin lässt es die topographischen Verhältnisse des Embryosackes hinlänglich erkennen. Die linke Hälfte der basalen Kammer (b) hat sich mit anschliessender Wandbildung weitergeteilt, während die rechte noch den grössern, ungeteilten Kern aufweist. Ueberhaupt ist in den Kerndimensionen gegenüber den früheren Stadien, z. B. fig. 6, 7 und 9 eine beträchtliche Reduktion eingetreten. — In der apikalen Kammer sehen wir die meridionale Wand vollständig ausgebildet, freilich durch das Mikrotommesser unten weggerissen, ebenso übrigens die Eizelle. Die Kerne der beiden Kammerhälften haben sich bereits wieder geteilt, und ihre Anordnung sowie die Wandfragmente lassen vermuten, dass nun Querwände entstehen werden. Die weitern Teilungen in der obern Endospermkammer scheinen keinen charakteristischen Gesetzmässigkeiten unterworfen zu sein; immerhin lässt sich noch lange Zeit eine rechtwinklige Schneidung der Zellwände beobachten.

Währenddem sich nun die obere Kammer nur langsam mit Proteinstoffen füllt, weisen die untern schon frühzeitig einen reichen Inhalt auf, sodass man, vor allem bei schwacher Vergrösserung, die beiden Zellgruppen leicht zu unterscheiden vermag (fig. 12). In späteren Entwicklungsstadien gleichen sich aber die Kontraste aus und im reifen Samen ist es unmöglich zu entscheiden, ob eine bestimmte Zelle aus der basalen oder der apikalen Kammer hervorgegangen sei. Ein Uebersichtsbild eines solchen reifen Samens bietet fig. 13, währenddem fig. 14 speziell die basalen Partien wiedergibt. Die innere Schicht des innern Integumentes hat sich verdickt, die äussere Schicht des

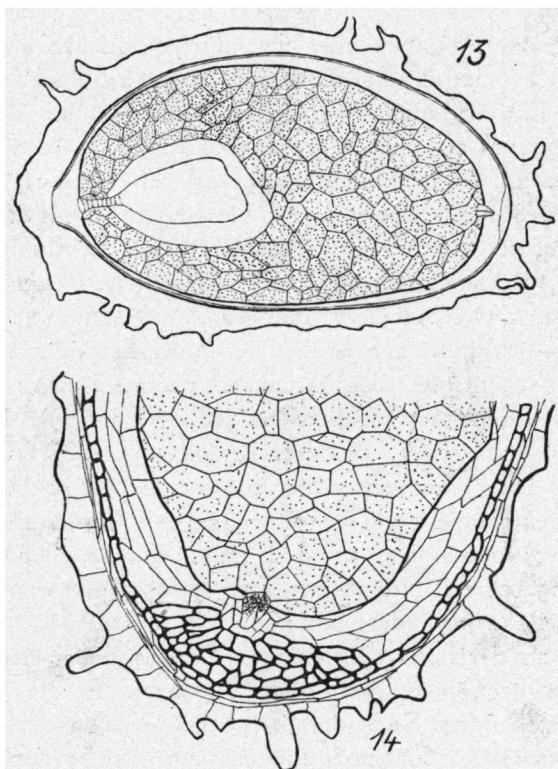
inneren Integumentes und die innere des äussern sind kollabiert, währenddem die äussere Schicht des äussern Integumentes die charakteristischen Auszackungen und



Heuchera purpurea. Fig. 6. Anormale Verzögerung in der Endospermembildung. Fig. 7. Erster Teilungsschritt des sek. Embryosackkerns. Fig. 8. Erste Teilung des basalen Endosperms. Fig. 9. Erste Teilung der apikalen Endospermkammer. Fig. 10. Ungewöhnliche Anordnung der ersten Endospermwände. Fig. 11. Spätere Teilungsschritte im Endosperm. [Alle Fig. 270 X vergr.]

Ausbuchtungen erhalten hat. Der Nucellus, der an den Flanken des Samens fast völlig aufgelöst ist, bleibt in der

Region der Chalaza (und ebenso der Mikropyle) in höherem Grade erhalten. An der Chalaza hat sich eine vielzellige Hypostase herausgebildet, die aber die untern Partien eines ganz kleinen, axillären Leitstranges freilässt. Dieser axilläre Leitstrang ist nun aber zu dieser Zeit, wie übrigens



Heuchera purpurea. Fig. 12 [aus Gründen der Raumverteilung weiter hinten bei Fig. 26]. Schicksal des basalen Endosperms. Fig. 13. Halbreifer Same. Fig. 14. Basale Partie eines halbreifen Samens. [Vergr. Fig. 12 und 13 220 X. Fig. 14 190 X].

auch das Nucellusgewebe, beinahe inhaltsleer; in einer apikal gelegenen napfförmigen Vertiefung enthält er die drei Antipoden (in fig. 14 sind deren nur zwei getroffen) die auch

jetzt noch stark Farbstoff speichern und keine Anzeichen einer weiteren Degeneration aufweisen.

II. *Chrysosplenium*.

Die ersten Angaben über die embryologischen Verhältnisse dieser Gattung verdanken wir Jönsson (1880, p. 45), der die Entwicklung des Gametophyten von der Tetrade weg bis zum reifen Embryosack verfolgte (Tab. VI. fig. 21—25). In neuerer Zeit hat vor allem Eichinger (1908, p. 81sqq.) dieser Gattung ein eingehenderes Studium gewidmet und zwar mit specieller Berücksichtigung der vielfach behaupteten verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *Chrysosplenium* und *Adoxa*. Nach seinen Angaben — ich greife nur die uns hier interessierenden Punkte heraus — entsteht das Archespor subepidermal; dann werden zahlreiche Schichtzellen gebildet, die sich sowohl quer als längs teilen. Beide Integumente sind zweischichtig; das innere entsteht dabei zuerst; das äussere wächst dann aber rascher, wie aus Eichinger's Abbildung (Taf. II, fig. 8) geschlossen werden muss. Kurz nach der Befruchtung schwellen die Synergiden stark an und verdecken die Eizelle vollständig; ihr Kubikinhalt ist etwa 10 Mal grösser als derjenige der letztern. Der secundäre Embryosackkern liegt nicht weit vom Eiapparat. Er „teilt sich, die entstehenden Endospermkerne rücken von der Mitte nach auswärts. Zunächst entsteht ein kleiner Sack von Protoplasma, der an seinem obern offenen Ende an den Synergiden angeheftet ist und nach unten in den Embryosack hereinhängt. In dieser Protoplasmenschicht liegen die kleinen Endospermkerne, deren Zahl sich vermehrt, gleichmässig verteilt. Unter immer weitergehender Verdrängung des Nucellus vergrössert sich der Endospermssack mehr und mehr, besonders in der Längsrichtung, unten an die

Antipoden anstossend." Ganz merkwürdige Dinge hat Eichinger beim Eiapparat entdeckt. „Immer sieht man den jungen Embryo vor den Synergiden liegen, der zwei und dreigeteilte ist gewöhnlich an den Synergiden durch Protoplasmastränge aufgehängt und liegt frei im Embryosack". und so kommt er dann ganz richtig zum Schluss, dass diesen Synergiden eine Ernährungsphysiologische Bedeutung zugesprochen werden müsse.

Wenn ich trotz dieser eingehenden Untersuchung die Endospermbildung bei *Chrysosplenium* einem erneuten Studium unterwarf, so geschah dies, abgesehen von der etwas merkwürdig anmutenden Ausdrucksweise in Eichinger's Arbeit und der noch merkwürdigern Embryobildung, hauptsächlich deshalb, weil Lagerberg (1909, p. 60) nachgewiesen hat, dass Eichinger in derselben Arbeit die Endospermbildung von *Adoxa* falsch beschreibt; hatte er aber dort die feinern Structuren im Embryosackinhalt übersehen, so konnte ihm derselbe Irrtum auch bei *Chrysosplenium* passiert sein, wie dies denn auch aus den nachfolgenden Ausführungen tatsächlich hervorgeht. Als Untersuchungsmaterial diente *Chrysosplenium tetrandrum* von Spitzbergen und *Chrys. alternifolium* aus dem Botanischen Garten Uppsala, erstere in Alkohol-Eisessig, letztere in Platinchromessigsäure fixiert.

