

# Die Entwicklung der Samenknospe bei den Crassulaceen.

von

SARA ROMBACH.

## EINLEITUNG.

Veranlassung zum Studium dieses Objekts war eine Untersuchung über die Entwicklung der Samenknospe, des Embryosacks und der Eizelle bei den *Podostemaceen* von Herrn Prof. Dr. F. A. F. C. Went.<sup>1)</sup>

An dieser Stelle möchte ich meinem hochverehrten Lehrer Prof. Went meinen herzlichen Dank bringen für die grosse Stütze, die er mir gab, indem er sich immer für meine Arbeit interessierte und mir so oft einen guten Rat gab.

Die wichtigsten Resultate der oben genannten Arbeit sind:

1. Die Entwicklung ist sehr abweichend vom normalen Typus und zwar bei allen untersuchten Arten vollkommen in derselben Weise.

2. Das innere Integument entsteht später als das äussere und umwächst den Scheitel des Nucellus nie.

3. Der Embryosack bleibt sehr klein. Der ganze Antipodalapparat ist so weit rückgebildet, dass der Antipodalkern, bald nach seiner Entstehung wieder zu Grunde

1) F. A. F. C. Went. The Development of the Ovule, Embryosac and Egg in *Podostemaceae*. Rec. des Trav. bot. Néerl. Vol. V, 1908.

geht, eine Eigentümlichkeit welche mehr vorkommt, obwohl soweit wir wissen nicht so regelmässig bei allen Vertretern einer ganzen Familie.

4. Es bildet sich ein sehr reduzierter Nucellus aus, der im Anfang besteht aus einer zentralen Zellreihe, umgeben von einer Schicht peripherischer Zellen, meist fünf im Querschnitt. Bei dem allmählichen Wachstum des Chala-zaendes der Samenknospe wird der Nucellus ausgedehnt, ohne dass seine Zellen sich vermehren. Die Zellgrenzen werden verwischt und es entsteht ein grosser Raum unter der Sporenmutterzelle, der sogenannte Pseudoembryosack. Da diese Eigentümlichkeiten ihre Erklärung nicht in eine parasitische oder saprophytische Lebensart finden können, war es nicht undenkbar Übergangsformen zu finden in mutmasslich anverwandten Familien.

Es wurde zu diesem Zweck schon durch v. d. Elst<sup>1)</sup> die Familie der *Saxifragaceen* nach der Begrenzung von Engler und Prantl in Betracht gezogen. Resultat seiner Untersuchungen war, dass einzelne Arten übereinstimmende Eigentümlichkeiten in der Samenknospenentwicklung aufweisen, welche aber in keinerlei Zusammenhang stehen zu denjenigen, bei den *Podostemaceen* beobachtet.

Samt den *Saxifragaceen* werden auch die *Crassulaceen* als verwandt mit den *Podostemaceen* angesehen.

Wie aus einem Referat in der Naturwissenschaftlichen Rundschau hervorgeht, soll v. Wettstein<sup>2)</sup> in einem Vortrag über die Entwicklung der Samenanlagen und Befruchtung der *Podostemaceen* gesprochen haben von einer entsprechenden Entwicklung einiger *Crassulaceen*.

Mein Zweck war soviel wie möglich Arten von *Crassulaceen* in dieser Hinsicht genau zu studieren.

1) P. v. d. Elst. Bijdrage tot de kennis van de Zaadknop-ontwikkeling der *Saxifragaceën*. 1909.

2) Naturw. Rundschau. XXI. 1906. No. 46, S. 615.

## HISTORISCHER ÜBERBLICK.

Die Litteratur mit Beziehung auf das Objekt ist sehr beschränkt.

Im Jahre 1876 erschien eine Arbeit von L. Koch <sup>1)</sup> über die Entwicklung der *Crassulaceen*.

Es handelt sich hier nicht nur um die Reproduktionsorgane, sondern auch um die Entwicklung der vegetativen Teile. Eine Ergänzung dieser Arbeit finden wir in einer späteren Publikation vor. Die wichtigsten Resultate, was die Entwicklung der Samenknospe anbelangt, will ich hier kurz behandeln. Das Versuchsobjekt war *Sedum Aizoon*.

Namentlich sehr ausführlich wird zunächst die erste Entstehung der Samenknospe an einem bestimmten Punkte der Plazenta beschrieben; wie zuerst superepidermale Zellen Veranlassung geben zu einer Erhebung, wie dann schon sehr früh eine Zelle grösser erscheint als die anderen, wie diese sich in acht Tochterzellen teilt, und eine von diesen sich besonders ausbildet; wie diese dann subepidermal zu liegen kommt und dann schliesslich zum Embryosack wird.

