

UNAM

UNAM



70

TESIS-BCCT

920  
Sv3z



III-17-4-21.

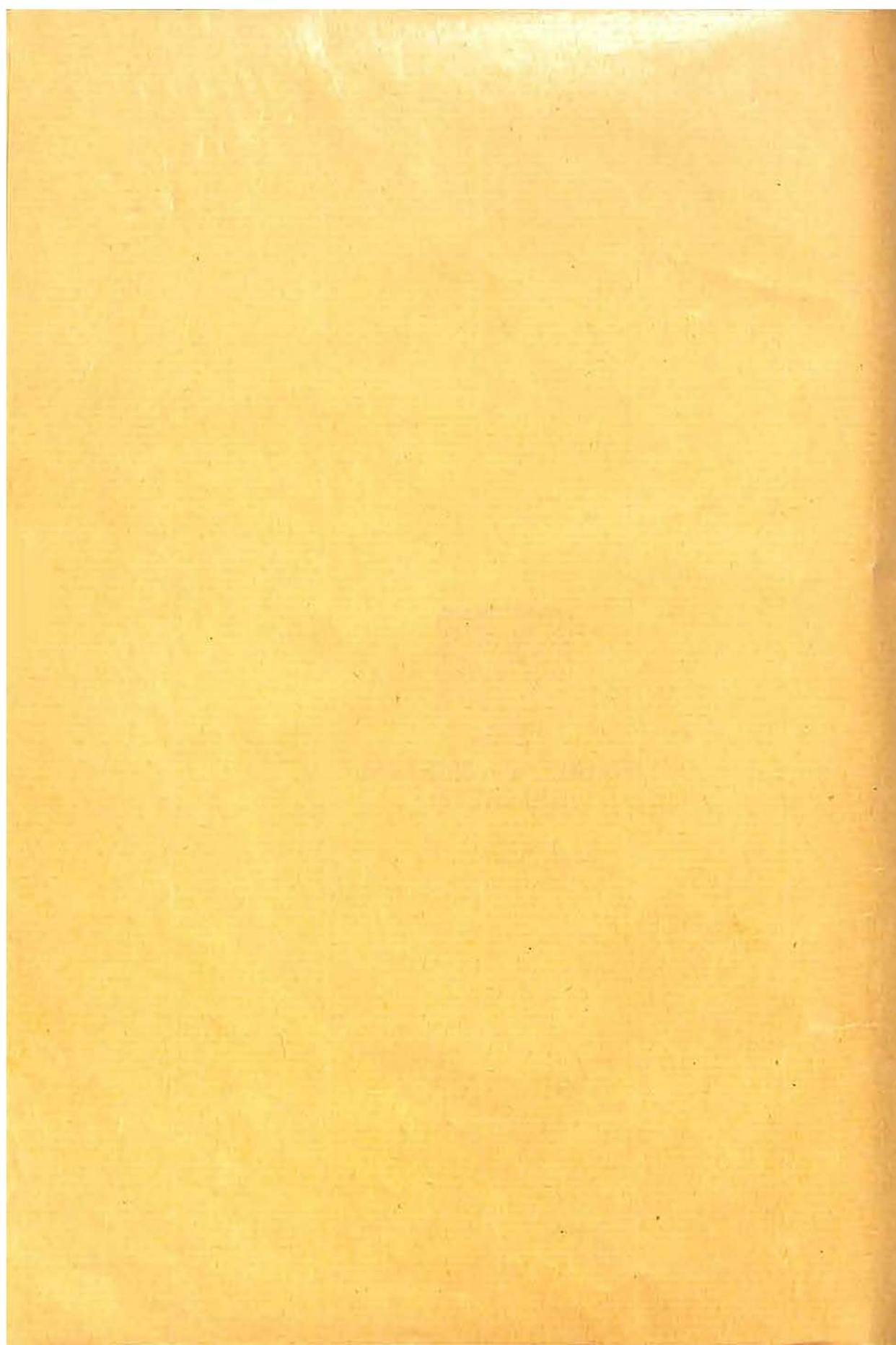
6731.