Die wenigen jungen Stadien, die mir zur Verfügung standen, ergaben nichts, was gegen Jönsson's und Eichinger's Angaben gesprochen hätte. Eine junge Samenanlage ist in fig. 15 abgebildet. Sie soll vor allem beweisen, dass an der Placenta ein spezifisch leitendes Gewebe, wie Juel es für *Saxifraga granulata* beschrieben hat, bei *Chrysosplenium* nicht zur Ausbildung gelangt. Es mag zwar vorkommen, dass die Epidermis der Placenta sich gegenüber der Mikropyle etwas stärker entwickelt und über die Nachbarzellen hinausragt. Stark färbbare, secernierende Partien lassen sich aber nirgends auffinden. —

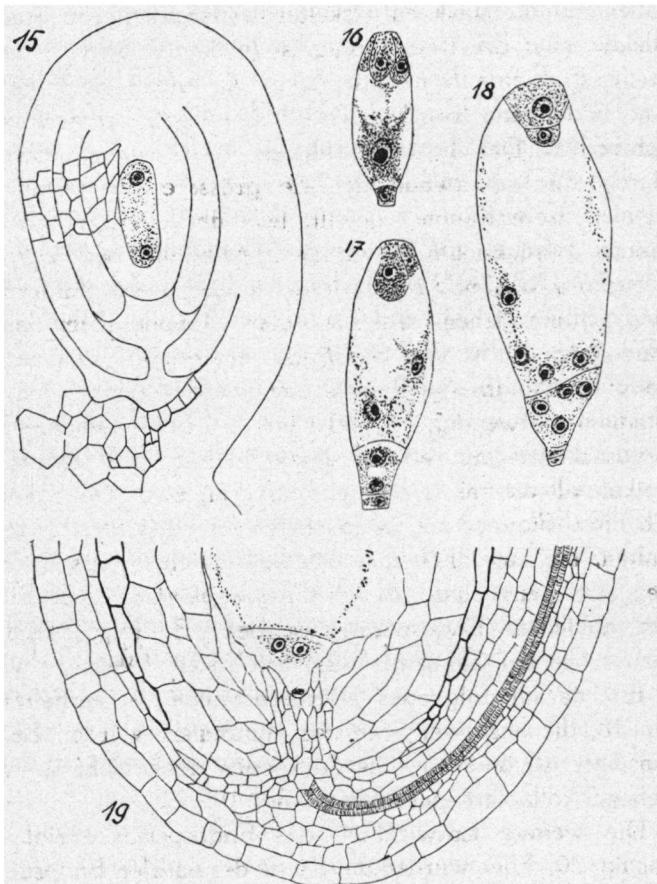
Sowohl das äussere wie das innere Integument sind zweischichtig.

Den befruchtungsreifen Embryosack finden wir in fig. 16: seine relative Grösse ist ziemlich gering. In seinem Inhalt fallen auf die stark entwickelten Synergiden. Ein Stadium gleich nach der Befruchtung ist in fig. 17 und 19 dargestellt. Die eine Synergide fehlt, die andere ist collabiert und bildet eine formlose Masse. Die Eizelle ist stark anschwollen. Der lichte Hohlraum des Embryosackes ist durch eine Querwand in eine grössere obere und eine kleine untere Kammer geteilt. Jede derselben enthält zwei Kerne. Berücksichtigen wir die Verhältnisse bei *Saxifraga*, *Heuchera* u. s. w., so dürfen wir aus dieser Anordnung den Schluss ziehen, dass die untere Kammer dem basalen Endosperm z. B. von *Saxifraga*, entspricht. Zu einer absolut einwandfreien Beweiskette wäre freilich auch das Stadium notwendig, in welchem sich der secundäre Embryosackkern erst einmal geteilt hat und wo sowohl die apikale als die basale Kammer einkernig sind. Doch möchte ich diese Figur sowie die folgenden für beweiskräftig genug halten, um aus ihnen den Schluss zu ziehen, dass Eichinger sich geirrt hat, als er *Chrysosplenium alternifolium* ein nukleäres Endosperm zuschrieb. Es folgt vielmehr, gleich wie bei *Saxifraga*, den helobialen Typus.

Ein darauf folgendes Vierkernstadium ist enthalten in fig. 18, die aus zwei Schnitten kombiniert wurde. Beachtenswert ist, dass hier die Antipoden noch nicht so weitgehend kollabiert sind, wie in fig. 19.

Die weitere Entwicklung des Endosperms ergibt sich aus fig. 20. Hier wurden die Kerne des basalen Endosperms aus fünf verschiedenen Schnitten zusammengebracht, währenddem für die übrigen Partien der Zeichnung, also das Endosperm der apikalen Kammer und den Embryo, nur ein einziger Schnitt als Vorlage diente. Die basale Kammer weist eine zentrale Vakuole auf, um welche herum

acht freie Kerne ziemlich regelmässig verteilt liegen. Die zentrale Kammer enthält einen reichlich kernführenden, schwach plasmolysierten endospermalen Wandbelag. Eine möglichst genaue Bestimmung der Zahl der Endosperm-



Chrysosplenium alternifolium, Fig. 15. Junge Samenanlage. Leitendes Gewebe an der Placenta fehlt. Fig. 16. Befruchtungsreifer Embryosack. Fig. 17. Entwicklung des basalen und des apikalen Endosperms. Fig. 18. Dasselbe in einem späteren Stadium. Fig. 19. Chalaza mit axilem Leitstrang und dem basalen Endosperm. (Alle 270fach vergrössert).

kerne wurde in dem Stadium von fig. 21 vorgenommen, wo ich in der apikalen Kammer ihrer 100 bis 110 festzustellen vermochte. Sie befanden sich im Zustand simultaner Teilung, hatten aber, wie aus der ziemlich schematisch gehaltenen Figur hinlänglich hervorgeht, noch nicht alle dieselbe Phase erreicht. Besonders interessant ist nun in dieser Figur das Verhalten des basalen Endosperms. Die Berücksichtigung der ganzen Schnittserie setzt die Zahl der in ihm enthaltenen Kerne auf 16 fest. Während aber in fig. 20 also im Achtkernstadium, das Endosperm der basalen Kammer noch rein nukleären Charakter besass, hat im Stadium von fig. 21 die Wandbildung bereits begonnen. Die zwei Kerne links sind in besondern Zellen eingeschlossen, währenddem in der rechten Hälfte noch zwei freie Kerne liegen. Es scheint, als ob diese Wandbildung ziemlich regelmässig nach dem Achtkernstadium eintrete. Ich habe zu wiederholten Malen bis acht freie Kerne im basalen Endosperm feststellen können, aber nie deren sechzehn.

Bald tritt auch in der apikalen Kammer die Wandbildung ein, die zuerst einen einschichtigen, dann einen mehrschichtigen zelligen Wandbelag entstehen lässt, bis schliesslich das Endosperm den ganzen Hohlraum ausfüllt.

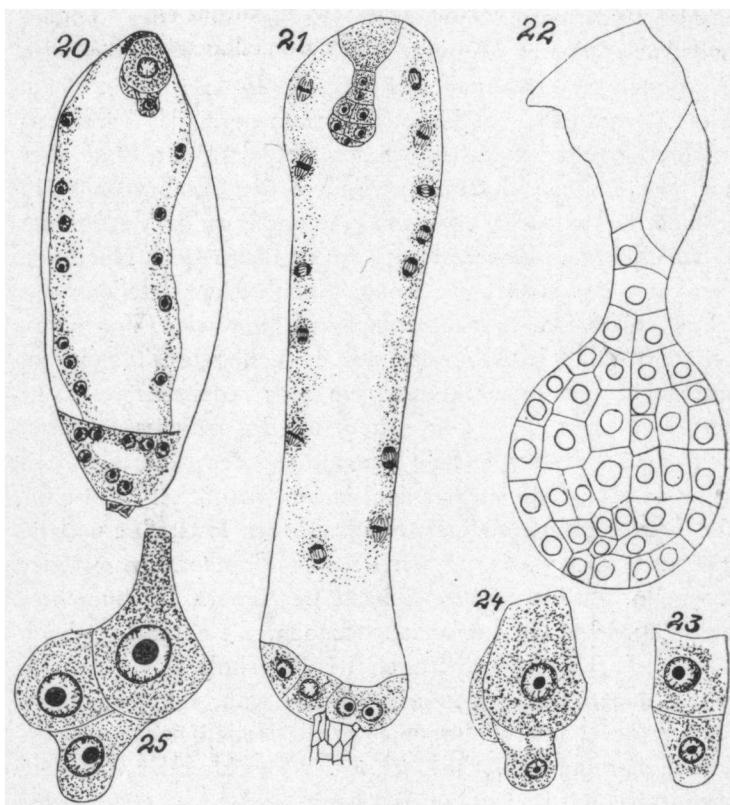
Die chalazale Region eines reifen Samens ist in fig. 28 enthalten. Das basale Endosperm ist durch nachträgliche Teilungen auf rund 50 Zellen angewachsen und lässt sich bei Anwendung von schwächeren Vergrösserungen an seinem homogeneren Inhalt ziemlich leicht von den Zellen des apikalen Endosperms unterscheiden. Bei Anwendung von Immersionssystemen ist aber eine Zuteilung einzelner Zellen zu der einen oder der andern der ursprünglichen Kammern oft fast unmöglich. — Dass wirklich in diesem Stadium, wo doch die Zellen schon vollständig mit Reservestoffen angefüllt sind, noch Kernteilungen vorkommen, konnte ich zu verschiedenen Malen mit Sicherheit fest-

stellen. Die Spindeln lagen dabei in tangentialer Richtung, sodass also das basale Endosperm sich sichelförmig von unten her zwischen das apikale Endosperm und die Nucellusüberreste hineinschiebt.