Auch beschreibt er wie eine einseitige Verstärkung des Füllgewebes schon sehr früh die Drehung des Ovulums von der atropen zur anatropen Form einleitet, wie dann die beiden Integumente aus der Epidermis hervorgehen, das Innerste zuerst.

Wie sich der Embryosack entwickelt, wird nicht beschrieben, er ist zuletzt lang und schlauchförmig; nach

1) L. Koch. Untersuchungen über die Entwicklung der *Crassulaceen*. Verh. der Naturhist. Med. Vereins zu Heidelberg. 1. Bd. 4. Heft. 1876.

L. Koch. Untersuchungen über die Entwicklung der *Crassulaceen*. Heidelberg. 1879.

der Befruchtung entwickelt sich normal ein Embryo. Der heranwachsende Embryo verdrängt das Endosperm, auch der Embryosack vergrössert sich und verdrängt das Gewebe des Knospenkerns, sowie einen Theil des inneren Integuments.

In einer morphologischen Arbeit über vielerlei Fettpflanzen beschreibt d'Hubert <sup>1)</sup> auch einige Gattungen von *Crasulaceen*, nämlich Arten von *Sedum*, *Crassula*, *Echeveria* und *Sempervivum*.

Es stellte sich heraus, dass die Entwicklung sehr einförmig ist. Alle haben sie eine anatrophe Samenknope mit zwei Integumenten und einer Embryosackmutterzelle, aus welcher direkt der normale achtkernige Embryosack hervorgeht.

Eine Eigentümlichkeit, welche bei *Sedum* auftritt, ist die Entwicklung des Nucellus. Die Epidermis am Scheitel des Nucellus ist dickwandig und braun gefärbt, sie liefert so eine gute Beschützung für den Embryosack. Weiter nach unten besteht die Epidermis aus grossen dünnwandigen Zellen mit dicker Aussenwand; diese degenerieren frühzeitig, nur die Aussenwand der Zellen bleibt bestehen und bildet gegen das innere Integument ein stark lichtbrechendes Häutchen.

Unter der Embryosackmutterzelle besteht der Nucellus aus einem axilen Strang lang gedehnter Zellen mit oft auch gedehnten Kernen, die sich bis an die Chalaza ausstreckt; zwischen diesen und der Epidermis sind noch einige lateralen Zellen vorhanden, die aber sehr dünnwandig sind und bald aufgelöst werden.

So bleibt dann unter der Embryosackmutterzelle der axile Strang übrig und weil das stark lichtbrechende Häutchen

1) E. d'Hubert. Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses. Ann. des Sc. Nat. 8e série. Bot. Tome II. 1896.

die Zufuhr aus den Integumenten verhindert, ist der axile Strang der einzige Weg für die Ernährung des Embryosacks die s. g. „*zone conductrice*“.

Die anderen Gattungen weisen eine ähnliche Reduktion des Nucellus auf, nur ist sie bei *Crassula* bedingt durch die geringe Grösse und bei *Echeveria* und *Sempervivum* durch die Enge der Samenknospe. Der axile Strang ist bei allen da.

Ich möchte aber diesen historischen Überblick nicht beenden, ohne darauf hinzuweisen das d'Hubert's Publikation einen Beitrag zur Lösung einer principiellen Frage liefern kann, nämlich die Frage nach der Bedeutung der Samenknospen- und Embryosackentwicklung für die Systematik des Pflanzenreichs.

Van der Elst<sup>1)</sup> verteidigt das gute Recht der Systematiker die in dem Reproduktionsorgan eine Bildung sehen, welche durch die tiefe Lage in dem Gewebe der Mutterpflanze ganz abgeschlossen ist vom wechselnden Einfluss der äusseren Umstände und welche dadurch im Stande ist die typischen Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanze hervortreten zu lassen. Diese verbreitete Meinung entbehrte aber jeder experimentellen Grundlage, abgesehen davon, dass es a priori sehr unwahrscheinlich ist, dass das Innere der Pflanze unempfindlich sein würde gegen die eingreifenden Änderungen welche an ihrer Oberfläche stattfinden. d'Hubert hat nun eine widerlegende Beobachtung gegeben. Es gelang ihm zu zeigen, dass die ganze Gruppe der Succulenten, bestehend aus Vertretern sehr verschiedener Familien, wie z. B. *Liliaceen*, *Amaryllideen*, *Cacteen*, *Asclepiadaceen* usw. nicht nur übereinstimmt im äusseren Habitus, sondern selbst bis in dem Innern des Embryosacks.

In allen von ihm untersuchten Succulenten wurde

1) l. c. S. 33.

Stärke im Embryosack aufgefunden, während sie fehlte in nicht-succulenten Vertretern dieser Familien.