Auffällig ist, dass von der Chalaza her, wie übrigens auch in fig. 21, ein inhaltsleerer Gewebestrang in das basale Endosperm hineinragt. Es ist dies der axilläre Leitstrang, dessen Anwesenheit noch bei verschiedenen Gattungen zu erwähnen sein wird. In fig. 19 ist er in einem Alter dargestellt, wo das basale Endosperm das Vierkernstadium erreicht hat. (Im abgebildeten Schnitt sind aber nur zwei Kerne getroffen). Gegen den Embryosack zu enthält der axilläre Leitstrang eine napfförmige Vertiefung, in welcher die Ueberreste der Antipoden liegen. Nach den Flanken hin streichen grosse, inhaltsarme, stellenweise schon collabierte Nucelluszellen von ihm weg. Von unten her tritt das Gefäßbündel des Funiculus an ihn heran, und auch sonst bemerkt man ein sehr regelmässiges Convergieren der Zellreihen gegen die Basis dieses axillären Leitstranges. Diese radiale Anordnung der chalazalen Gewebe lässt sich in mehr oder minder deutlicher Weise für alle von mir untersuchten Saxifragaceen feststellen und sie tritt uns auch später, z. B. bei den Francoaceen, wieder entgegen. — Die innere Schicht des inneren Integumentes ist in fig. 19 etwas stärker ausgezogen. Sie enthält reichlich Gerbstoff, wie schon früher hervorgehoben wurde. Im reifen Samen ist sie völlig collabiert, während die äussere Schicht des äusseren Integumentes die Rolle der Testa übernomen hat (fig. 28). Eine richtige, verkorkte oder verholzte Hypostase wird nicht ausgebildet.

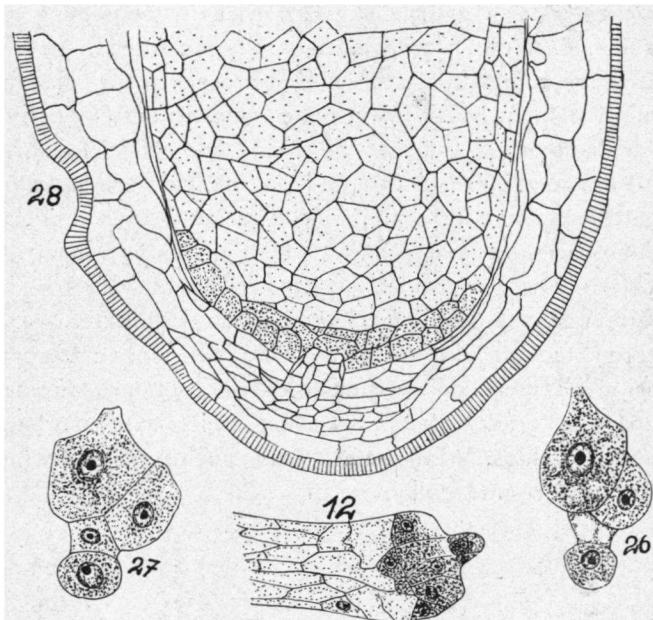
Es erübrigt sich, zum Schluss auf die Entwicklung des Embryos näher einzutreten, indem Eichinger bei *Chrysosplenium alternifolium* ein Synergidenhaustorium gesehen haben will. Dass es sich dabei jedenfalls nicht um eine Synergidenbildung handeln kann, geht schon aus den fig.

17 und 20 unzweifelhaft hervor, indem ja dort die Synergiden rasch collabieren. Um aber über den Charakter dieser immerhin ziemlich auffälligen Bildungen genauern Aufschluss zu erhalten, war eine Verfolgung der einzelnen Teilungsschritte der Eizelle notwendig. Die erste Wand



Chrysosplenium alternifolium. Fig. 20. Weitgehende Ausbildung von nukleärem Endosperm in der basalen und der apikalen Kammer. Fig. 21. Beginn der Wandbildung in der basalen, simultane Kernteilung in der apikalen Kammer. Fig. 22 Aelterer Embryo mit collabiertem Suspensorhaustorium. Fig. 23. Erster Teilungsschritt der Eizelle. Fig. 24 und 25. Vorder- und Seitenansicht des Embryos im Dreizellstadium. [Vergr. Fig. 20 und 21 270 X, Fig. 22—25 580 X].

liegt, wie die fig. 18 und 23 beweisen, transversal. Dabei kann die mikropylare Zelle etwas grösser sein. Eine so starke Asymmetrie, wie fig. 18 sie darstellt, gehört aber zu den Seltenheiten. Währenddem nun die mikropylare Zelle an Grösse rasch zunimmt und auch in ihrem Kerne ganz abnorme Dimensionen erreicht, teilt sich die gegenüber dem Embryosack hin gelegene Zelle durch eine Längswand (fig. 25). Die eine ihrer Tochterzellen schwollt eben-



Chrysosplenium alternifolium. [Fig. 12 siehe weiter vorn]. Fig. 26 und 27. Weiter Teilungsschritte des Embryos. Fig. 28. Basales Endosperm und piedestallartiger axiler Leitstrang im reifen Samen. [Vergr. Fig. 26 und 27 580 X, Fig. 28 270 X].

falls an, wird gross und inhaltsreich; die andere streckt sich in der Richtung der Embryosackaxe in die Länge. Wenn man nun einen jungen Embryo im Stadium von fig. 25 von der Seite, d. h. von rechts oder von links sieht, so muss sich in der optischen Projektion ein Bild

ergeben wie fig. 24 es enthält: man sieht zwei grosse, schwarz gefärbte Lappen und zwischen ihnen hervorragend eine leichter gefärbte Zellbildung, und man ist natürlich, wenn man die Entwicklung dieser Gebilde nicht verfolgt hat, leicht dazu geneigt, wie Eichinger die Lappen für Synergiden und die Protuberanz für eine Eizelle zu halten. Diese Protuberanz teilt sich dann durch Querwände in normaler Weise weiter (fig. 26 und 27). Fig. 26 lässt im speciellen den Ausspruch Eichinger's begreiflich erscheinen, dass die Eizelle, mittelst Plasmasträngen an den Synergiden aufgehängt, frei im Embryosackraume schwebt. Dem ist also nicht so. Wir haben es nicht mit einem Synergidenhaustorium zu tun, sondern, wie schon Jacobsson-Stiasny (1914, p. 16 und 55) richtig vermutete, mit einem Suspensorhaustorium, und zwar mit einer ähnlichen Bildung, wie sie Guignard (1903, p. 7) für *Hypocoum* beschrieb. Die Synergiden besitzen vielmehr, wie bei den andern Saxifragaceen einen ephemeren Charakter. — In späteren Stadien, wo die Ernährung des jungen Embryo nicht mehr von den Integumenten her, sondern aus dem Endosperm erfolgt, wird natürlich dieses Suspensorhaustorium zwecklos. Man sieht dann auch, wie es seinen Inhalt verliert und collabiert (fig. 22).

III. *Francoa*.

Die Gattung *Francoa* von der man z. Z. nur Vertreter aus den feuchten Berghängen Chile's kennt, ist bis jetzt cytologisch nur sehr selten untersucht worden. Van Tieghem (1898, p. 216) beschränkt sich auf die Bemerkung, dass sie in ihrem Nucellus und in ihren Integumenten von den meisten andern Saxifragaceen nicht abweichen. Eine eingehendere Schilderung verdanken wir van der Elst

(1909, p. 18) der sich aber nur mit den Stadien bis zur Entstehung des Embryosackes beschäftigt hat.

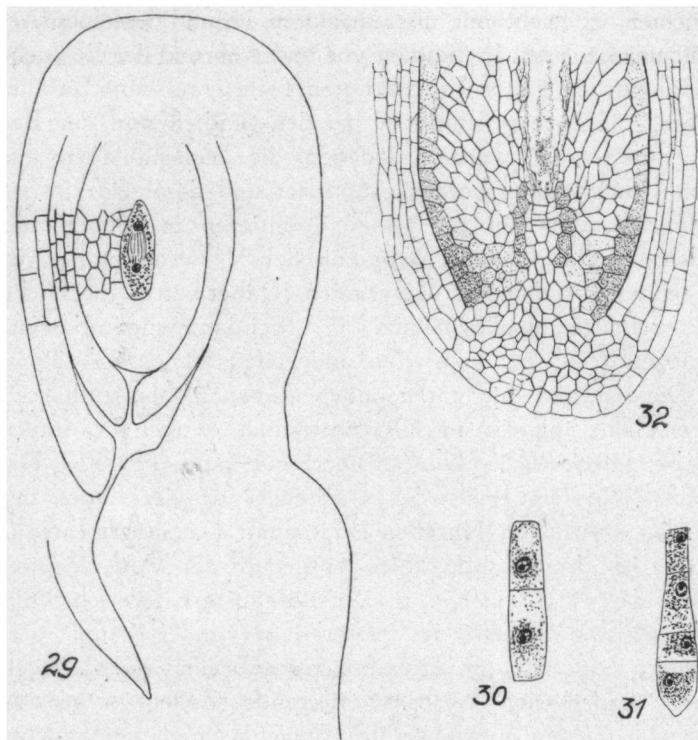
Mein Untersuchungsmaterial stammt von Topfpflanzen von *Francoa ramosa* und *Francoa appendiculata*, welche sich beide gleich verhalten. Dies war ja von vorn herein um so wahrscheinlicher, als nach Engler (1891, p. 69) beide Formen vielleicht nur als Varietäten ein und derselben Art aufzufassen sind. In Stadien vor und während der Befruchtung wurden ganze Fruchtknoten fixiert und dann parallel ihrer Längsaxe geschnitten, bei den Stadien von der Befruchtung weg wurden dagegen die Samenanlagen aus den Fruchtknoten heraus präpariert und dann einzeln geschnitten, dies um sie besser orientieren zu können und auch zwecks möglichst ökonomischer Verwendung der zur Verfügung stehenden Materialien. Dabei betrug die Dicke der Schnitte im allgemeinen 10 μ , bei ganz jungen Samenanlagen 6 μ , bei halbreifen und reifen Samen 25—30 μ .

Die jüngsten mir vorliegenden Samenanlagen enthielten den Gametophyten im Diadenstadium, wobei die untere Zelle gelegentlich etwas grösser sein kann (fig. 30). Die zwei Zellen sind meist 5—6, seltener nur vier Lagen tief in den eiförmigen Nucellus eingesenkt. Das innere Integument ist dreischichtig (dies entgegen der Angabe von van der Elst, 1909, p. 19), das äussere zweischichtig. Die äussere Schicht des letzteren ist von Gerbstoff vollständig angefüllt und deshalb schwarzbraun gefärbt. Auch sonst finden sich Gerbstoff führende Zellen in grosser Anzahl in den Geweben des Funiculus und den Fruchtknoten verstreut.

Die unterste, ausnahmsweise auch die zweitunterste Tetradezelle verdrängt dann die apikaleren und bildet den Embryosack aus. Ein günstiges Metaphasen — und ein Diakinesenstadium boten Gelegenheit, die Chromosomenzahl näherungsweise zu bestimmen. Zu einer genauen Feststellung vermochte ich wegen der ausserordentlichen

Kleinheit der Objekte nicht zu gelangen. Die haploide Chromosomenzahl mag sich auf ca. 20 beziffern, während Juel (1907, p. 6) für *Saxifraga granulata* mehr als 30, Pace (1912, p. 317) für *Saxifraga sponhemica* ungefähr 15 gefunden haben.

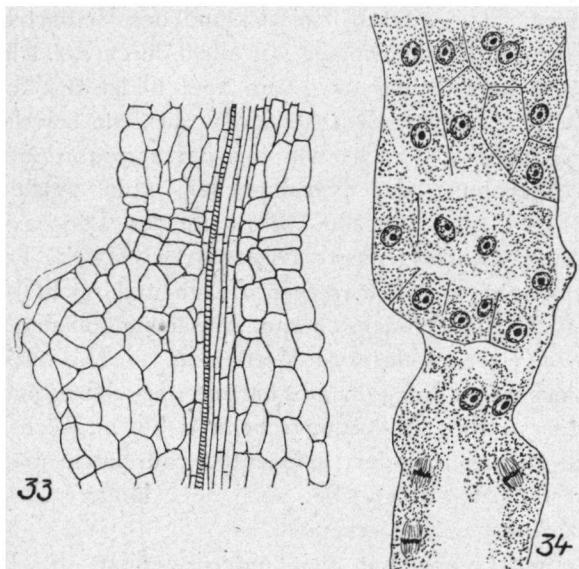
Eine Uebersichtskizze über eine junge Samenknospe ist



Francoa appendiculata. Fig. 29. Junge Samenanlage mit Knollenförmigem Funiculus. Spezifisches Leitgewebe für Pollenschläüche fehlt. Fig. 30. Diadenstadium. Fig. 31. Tetradenstadium. Fig. 32. Basale Partie einer Samenanlage kurz nach der Befruchtung. [Vergr. Fig. 29—31 580 X, Fig. 32 285 X].

in fig. 29 enthalten. Als hauptsächliche Eigentümlichkeit tritt die knollige Anschwellung am Funiculus hervor, an

welche die Mikropyle fest angepresst ist. Juel (1918) beschreibt eine ähnliche Bildung für zahlreiche Rosales; nennt sie „Funiculuswarze“ und spricht die Ansicht aus, dass sie als Obturator funktioniere. Dies scheint auch mir sehr wahrscheinlich zu sein, indem ein sonstiges leitendes Gewebe fehlt und indem z. B. auf der linken Seite der genauer dargestellten Funiculuswarze [fig. 33] zwei Pollenschläuche herumkriechen. Nur könnte man sich fragen, ob



Francoa appendiculata. Fig. 33. Funiculuswarze mit Dehiscenzlinie. Fig. 34. Uebergangsstelle vom persistenten apikalen zum transitorischen basalen Endosperm. [Vergr. beide Fig. 270 X].

nicht diese Bildung besser als Placentaauswuchs statt als Funiculuswucherung aufgefasst würde, indem in meinen Präparaten die Gewebe der Placenta und diejenigen dieser Warze denselben Charakter besaßen, während sie jenseits des Trennungsgewebes im eigentlichen, unverdickten Funiculus eine beträchtlich andere Ausbildung aufwiesen. Immerhin sind ja derartige Dehiscenzlinien rein biologische

Einrichtungen, die leicht zu falschen Homologisierungen Anlass geben und so müsste man denn, um diese Frage endgültig zu entscheiden, die Entwicklungsgeschichte dieses Gewebes näher verfolgen, was mir aus Mangel an ganz jungen Samenknoten nicht möglich war, während andererseits von der Elst, der sich mit diesen Jugendstadien beschäftigt hat, die in Diskussion stehenden Bildungen gänzlich übersehen zu haben scheint.

Während der weiteren Entwicklung des Embryosackes nimmt die ganze Samenanlage vor allem durch Zelldehnung an Grösse beträchtlich zu. Dann aber bildet sich an der Chalaza eine meristematische Zone aus, die sowohl die axilen Gewebe als auch, wie aus der springbrunnenförmigen Anordnung der Nucelluszellen wohl geschlossen werden darf, den Nucellus selbst in der Längsaxe der Samenanlage wachsen lässt. Dieses axile Gewebe besteht aus kleinen, z. T. inhaltsreichen Zellen und reicht bis an die Basis des Embryosackes heran. An seinem apikalen Ende besitzt es eine napfförmige Vertiefung. — Die äusserste Schicht des inneren Integumentes hat unterdessen begonnen zu degenerieren. Ihre Auflösung scheint dabei ungleich rasch vor sich zu gehen, indem gelegentlich nur noch spärliche Ueberreste, gelegentlich aber auch noch längere Zeit der ganze Zellverband zu erkennen ist.