So sehen wir dass die Umstände, welche die Pflanzen äusserlich beeinflussen, ihre Wirkung bis ins Innerste der Samenknospe ausbreiten, dass die Samenknospe schliesslich eben so gut wie alle andren Teile der Pflanzen dem umgestaltendem Einfluss der äusseren Umstände ausgesetzt ist.

#### MATERIAL UND METHODE.

Das Material von *Sedum calabricum* Tenore, *Cotyledon gibbiflora* Moç Iesse, *Sempervivum annuum* C.Cm., *Crassula cordata* Ait. Hort. Kew., *Rochea coccinea* DC., *Kalanchoe glandulosa* Hochst., *Bryophyllum crenatum* Baker wurde gesammelt in den Gewächshäusern und im Botanischen Garten zu Utrecht. Herrn Dr. Docters van Leeuwen aus Semarang verdanke ich dass ich imstande war sehr gut fixiertes Material von *Bryophyllum calycinum* zu bearbeiten.

Morgens wurde fixiert. Zum fixieren wurde verwendet: „Juel“, bestehend aus 100 ccm. Alkohol von 50 %, 2 gr. HgCl<sub>2</sub>, 2 cc. Eisessig.

„Schwache Flemmingsche Lösung“, bestehend aus 8 vol. 2 % Osmiumsäure, 60 vol. 10 % Chromsäure, 4 vol. Eisessig, 72 vol. Wasser.

Von den Färbungen die ausprobiert wurden, bewährte sich Heidenhain's Haematoxylin am besten.<sup>1)</sup>

Es wurde immer auf die Länge der Objekte geachtet, um im voraus ungefähr bestimmen zu können, in welchem Stadium sich die Samenknospen befanden.

Meistens wurde ein ganzes Carpell in Paraffin eingebettet da die jungen Samenknospen sehr klein sind.

1) Chamberlain. Methods in Plant-Histology, S. 33.

Die Schnitte, angefertigt mit einem Mikrotom von de Groot aus Utrecht, wurden in der Dicke von 5 oder 9 $\mu$ . genommen. Durch die geringe Grösse der Kerne konnten die Chromosomen nicht mit Bestimmtheit gezählt werden.

Von *Sedum calabricum* konnte ich die wichtigsten Stadien fixieren bis zum reifen Samen; sehr viele Samenknospen waren steril. Die Stellung der Samenknospen in den Karpellen ist nicht immer dieselbe; sie stellen sich ungefähr in den Krümmungsradius der Fruchtknotenwand. Es war dadurch aber nicht leicht die Samenknospen gerade der Länge nach zu schneiden, besonders auch weil sie auch selbst oft noch etwas gedreht sind, was auch eine grosse Schwierigkeit ist bei der Bearbeitung von einzeln heraus preparierten Samenknospen.

*Bryophyllum crenatum* ist in dieser Hinsicht bequemer, die Samenknospen sind nicht so lang, liegen regelmässiger und sind nicht gedreht. Auch hier hatte ich die wichtigsten Stadien bis zum reifen Samen.

Auch *Sempervivum annuum* lieferte reichlich reife Samen wodurch auch hier die wichtigsten Stadien fixiert wurden. Es finden sich hier sehr viele Samen in einem Karpell vor und obwohl sie gar nicht regelmässig liegen, konnte man, wahrscheinlich weil so viele vorhanden waren, sehr oft gute Längsschnitte finden.

*Cotyledon gibbiflora*, *Crassula cordata* und *Rochea coccinea* lieferten keine reifen Samen, bei *Rochea* degenerierten viele der Samenknospen schon sehr früh nach dem Entstehen der Embryosackmutterzelle.

Von *Kalanchoe glandulosa* die, was die Richtung und Grösse der Samenknospen betrifft, am meisten *Sedum* gleicht, konnte ich auch eine ganze Serie darstellen.

## DIE CYTOLOGISCHE ENTWICKLUNG.

Als Typus für die sehr einförmige Entwicklung der *Crassulaceen* will ich *Bryophyllum crenatum* beschreiben.

Die erste Anlage der Samenknospe bildet ein kleiner Hügel in welchem der Nucellus sich gleichzeitig mit dem Entstehen der Integumente entwickelt.

Eine subepidermale Zelle teilt sich und liefert eine Wandzelle (Tapetumzelle) und eine Archesporzelle. Es bilden sich zwei Integumente nacheinander aus, das Innere wird zuerst angelegt. In diesem Stadium fängt auch die Umbiegung der Samenknospe an, diese Umbiegung geht weiter (Fig. 1) und wenn die Archesporzelle sich differenziert, ist die Samenknospe anatrop. Das äussere Integument wächst schneller als das Innere, beide umwachsen sie den Scheitel des Nucellus und lassen nur ein schmales endo- und exostomium zwischen sich frei. Sie sind beide zweischichtig, nur oben finden sich auch wohl drei Zellschichten vor. Die äussere Schicht des äusseren Integumentes ist grosszellig und hat stark verdickte Zellwände; sie sind braun gefärbt.