Der Embryosack hat sich unterdessen in die Breite entwickelt und dabei ein bis drei Lagen des sehr inhaltsarmen, grosszelligen, also von nun an nur noch höchstens dreischichtigen Nucellus aufgelöst. Zur Zeit der Befruchtungsreife enthält er oben in normaler Anordnung zwei Synergiden und die Eizelle, dann, an diese Zellgruppe angelehnt oder irgendwo im freien Raume den sekundären Embryosackkern und schliesslich unten in der napfförmigen Vertiefung des axilen Gewebes drei kleine Antipoden, welche schon zu dieser Zeit deutliche Merkmale einer beginnenden Degeneration aufweisen. Die Pollenschläuche

dringen durch das endotroph leitende Gewebe des sehr kurzen Gipfels hinunter und schlängeln sich dann der Oberfläche der Placenten entlang, denen, wie schon gesagt, ein eigentlich leitendes Gewebe fehlt.

Der Vorgang der Befruchtung, der sich offenbar sehr rasch abspielt, war in meinen Schnitten nicht enthalten. Da aber nach erfolgter Befruchtung die eine Synergide stets kollabiert ist oder ganz fehlt, darf man aus Analogie zu *Saxifraga granulata* wohl annehmen, dass der Pollenschlauch seinen Inhalt in diese ergiesst. Es erfolgt nun, den weitern Teilungen der Eizelle vorauselend, eine reichliche Bildung von nukleärem Endosperm, das als Wandbelag den ganzen Embryosack auskleidet. Dabei treten die basalen Partien dieses Endosperms, auf die ja der Beobachter mit Rücksicht auf das basale Endosperm von *Saxifraga*, *Chrysosplenium* und *Heuchera* besonders eingestellt ist, durch ihre stärkere Färbarkeit ziemlich auffällig hervor, was mit der bessern Ernährung dieser Zone zusammenhängen mag.

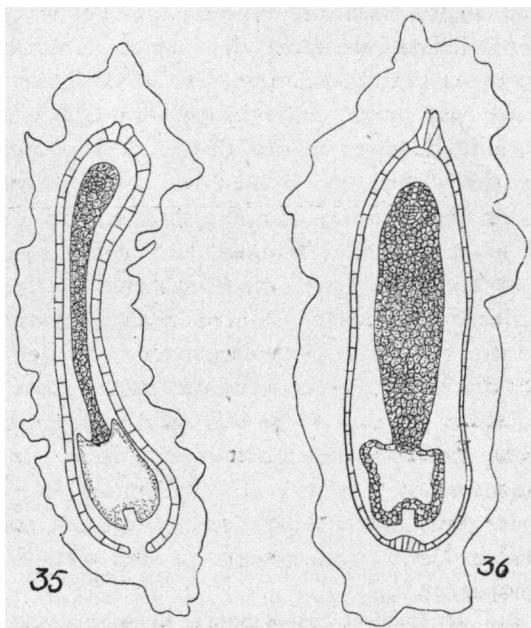
Fig. 32 stellt das untere Viertel der Samenanlage ungefähr in diesem Stadium dar. Von oben her ragt der schmale Embryosack in den inhaltsarmen, z. T. desorganisierten Nucellus hinein und zeigt die leicht plasmolysierten dunklen Endospermpartien. In der Vertiefung des axilen Gewebes liegen die Ueberreste von zwei Antipoden. Ferner ist zu beachten, wie an der Chalaza alle Zellreihen radial gegen den axilen Leitstrang konvergieren, während andererseits die Nucelluszellen bogig nach aussen verlaufen. Die Nucellusepidermis unterscheidet sich von den andern Zellen dieses Gewebes bis etwa in die Mitte der Samenanlage hinauf durch ihren reicheren Inhalt, während sie in der mikropylaren Hälfte ebenfalls inhaltsarm ist. Zwischen dem Nucellus und dem innern Integument scheint im Gegensatz zu *Saxifraga granulata* keine Cuticula vorhanden zu sein, indem weder mit Osmium noch mit

Chlorzinkjod eine Reaktion erzielt werden konnte. Die innerste Schicht des inneren Integuments, die in diesem Stadium noch keine weitere Differenzierung aufweist, füllt sich kurze Zeit später mit einem gelbbraunen Farbstoff vollständig an.

Wenn die Embryokugel sich zum ersten Mal teilt, enthält der Embryosack rund 400—500 Kerne. Er hat aber unterdessen eine etwas andere Gestalt angenommen, indem an seiner Basis der Nucellus sowohl in der Richtung der Chalaza als nach den Seiten hin, gegen die Integumente zu, rasch desorganisiert wird, sodass von ihm stellenweise nur noch eine einzige intakte Schicht übrig bleibt, währenddem er in den obren Partien immer noch in seinen drei Schichten erhalten ist. Diese raschere Auflösung des Nucellus im untern Drittel sowohl gegen die Chalaza als gegen die Flanken hin, die man eigentlich geneigt ist auf ein grösseres Nahrungsbedürfnis der basalen Endospermregionen zurückzuführen, erscheint sehr auffällig, indem doch wohl der Nahrungsstrom von der Chalaza her durch den axilen Leitstrang in den Embryosack gelangt. Es ist deshalb ein partiell gesteigertes Nahrungsbedürfnis der untern Embryosackregionen nicht recht einzusehen, die übrigens umso weniger, als von nun an diese basalen Partien in ihrer Entwicklung stehen bleiben und ihnen die apikalen Endospermregionen in der weitern Ausbildung vorausseilen.

Bald darauf stellen sich nämlich in den obren Partien des endospermalen Wandbelags Zellwände ein, sodass sich dort im nächstfolgenden Stadium ein meist einschichtiges zelluläres Endosperm vorfindet. Die Bildung von zellulärem Endosperm schreitet nun rasch in radialer Richtung weiter und so füllt dieses in kurzer Zeit den ganzen obren Hohlraum des Embryosackes aus. In diesem Augenblick haben wir also in den apikalern Partien ein kompaktes, relativ inhaltsreiches, eiweissführendes, stark

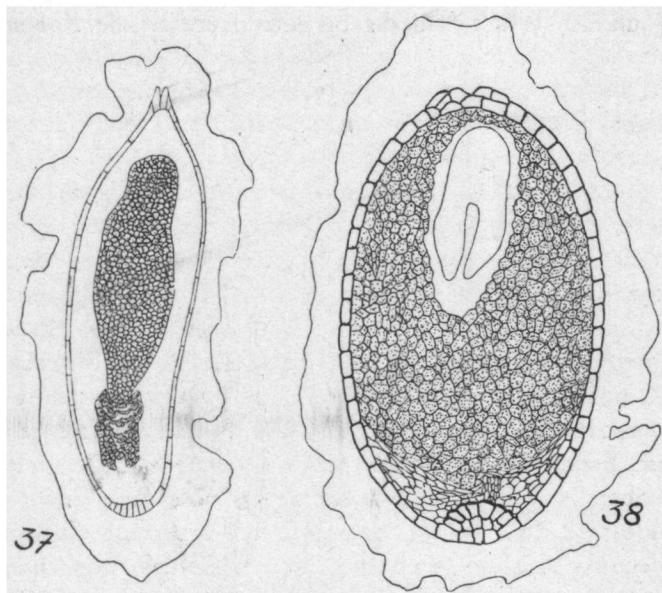
Farbstoff-speicherndes zelluläres Endosperm, das etwa die Hälfte oder gewöhnlich zwei Drittel der Gesamtlänge des Embryosackes einnimmt und gegen unten zu allmählich in das nukleäre, immer noch als Wandbelag ausgebildete Endosperm der basalen Partien übergeht. Die Kerne dieses nukleären Endosperms teilen sich nun wenigstens noch einmal simultan. Dann bilden sich auch in dieser Region Wände aus und so erfüllt sich die bis jetzt leere basale Kammer



Francoa appendiculata. Fig. 35. Das apikale Endosperm dringt schon nach unten, während das basale Endosperm noch nuklear ist. Fig. 36. Das basale Endosperm hat den zellulären Zustand erreicht. [Vergr. beide Fig. 38 X].

des Embryosackes mit einem Endosperm, das sich durch den meist geringen Eiweissgehalt und den lockereren Zusammenhang seiner Zellen von dem apikalen unterscheidet. Besonders interessant und wichtig ist es, jene Partien

näher zu studieren, in welchen das obere Endosperm in das untere übergeht, indem ja hier die kritische Stelle liegen muss, wo sich die beiden Gebilde endgültig trennen. Ein diesbezügliches Stadium finden wir in fig. 34 wieder-gegeben, die aber insofern etwas unvorteilhaft liegt, als infolge ungünstiger Schnittführung der lichte Raum des Embryosackes sowohl im Gebiete des oberen als des untern



Francoa appendiculata. Fig. 37. Das basale Endosperm füllt noch rasch den Hohlraum aus, wird dann aber vom apikalen Endosperm aufgelöst. Fig. 38. Halbreifer Same. Basales Endosperm völlig zerstört. [Vergr. beide Fig. 38 X].

Endosperms gleich gross zu sein scheint, während in der Schnittfläche senkrecht zur Bildebene der untere Hohlraum beträchtlich breiter ist. Im oberen Teil des Endosperms ist die Wandbildung vollendet, während sich im untern Teil alle Kerne in der Metaphase befinden, und man sieht nun, freilich etwas gestört durch die bei der Fixierung entstan-

denen Schrumpfungen, wie das zelluläre Endosperm in der Tat ganz allmählich in das nukleäre übergeht. Bald darauf stellt das obere Endosperm die Wandbildungen ein, mit Hilfe derer es bis jetzt stets neue, basalwärts gelegene Partien des nukleären Endosperms sich angegliedert hat, und erscheint nun gegen das nukleäre Endosperm zu durch seine Wände scharf abgegrenzt. Auch später, wenn das basale nukleäre Endosperm sich in zelluläres umgewandelt hat, bleibt diese scharfe Trennung doch bestehen, indem das untere Endosperm sich wegen seiner lockerern Konsistenz unter der Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit stärker zusammenzieht.

Unterdessen hat sich aber das obere Endosperm stärker ausgedehnt und dringt, offenbar dem geringsten Widerstande folgend, basalwärts vor. Fig. 35 zeigt den Beginn dieser Bewegung und zwar in dem seltenen Augenblick, wo das obere Endosperm schon gegen unten drängt, während das untere noch im nukleären Zustand verharrt. Da oben der Nucellus noch nicht allseitig aufgelöst ist, so sieht man, wie desorganisierte Bestandteile desselben vom Scheitel des zellulären Endosperms vor sich hergeschoben werden und wie auf jeder Seite eine Bucht des nukleären Endosperms gegen oben vorspringt. Die Integumente besitzen schon die für die Samenwände charakteristischen Auswüchse und Verdickungen; vor allen fällt die innere Schicht des innern Integumentes (in fig. 35 u. folg. schaffiert gezeichnet) durch die dunkle Färbung ihres Inhaltes und durch ihre Verkorkung auf, sodass der Embryosack glockenförmig von einer für Nährstoffe undurchlässigen Zellschicht umgeben ist; eine Ernährung könnte also nur noch durch die schmale Zone an der Chalaza erfolgen, die aber zu dieser Zeit schon vollständig inhaltsleer ist.

Auch wenn sich nun im untern Teil das nukleäre Endosperm in zelluläres umgewandelt hat (fig. 36), setzt

das obere zelluläre seine komprimierende Bewegung doch fort (fig. 37) und entzieht zugleich dem untern seinen Inhalt so energisch, dass letzteres bald nur noch als homogene, infolge der Nachfärbung mit Lichtgrün grün erscheinende Kappe dem inhaltsreichen obern Endosperm anliegt. Fig. 38 zeigt ein Stadium, in welchem diese Bewegung schon bald ihr Ende erreicht hat, indem dann im reifen Samen das obere zelluläre Endosperm alle Hohlräume so vollständig ausfüllt, dass man diese komplizierten ontogenetischen Verhältnisse auf keine Weise ahnen würde. — Auch das Piedestal ist einer völligen Destruktion anheimgefallen und liegt kollabiert in der Masse der übrigen desorganisierten Gewebe, indem es ja nun infolge der nun eintretenden Ausbildung einer verkorkten Hypostase sein Aufgabe nicht mehr zu erfüllen vermag. —

Vergleichen wir diesen eigentümlichen Samenreifungsprocess mit demjenigen von *Saxifraga*, *Heuchera* und *Chrysosplenium*, so unterscheidet er sich vom diesem in erster Linie dadurch, dass der Embryosackraum bei *Francoa* nach der ersten Teilung des befruchteten Embryosackkernes nicht sofort durch eine Wandbildung in eine apikale und eine basale Kammer geschieden wird. Ein basales Endosperm im Sinne Juels ist also bei *Francoa* nicht vorhanden, sondern der Embryosack wird gleichmässig von nukleärem Endosperm ausgekleidet. Während nun aber bei *Saxifraga* und bei *Chrysosplenium* die weitere Entwicklung des Endosperms in gewissem Sinne normal verläuft, indem sowohl die apikalen, als die basalen Partien sich im reifen Samen so vollständig ausgebildet vorfinden, dass diese Scheidung des Endosperms in eine basale und eine apikale Gruppe nur als phylogenetische Bedingtheit erklärt werden kann, ist bei *Francoa* das Schicksal der erst nachträglich herausdifferenzierten Partien des nukleären Endosperms ein ungleiches. Zwar tritt, wie schon betont, auch hier, wenngleich erst viel später, eine Scheidung ein

in eine basale und eine apikale Zone. Währenddem aber bei *Saxifraga* diese Scheidung in einem gegebenen Momente durch eine Wandbildung endgültig vollzogen wird, erfolgt sie bei *Francoa* allmählich und es kann nicht von vornherein angegeben werden, an welche Stelle die Grenze zu liegen kommt, ebensowenig wie nachträglich eine innere Bedingtheit für den Ort dieser Trennung konstatiert werden kann. Die beiden, auf diese Weise nachträglich herausdifferenzierten Endospermgruppen verhalten sich aber in Bezug auf ihre weitere Ausbildung gerade umgekehrt wie diejenigen von *Saxifraga*. Bei der letzteren Gattung läuft ja das basale Endosperm dem apikalen in der Entwicklung voraus, während bei *Francoa* die basale Partie sehr weit zurückbleibt. Dies ist umso merkwürdiger, als ja die mikropylare Endospermregion von der Nährstoffbahn, der Chalaza, am weitesten entfernt ist, sodass es nicht gelingt, den Ort der raschesten Endospermentwicklung auf Ernährungsfaktoren zurückzuführen, wie es für *Saxifraga* auf der Hand läge. Man wird daher für diese Eigentümlichkeiten wohl nach einer phylogenetischen Erklärung suchen müssen.

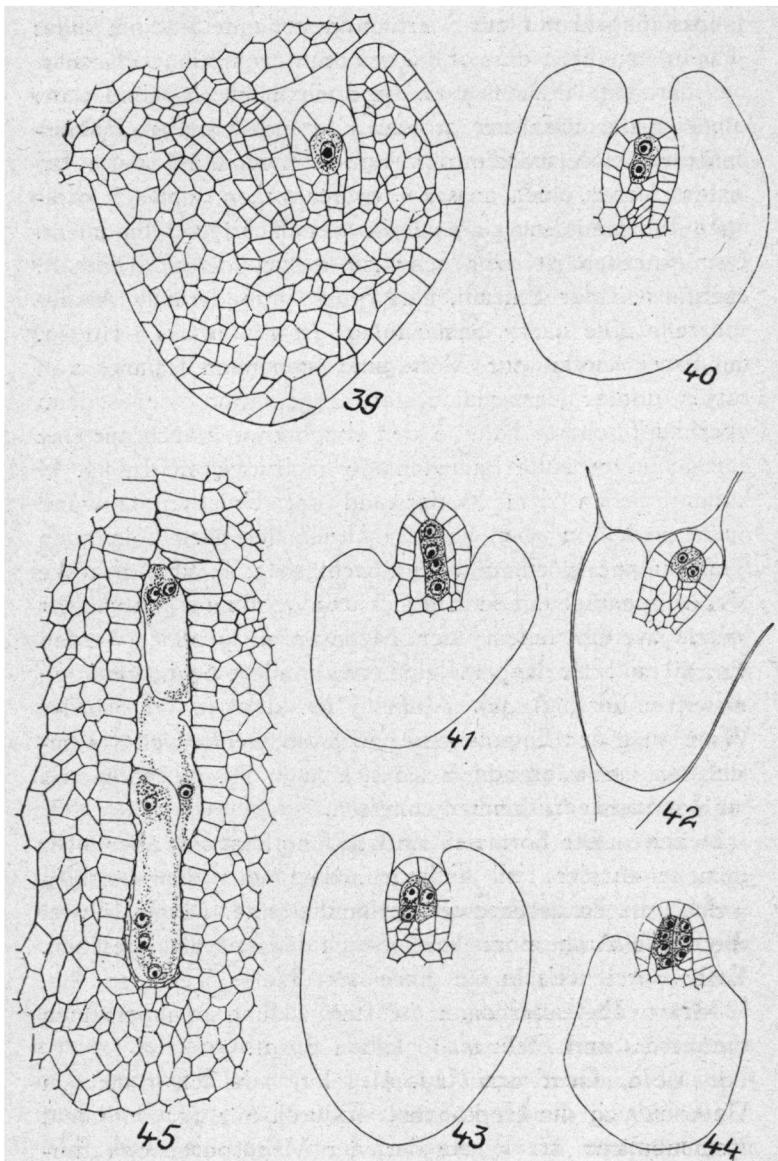
Während nun ferner, wie schon einmal hervorgehoben, bei *Saxifraga* sowohl die basalen als die apikalen Endospermpartien im reifen Samen in so grosser morphologischer Uebereinstimmung vorhanden sind, dass erst das Studium der Jugendzustände ihre getrennten Entwicklungswege aufzudecken vermochte, geht bei *Francoa* die Scheidung noch weiter bis zur letzten Alternative, indem das obere Endosperm den Charakter eines persistenten, das untere, denjenigen eines transitorischen Endosperms annimmt. Das letztere dient dabei zur Ernährung des ersten und ersetzt also bis zu einem gewissen Grade die sehr ephemeren Antipoden. Es ist aber auffällig, dass diese transitorischen Endospermpartien nicht wie bei *Fagopyrum* (Stevens 1912) auf der nukleären Entwick-