Die gebildete Archesporzelle vergrössert sich und geht ohne weitere Teilung in die Embryosackmutterzelle über. Diese wurde sehr oft im sogenannten Synapsisstadium angetroffen. Sodann werden schnell nacheinander zwei Teilungen ausgeführt; das Resultat ist eine Tetrade, wie in Fig. 2 abgebildet. Längsschnitte aus Samenknospen von einem Carpell lieferten alle Übergänge vom Synapsis-



Fig. 1. *Bryophyllum crenatum*.

Junge Samenknospe; a Archesporzelle; t Tapetumzelle; ii Inneres; ai Äusseres Integument; 176 X.



stadium bis an die Tetrade. Diese Tetradenbildung hat Koch wahrscheinlich übersehen.

Etwas später degenerieren die drei oberen Sporen, die untere chalazale wird zum Embryosack und vergrössert sich.

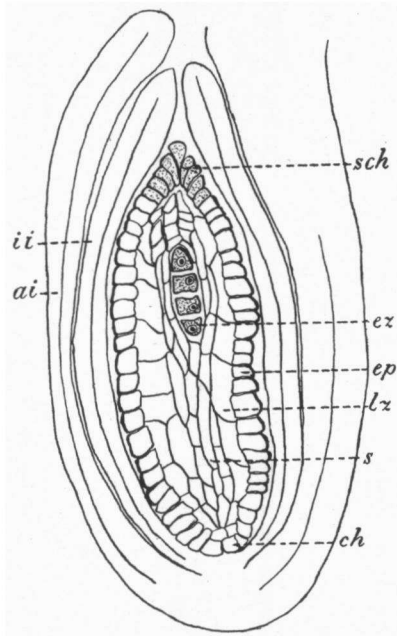


Fig. 2. *Bryophyllum crenatum*.

Samenknospe mit Tetrade; *ai* Äusseres Integument; *ii* Inneres Integument; *sch* Scheitel des Nucellus; *ch* Chalaza; *ex* Embryosackzelle; *ep* Epidermis des Nucellus; *lz* Laterale Zellen des Nucellus; *s* Strang gedehnter Zellen des Nucellus; 176  $\times$ .

Der Nucellus hat sich indessen entwickelt. Ein bild davon gibt Fig. 2. Der Scheitel des Nucellus d. h. die Epidermis derselben besteht aus grossen dickwandigen Zellen die braun gefärbt sind, sie bildet eine schützende Kappe um den Embryosack. Mehr nach unten werden die Zellen der Epidermis gross, dünnwandig, allein ist ihre Aussenwand dick und bleibend, auch wenn die Zellen später degenerieren. Diese Aussenwand wird später zu einem stark lichtbrechenden Häutchen, wodurch die Begrenzung des Nucellus immer sehr leicht sichtbar ist.

Von der Embryosackzelle bis an die Chalaza läuft ein Strang von in die Länge gedehnten Zellen mit oft gedehnten Kernen; sie sind leicht zu unterscheiden von den grossen dünnwandigen lateralen Zellen, die zwischen

Epidermis und Strang vorkommen. Die Wandung der lateralen Zellen erscheint oft zerrissen, auch degenerieren sie zuweilen früh, wodurch man den Eindruck einer Höhlung in dem Nucellus bekommt.

Die Entwicklung des Embryosacks ist normal. Der Embryosackkern teilt sich, die beiden entstandenen Kerne kommen polar zu liegen. Diese teilen sich wieder, der Embryosack wird allmählich länger, ein Bild davon giebt Fig. 3. Nach einer dritter Teilung entsteht dann ein acht-kerniger Embryosack. Von diesen stellen zwei Kerne Synergiden vor, einer den Eikern, zwei die Polkerne und drei die Antipoden.

Ein ausgebildeter Embryosack ist gezeichnet in Fig. 4. Wie ersichtlich ist der Embryosack birnförmig und reicht nicht ganz bis zur Mitte der Samenknospe. Die beiden Polkerne waren oft neben dem Ei sichtbar. Die Verschmelzung der Kerne konnte ich nicht wahrnehmen, wohl aber lagen sie im reifen Embryosack sehr dicht nebeneinander.