lungsstufe stehen bleiben und in diesem Zustande resorbiert werden, sondern dass sie sich noch rasch zu einem nährstofführenden zellulären Gewebe entwickeln und erst dann einer ausserordentlich schnellen Desorganisierung anheim fallen. Die Verwendung gewisser Endospermteile zur Ernährung der übrigen wäre ja an sich teleologisch umso leichter zu erklären, als schon im Stadium von fig. 35 der heranwachsende Same von aussen her keine Nährstoffe mehr enthält und demnach auf sich selber angewiesen ist. Warum aber doch noch dieser Entwicklungsschritt zum zellulären Endosperm vollzogen wird, entzieht sich vorläufig unserer Kenntnis.

IV. *Philadelphus*.

Die Gattung *Philadelphus* ist bis jetzt, wohl wegen der ausserordentlich grossen technischen Schwierigkeiten, nur selten das Objekt cytologischer Untersuchungen gewesen. Einzig bei van der Elst (1909, p. 21 und 22) finden wir einige nähere Angaben über *Philadelphus coronarius*. Nach van der Elst ist das Archespor mehrzellig, obschon sich nur eine einzige Archesporzelle weiter entwickelt, währenddem die andern plattgedrückt werden und verschwinden. Die Samenanlagen sind unitegmisch. Das Integument entsteht im Gefolge derselben Zellwucherung, welche die Krümmung der Samenanlage verursacht. Durch die Ausbildung einer sehr langen Mikropyle wird der Embryosack weit in die Tiefe gerückt.

Meine Untersuchungen stützen sich auf *Philadelphus coronarius* und *Phil. inodorus* aus den Botanischen Gärten von Bern, Genf und Uppsala. Für die Fixierung und Ueberlassung der Uppsalienser Exemplare sage ich meinem Kommilitonen Erik Asplund in Uppsala auch hier meinen Dank.



Philadelphus coronarius. Fig. 39. Junge Samenanlage mit hypodermaler Archesporzelle. Fig. 40 und 41. Diaden- und Tetraden Stadium. Fig. 42—44. Derselbe Entwicklungsgang mit 2 Archesporzellen. Fig. 45. Drei kämpfende Megasporen [Vergr. 270 X].

Das jüngste mir zur Verfügung stehende Stadium findet sich in fig. 39. Sie zeigt die gewohnt grosszellige Placenta, bei der ein leitendes Gewebe noch nicht ausgebildet ist, obgleich die auffallend grossen und regelmässigen Epidermiszellen eine spätere derartige Umwandlung vermuten lassen; ferner einen ausserordentlich dicken, schwach knolligen Funiculus und ein einziges, vielschichtiges Integument. Der Nucellus ist sehr schwach ausgebildet und enthält, ebenfalls in der Einzahl, eine grosse hypodermale Archesporzelle. Die ganze Samenanlage ist infolge des geringen, im Fruchtknoten zur Verfügung stehenden Raumes von rechts unten her ziemlich stark abgeplattet, wie es denn überhaupt schwer hält, in den Fruchtknoten auch nur eine einzige unverbeulte Samenanlage nachzuweisen. In fig. 44 kommt neben dem Widerstand der Fruchtknotenwand auch noch von oben her der Druck der nächstfolgenden Samenanlage hinzu, und verursacht so z. T. ganz groteske Verkrüppelungen. Die Entwicklung geht nun in normaler Weise weiter, indem vier Megasporen gebildet werden (fig. 40 und 41, die beide eine etwas andere Schnittrichtung aufweisen als fig. 39). Auffällig ist, dass in fig. 41 das Wachstum der Integumente noch so wenig weit fortgeschritten ist, währenddem sie sich ja in fig. 40 schon bald zur Mikropyle zusammenschliessen.

Neben dieser normalen Entwicklung lässt sich aber nicht allzu selten der Fall auffinden, dass statt einer einzigen Archesporzelle deren zwei vorhanden sind. Mehr als zwei potentielle Archesporzellen habe ich dagegen nicht gesehen. Auch hier entstehen in normaler Weise Tetraden (fig. 42—44) wobei aber dann die Entwicklung im allgemeinen auf dieser Stufe stehen zu bleiben pflegt.

Das Stadium, das auf fig. 41 folgt, habe ich in meinem Material nicht finden können, wodurch mir der Entscheid verunmöglich ist, welche der vier Megasporen den Embryosack ausbildet. Wahrscheinlich ist es aber die unterste;

denn ich habe weder im Stadium von fig. 46 noch in demjenigen von fig. 47 an der Basis des jungen Embryosackes irgendwelche Spuren gefunden, die auf die Ueberreste von Megasporen hingedeutet hätten, währenddem dieses Fehlen von Spuren an der Spitze des Embryosackes infolge seiner am apikalem Ende ausserordentlich starken auflösenden Tätigkeit leicht zu verstehen ist. Zudem lässt fig. 45, in welcher ja nicht weniger als drei Megasporen miteinander kämpfen, über den Sieg der untersten wohl keinen Zweifel zu.

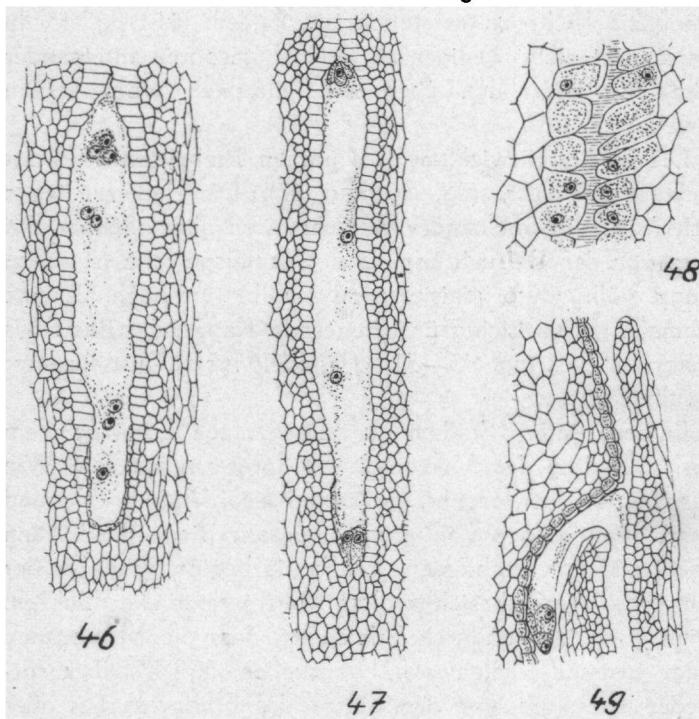
Die Weiterentwicklung des jungen Embryosackes zeigt nichts Anormales (fig. 46 und 47). Die Polkerne legen sich frühzeitig aneinander, verschmelzen aber offenbar erst kurz vor der Befruchtung. Das Nucellusgewebe ist schon längst völlig desorganisiert und umgibt nur noch als eine schmale, stark Lichtgrünspeichernde Kappe die Basis des Embryosackes (fig. 45—51). *Philadelphus* ist also äusserst tenuinucellat.

In den späteren Stadien der Samenanlage lenkt vor allem das Verhalten der Mikropyle das Interesse auf sich. Wie aus fig. 50 hervorgeht, ist sie ausserordentlich lang und durch zwei Lagen von grossen, parallel liegenden Zellen offenbar fest verschlossen. Frühzeitig beginnt nun aber der junge Embryosack sich in diese Mikropyle hineinzubohren. Dies wird ihm dadurch erleichtert, dass die Membranen jener grossen Zellen stark verquellen (fig. 48), dies entweder nur kurz vor der Spitze des Embryosackes oder aber schon weit voraus, gelegentlich fast bis zum Eingang hinauf.

Bei der Mündung der Mikropyle angekommen, setzt nun der Embryosack merkwürdigerweise sein Wachstum nicht in gerader Richtung, also zwischen dem leitenden Gewebe der Placenta und jenem kappenförmigen Auswuchs des Funiculus nach oben fort, sondern er biegt sich um und wächst vor dem Funiculus durch nach unten zu [fig.

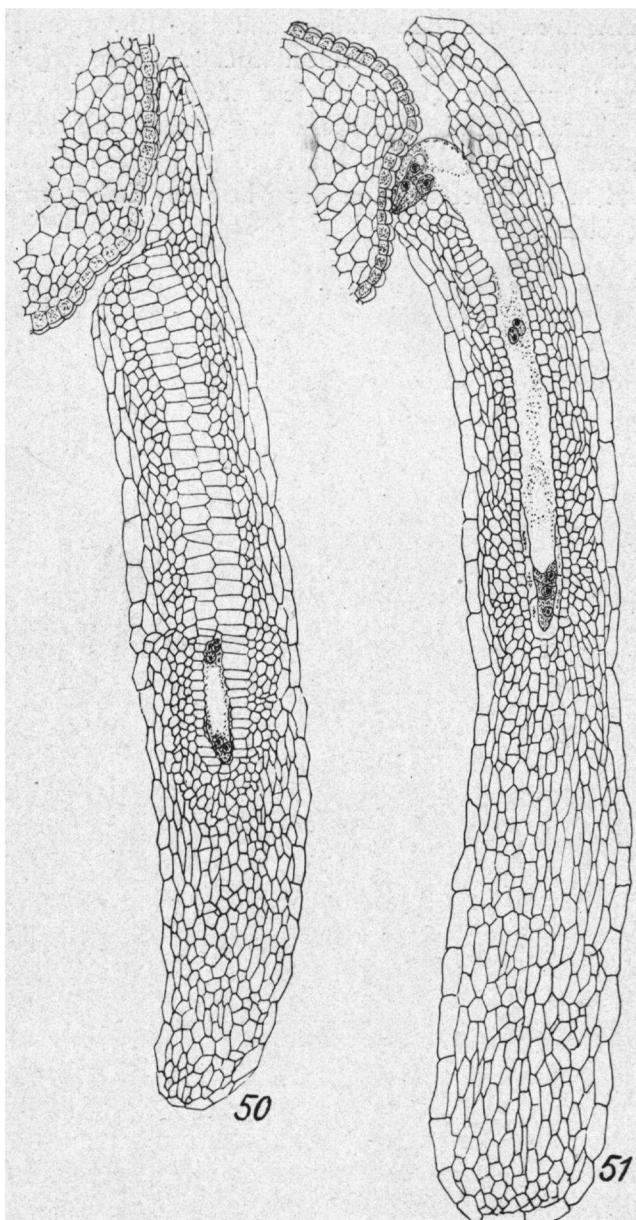
51 und 49]. Die Gründe dieses Verhaltens sind mir vorläufig unbekannt; denn man wird kaum einzig die Erdschwere für eine solche Anomalie verantwortlich machen wollen.

Eine ähnliche haustoriale Tätigkeit des Embryosackes ist schon zu verschiedenen Malen nachgewiesen worden, so



Philadelphus coronarius. Fig. 46. Achtkernstadium. Fig. 47. Junger Embryosack. Fig. 48. Verschleimung der Mikropyle. Fig. 49. Herumkriechen des Eiapparates am leitenden Gewebe der Placenta. [Vergr. Fig. 46, 47 und 49 210 X. Fig. 48 270 X].

von Strasburger (1902 p. 558) für *Torenia asiatica*. Nirgends scheint aber das Hinkriechen des Eiapparates am leitenden Gewebe der Placenta so weit zu gehen wie bei *Philadelphus*.



Philadelphus coronarius. Fig. 50. Uebersichtsbild über eine Samenanlage im Vierkernstadium. Fig. 51. Dasselbe mit befruchtungsreifem Embryosack. [Vergr. 210 X].

Hinsichtlich der Befruchtung und der Endospermentwicklung bin ich noch zu keinem abschliessenden Ergebnis gelangt; immerhin glaube ich feststellen zu können, dass der sekundäre Embryosackkern der Wanderung des Eiapparates nur in geringem Masse folgt, sondern im allgemeinen in normaler Lage in der Mitte des Embryosackes zurückbleibt.

Citierte Literatur.

- Diels, L. 1914. Diapensiaceen-Studien. (Englers Botanische Jahrbücher, L. Supplementband, p. 304—330).
- Eichinger, A. 1907. Vergleichende Entwicklungs geschichte von Adoxa und Chrysosplenium. (Mitteil. Bayrisch. Bot. Gesellsch. II. H. 5 und 6, 1908, p. 65—74, 81—93).
- Engler, A. 1891. Saxifragaceae. (Engler und Prantl, Die natürl. Pflanzenfam. III 2a. p. 41—93).
- Engler, A. 1897. Erläuterungen zu der Uebersicht über die Embryophyta siphonogamia. (Natürl. Pfl. fam. Nachträge zum II—IV. Teil. p. 358—380).
- Gäumann, E. 1918. Ueber die Entwicklungsgeschichte einiger Saxifragaceen. Vorlauf. Mitteil. (Svensk Bot. Tidskrift, XII).
- Guignard, L. 1903. La formation et le développement de l'embryon chez l'Hypécoum. (S. A. Journal de Bot. XVII p. 1—12).
- Hallier, H. 1908. Ueber Juliana, eine Therebinthaceen-Gattung mit Cupula und die wahren Stammeltern der Kätzchen-blütler (S. A. Beih. Bot. Centrbl. XXIII 2 Abt. p. 1—210).
- Jacobsson—Stiasny, E. 1913. Die spezielle Embryologie der Gattung Sempervivum im Vergleich zu den Befunden bei den andern Rosales (Denkschriften Akad. Wiss. Wien. Math-Naturw. Klasse. LXXXIX p. 797—815).
- Jacobsson—Stiasny, E. 1914. Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildung bei den Angiospermen (Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien. Math-Naturw-Klasse, CXXIII Abt. I p. 467—603).
- Jönsson, B. 1880. Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna (S. A. Lunds Univ Årsskrift. XVI p. 1—86).

- Juel, H. O. 1907. Studien über die Entwickelungsgeschichte von *Saxifraga granulata* (S. A. Nova Acta R. Soc. Scient. Upsaliensis. Ser. IV, Vol. I. p. 1—41).
- Lagerberg, T. 1909. Studien über Entwickelungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa Moschatellina* L. (S. A. Svensk. Vet. Akad. Handl. XLIV. p. 1—80).
- Pace, L. 1912. *Parnassia* and some allied genera (Bot. Gaz. LIV p. 306—329).
- Palm, B. 1915. Studien über Konstruktionstypen und Entwickelungswege des Embryosackes der Angiospermen (Inaug. Diss. Stockholm).
- Payer, J. B. 1857. *Organogénie comparée de la fleur* II. Paris.
- Samuelsson, G. 1913. Studien über die Entwickelungsgeschichte der Blüten einiger Bicornes-Typen. (Svensk. Bot. Tidsk. VII p. 97—188).
- Shoemaker, D. N. 1905. On the development of *Hamamelis virginiana* (Bot. Gaz. XXXIX p. 248—266).
- Stevens, N. E. 1912. The morphology of the seed of Buckwheat. (Bot. Gaz. LIII. p. 59—66).
- Strasburger, Ed. 1902. *Das botanische Praktikum* IV. Aufl. Jena.
- Van der Elst, P. 1909. Bijdrage tot de kennis van de zaadknopontwikkeling der *Saxifragaceën* (Inaug. Diss. Utrecht. p. 1—53).
- Van Tieghem, Ph. 1898. Structure de quelques ovules et parti qu'on en peut tirer pour améliorer la classification (Journ. de Bot. XII p. 197—220).
- Van Tieghem, Ph. 1901. L'oeuf des plantes considéré comme base de leur classification (Ann. sc. nat. Bot. XIII p. 213—390).
- Vesque, J. 1879. Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des phanérogames angiospermes (Ann. sc. nat. Bot. VIII p. 261—390).