Etwas später wurde in sehr vielen Fällen ein Pollenschlauch konstatiert, der auffiel durch die dunkle Färbung. Er gelangt hinein durch das Exo- und Endostomium und breitet sich oft gegen die Micropyle aus, siehe Fig. 5. Zuweilen verzweigt er sich bevor er sich durch die

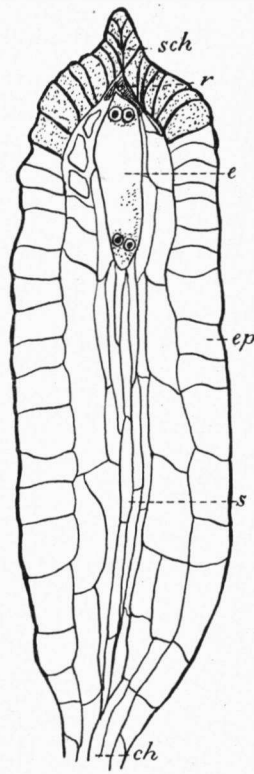


Fig. 3. *Bryophyllum crenatum*.

Nucellus mit 4-kernigem Embryosack; sch Scheitel des Embryosackes; r Obliterierte Sporen; e Embryosack; ep Epidermis des Nucellus; s Strang gedehnter Zellen; ch Chalaza; 176 X.

Micropyle und zwischen den Synergiden hindrängt und sich gegen den Eikern legt.

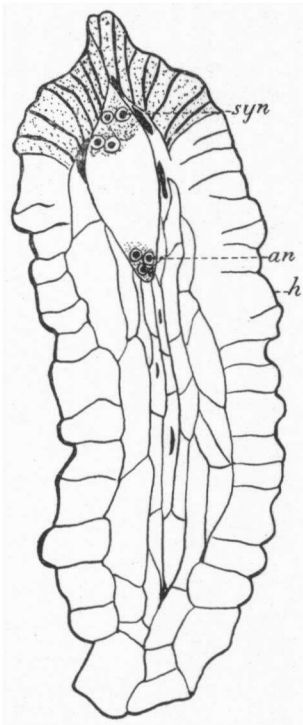


Fig. 4. *Bryophyllum crenatum*.

Nucellus mit 8-kernigem Embryosack; einer der Antipodenkerne befand sich in einem benachbarten Schnitte; *syn* Synergiden; *an* Antipoden; *h* Bleibendes Häutchen der Nucellusepidermis; 176  $\times$ .

Die Befruchtung habe ich nicht weiter verfolgen können. In einem folgenden Stadium sind nur noch Reste von Synergiden, Reste vom Pollenschlauch und zwei grossen Kerne im oberen Teil des Embryosacks übrig, wie abgebildet in Fig. 5.

Im unteren Teil des Embryosacks ist noch die Gruppe der Antipoden vorhanden, die Umrisse der Zelle sind aber undeutlich geworden. Während nun der sekundäre Embryosackkern sich zum zweiten oder dritten Male teilt, teilt sich auch der Eikern zum ersten Male. Die weiteren Teilungen des Eikerns geschehen langsamer als die des Endosperms, siehe Fig. 6. Nach einiger Zeit sehen wir ein noch kleiner Embryo in einer grossen Masse von Endosperm. Der untere Teil des Embryosacks mit den Antipoden wächst beim Anfang der Endospermbildung durch den Strang des Nucellus und legt sich endlich an die Chalaza an.

Die Zellen des Nucellusstranges werden zusammengedrückt und sind später in einer erwachsenen Samenknospe noch in diesen Zustand zurück-

zufinden. Die lateralen Zellen und die Zellen der Epidermis werden schon früher aufgelöst. Im Gegensatz zu Kochs Angaben konnte mit Hülfe vom persistierenden Häutchen leicht festgestellt werden, dass nicht noch ein Teil des inneren Integuments vom Embryosack beim Auswachsen verdrängt wird.

Das Chalazagewebe wird sklerenchymatisch. Der Embryo entwickelt sich langsam normal, das Endosperm wird dabei ganz verbraucht.

Die Integumente werden zur Samenhaut. Die innere Schicht des inneren Integumentes ist grosszellig, auch die innere Schicht des äusseren Integumentes, namentlich in der Umgebung der Micropyle; die Schicht dazwischen ist schon frühzeitig zusammengedrückt. Ein reifer Samen besitzt noch alle Schichten, nur sind sie zusammengedrückt gegen die Äussere welche stark verkorkt ist. Der Scheitel des Nucellus persistiert, auch das Häutchen d. h. der Rest der weiter nach unten gelegenen Epidermis des Nucellus.

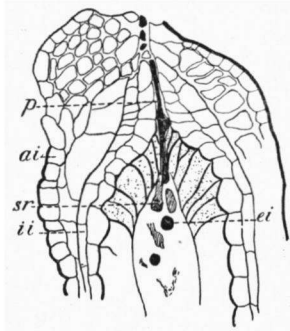


Fig. 5. *Bryophyllum crenatum*.

Oberteil einer Samenknospe mit sekundärem Embryosackkern; p Pollenschlauch; ai Äusseres Integument; ii Inneres Integument; ei Befruchteter Eikern; sr Synergidenreste; 110 X.

In der Hauptsache stimmen die anderen von mir untersuchten Objekte mit dem beschriebenen überein.

#### *Bryophyllum calycinum*.

Es stellte sich heraus, dass die Entwicklung ganz übereinstimmt mit der von *Bryophyllum crenatum*.

#### *Sedum calabricum*.

Im grossen ganzen ähnelt auch die Entwicklung dieses Objekts der von *Bryophyllum*. Nur ist die ganze Samen-

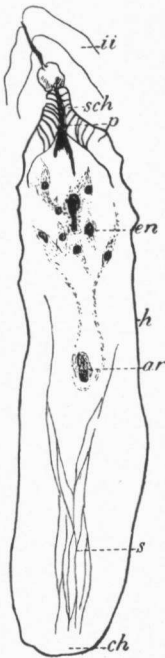


Fig. 6. *Bryophyllum crenatum*.

Oberteil des Nucellus, weitere Endospermteilungen, Epidermis und laterale Zellen des Nucellus aufgelöst; *ii* Inneres Integument; *sch* Scheitel des Nucellus; *p* Pollenschlauch; *en* Endospermkerne; *h* Bleibendes Häutchen der Nucellusepidermis; *ar* Antipodenrest; *s* Strang gedehnter Zellen des Nucellus; *ch* Chalaza; 110  $\times$ .

knospe sehr lang und schmal und der Embryosack ziemlich lang. Oft waren die lateralen Zellen und die Epidermiszellen des Nucellus schon früh degeneriert, wodurch dann der lange schmale Strang deutlich hervortrat und ringsum sich eine Höhlung zeigte.

Die Figuren 7 und 8 geben ein Bild von der Länge der Samenknospe, die erstere ist am Anfang der Endospermbildung fixiert. Die Antipoden sind hier in der mitte der Samenknospe noch sichtbar. Die Fig. 8 giebt ein weiteres Stadium wo der Antipodenrest zur Chalaza durchgedrungen ist und der Embryo schon eine bedeutende Grösse hat.

*Sempervivum annuum*.

Die Entwicklung stimmt mit der von *Bryophyllum* überein.

*Kalanchoe glandulosa*.

Die Samenknospe hat die lange schmale Form von *Sedum* und giebt auch dieselben Bilder.

*Rochea coccinea*.

Von diesem Objekt konnte nur konstatiert werden dass die beiden Integumente normal angelegt werden, wie auch die Embryosackmutterzelle. Etwas später aber degeneriert meistens der Nucellus und bald darauf schrumpfen auch die Integumente. Befruchtung wurde nicht wahrgenommen.

*Crassula cordata*.

Die Samenknospe ist sehr klein, die Entwicklung schliesst sich der von *Bryophyllum*.

lum an. Nur ist der Nucellus sehr stark reduziert, die Epidermis des Nucellus sehr grosszellig.

*Cotyledon gibbiflora.*

Es zeigte sich hier eine kleine Eigentümlichkeit in der Anlage der Integumente; zwar wurde das innere zuerst angelegt, das äussere aber erst viel später; dieses wächst auch im Anfang der Richtung des Scheitels der Samenknospe entgegen und erst mit der Umbiegung der ganzen Samenknospe zum anatropen Zustand fängt es an in die Richtung des Scheitels zu wachsen. Indessen hat noch in dem atropen Zustand das innere Integument den Gipfel des Nucellus ganz umschlossen wie es Fig. 9 zeigt.

Fig. 10 gibt den anatropen Zustand wie oben beschrieben. Bis zu der Bildung der Embryosackzelle konnte ich die Entwicklung weiter verfolgen. Sie ist normal. Weitere Stadien hatte ich leider nicht zur Verfügung; d'Hubert aber untersuchte dieselbe Pflanze unter dem Namen von *Echeveria gibbiflora* und fand einen normalen achtkernigen Embryosack, in welchem die Antipoden noch beliebig lange sichtbar blieben.

DISKUSSION DER RESULTATE.

Es stellte sich heraus, dass die Entwicklung der Samenknospe bei den *Crassulaceen* gar nicht übereinstimmt mit jener bei den *Podostemaceen*, dass

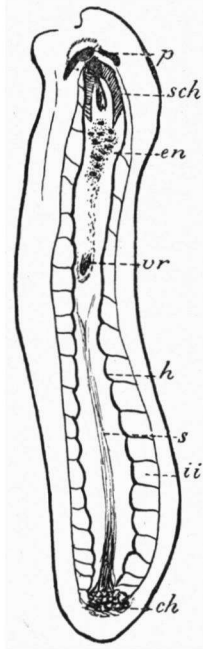


Fig. 7. *Sedum caudabriticum*.

Samenknospe mit anfangender Endospermibildung, Epidermis und laterale Zellen des Nucellus aufgelöst; *p* Pollenschlauch; *sch* Scheitel des Nucellus; *en* Endospermkerne; *vr* Antipodenrest; *h* Bleibendes Häutchen der Nucellusepidermis; *s* Strang gedehnter Zellen des Nucellus; *ii* Inneres Integument; *ch* Chalaza; 44  $\times$ .

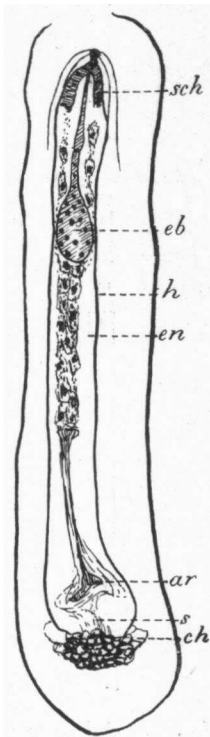


Fig. 8. *Sedum calabricum*.

Unreifer Samen;  
sch Scheitel des Nucellus;  
eb Embryo;  
h Bleibendes Häutchen des Nucellus;  
en Endosperm; ar Antipodenreste; s Strang gedehnter Zellen des Nucellus, durch den Embryosack verdrängt; sch Chalaza; 44  $\times$ .

die Entwicklung durch die ganze Familie, soweit untersucht, sehr einförmig ist, dass sie auch vom allgemeinen Schema wenig abweicht, abgesehen von dem eigentümlichen, reduzierten Nucellus.

Aber eine ausgedehntere Vergleichung der von mir bei den *Crassulaceen* erhaltenen Resultate mit den Verhältnissen in anderen Familien, lässt doch unzweifelhaft einige Übereinstimmungen sehen, die aus demselben Gesichtspunkte betrachtet werden können.

Erstens war interessant der so lockere Bau des Nucellusgewebes unter dem Embryosack, wodurch man sehr oft den Eindruck einer Höhlung in dem Nucellus bekam. Anfangs meinte ich auch eine Art von Pseudoembryosack gefunden zu haben und es war eine kritische Untersuchung, die mir zur Interpretation eines leicht degenerierenden Gewebes brachte. Dennoch war dieses Resultat von Einfluss auf die Beurteilung des Zusammenhanges mit dem Pseudoembryosack der *Podostemaceen*. Dass ich nach Zusammenhang suchte, stützt sich hauptsächlich auf die Tatsache, dass die *Crassulaceen* doch schon, aus ganz andrem Grunde, mit den *Podostemaceen* in derselben Ordnung vereinigt werden. Mit diesen auch die *Rosaceen*, welche meistens eine lange schmale Samenknope besitzen

und einen Embryosack welcher sich durch den ganzen Nucellus erstreckt bis an die Chalaza.<sup>1)</sup>

Betrachten wir den stark reduzierten Embryosack der *Podostemaceen* im Zusammenhang mit einer gewissen Umgestaltung durch die besondere Lebensart (in Stromschnellen und Wasserfällen), so können wir uns vorstellen dass der Pseudoembryosack auch einmal ganz angefüllt war vom Embryosack bis an die Chalaza, wie wir es bei dem normalen *Rosaceentypus* antreffen. Eine dergleiche Auswachsung des Embryosackes in das Nucellusgewebe ist tatsächlich ein zweigliedriger Prozess und wir müssen unterscheiden zwischen der starken Auswachsung in der Länge des Embryosackes selbst und daneben der Bildung der Höhlung, das sich einfressen in das Nucellusgewebe. Ist ursprünglich der zweite Prozess eine Folge des ersteren, so sehen wir doch auf anderem Gebiete der Physiologie, wie im Laufe der Zeit beide Prozesse unabhängig voneinander werden können; so könnte man hier die Bildung der Höhlung auffassen als ein aufsichselbststehender Prozess um für den Embryosack eine günstige Lage zu bereiten. Wir haben dan nebeneinander den Aus-

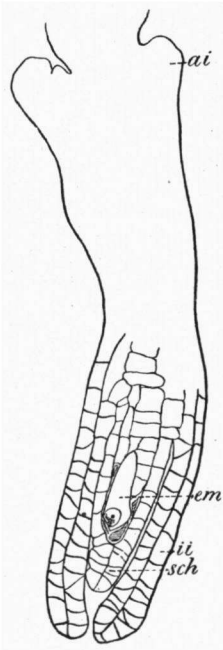


Fig. 9. *Cotyledon gibbiflora*.

Junge, noch atrophe Samenknospe; *ai* Äusseres Integument; *ii* Inneres Integument; *em* Embryosackmutterzelle; *sch* Scheitel des Nucellus; 110  $\times$ .

1) P é c h o n t r e. Contribution à l'Etude du Développement de l'Ovule et de la Graine des *Rosacées*. Ann. des Sc. nat. 8e série. Bot. XVI. 1902. S. 1158.



wachstumsprozess des Embryosackes und den Höhlungbildenden Prozes des Nucellus. Durch besondere Umstände, vielleicht die direkte Folge der eigentümlichen Lebensart, ist bei den *Podostemaceen* der Auswachsungsprozess des Embryosackes (eines Embryosackes vom *Rosaceentypus*) reduziert, der Embryosack hat sich stark

verkürzt und ist noch weiter reduziert. Der höhlungbildende Prozess ist aber geblieben, dieser führte zu der Bildung des Pseudoembryosackes.

Sehen wir wie bei *Sedum* ein ziemlich langer Embryosack zusammengeht mit einem sehr lockeren Nucellusgewebe, so können wir darin einen Wendepunkt sehen, eine Rückkehr von dem wieder zur Landform gewordenen *Podostemaceentypus*. So haben wir uns diese Verwandtschaft vorzustellen als eine durch besondere Ursachen umgebildete *Rosaceen*-gruppe, welche aber nach ihrer Rückkehr in den ursprünglichen Zustand sich wieder dem *Rosaceentypus* nähert.

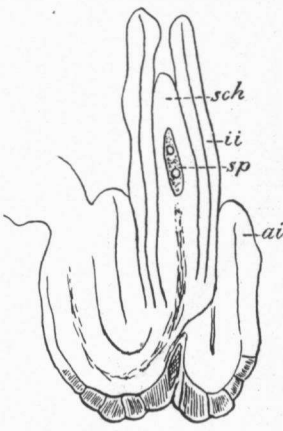


Fig. 10. *Cotyledon gibbiflora*.

Samenknospe; ai Äusseres Integument; ii Inneres Integument; sch Scheitel des Nucellus; sp Embryosackmutterzelle nach der ersten Teilung; 88  $\times$ .

Die umgebildete Gruppe bilden die *Podostemaceen* und den Übergang von den *Podostemaceen* wieder zu den *Rosaceen* bilden die *Crassulaceen*, die neben Formen mit kurzem Embryosack und sehr lockerem Nucellusgewebe (*Bryophyllum*), einigermaßen wie bei den *Podostemaceen*, auch in anderen eine Neigung zur Ausdehnung des Embryosackes zeigen, wie bei *Sedum*.

Wie aus einer Arbeit von Osterwalder<sup>1)</sup> hervorgeht, schliesst sich die Entwicklung der Samenknospe von *Pirus communis* und *Pirus malus* ziemlich genau derjenigen von *Sedum* an.

Dies leitet zu einer Hypothese der zirkulären Verwandtschaft.

Ich bin mir sehr wohl bewusst, dass ich mich hier auf sehr hypothetischem Gebiete bewege, und dass vielleicht eine andere Erklärung der Tatsachen gegeben werden könnte, nur glaube ich dass die vorgelegten Tatsachen meine Hypothese kräftig stützen.

#### ZUSAMMENFASSUNG.

1. Ich untersuchte die Samenknospen- und Embryosackentwicklung der folgenden Pflanzen:  
*Sedum calabricum*, *Cotyledon gibbiflora*, *Sempervivum annuum*, *Crassula cordatu*, *Rochea coccinea*, *Kalanchoe glandulosa*, *Bryophyllum crenatum*, *Bryophyllum calycinum*; speziell mit Bezug auf die Verwandtschaft zu den *Podostemaceen*.
2. Die Entwicklung der Samenknospe der *Crassulaceen* weist, so weit untersucht, eine grosse Einförmigkeit auf und weicht vom allgemeinen Schema wenig ab, abgesehen von dem eigentümlichen, reduzierten Nucellus. Diese Reduktion ist bedingt durch den sehr lockeren Bau der Elemente des Nucellus mit, welchem ein oft frühzeitiges Degenerieren des Gewebes zusammengeht.
3. Aus dieser Untersuchung konnte nicht geschlossen werden auf eine direkte Übereinstimmung zwischen *Crassulaceen* und *Podostemaceen*.

1) Osterwalder. Landwirtschaftliche Jahrb. XXXIX. Bd. 1910. H. 6.

4. Einige Beobachtungen, speziell mit Bezug auf Embryosack und Nucellus gaben mir aber Veranlassung zu einer theoretischen Betrachtung über einen möglichen Zusammenhang zwischen *Rosaceen*, *Podostemaceen* und *Crassulaceen*.

UTRECHT, April 1911.