INSTITUTO DE GEOLOGIA  
BIBLIOTECA

19

70





ZUR EMBRYOLOGIE DER  
HYDROPHYLLACEEN, BORRAGINACEEN  
UND HELIOTROPIACEEN  
MIT BESONDERER RÜCKSICHT  
AUF DIE ENDOSPERMBILDUNG

*INAUGURAL-DISSERTATION*

WELCHE ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE MIT  
ERLAUBNIS DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFT-  
LICHEN SEKTION DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT  
ZU UPPSALA MONTAG DEN 25. MAI 1925 UM 10 UHR  
VORMITTAGS IM BOTANISCHEN HÖRSAAL ÖFFENTLICH  
VERTEIDIGT WIRD

VON

**HARRY G. SVENSSON**

LIC. PHIL. ÖSTROG.



UPPSALA 1925

ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.

CLASSIF. SXH 1925 I-3  
ADQUIS. I-9  
FECHA 31-Enero. 2008.  
PROCED. ....



220  
5232

Sonderabdruck aus: Uppsala Universitets Årsskrift 1925

## Einleitung.

Das grosse, unerreichbare Ziel jedes Pflanzensystematikers, der die Grundgedanken der Entwicklungslehre anerkennt, ist ein System, das die Blutverwandtschaftsverhältnisse der verschiedenen Pflanzenformen widerspiegelt. In wie weiter Ferne dieses Ziel liegt, ersieht man daraus, dass die phylogenetischen Systeme, die auch während der letzten Zeit aufgestellt worden sind, nicht nur in Einzelheiten, sondern auch in fundamentalen Beziehungen voneinander abweichen. Dass eine solche Unsicherheit bezüglich der Verwandtschaftsverhältnisse zwischen verschiedenen Pflanzengruppen herrscht, kann nicht wundernehmen. Während der schwindelnden Zeiträume, während welcher die Entwicklung fortgeschritten sein muss, hat sich die Pflanzenwelt in verschiedenen Richtungen entwickelt, und viele Typen sind ausgestorben. Den Stammbaum der Pflanzen zu rekonstruieren muss deshalb auf unüberwindliche Schwierigkeiten stossen, und darum werden einem jeden phylogenetischen System stets grosse Mängel anhaften. Indessen darf man darum den Versuch nicht aufgeben, ein so weit wie möglich natürliches System zustandezubringen. Durch Benutzung der Resultate auf den verschiedenen Arbeitsfeldern der Botanik darf man hoffen unsere phylogenetischen Systeme dem idealen mehr und mehr anzunähern. Die Forscher innerhalb verschiedener Disziplinen der Botanik zeigen auch oft eine ausgeprägte Tendenz, die von ihnen gewonnenen Ergebnisse für die phylogenetische Systematik auszuwerten. Dies gilt nicht zum wenigsten für die Embryologen während der beiden letzten Jahrzehnte. Es liegt bereits eine grosse Anzahl embryologischer Arbeiten vor, die im Hinblick auf systematische Ziele ausgeführt worden sind. Indes ist erklärlich, dass die embryologischen Charaktere von Systematikern von Fach oft ziemlich unbeachtet gelassen wurden, denn man kann mit Grund behaupten,

dass sich diese Charaktere bisher als recht unzuverlässige Hilfsmittel der Systematik erwiesen haben. In einer Reihe von Fällen dürfte dies darauf beruhen, dass man sich nicht völlig klar gemacht hatte, welchen Wert man einem embryologischen Charakter beimessen muss. Innerhalb engerer Verwandtschaftsgebiete kann ein solcher wertvoll und anwendbar sein. Aber wenn man z. B. meint, dass ein mehrzelliges weibliches Archespor oder ein 16-kerniger Embryosacktyp generell als primitive Eigenschaften aufzufassen sind, begeht man zweifellos eine Übertreibung; das mehrzellige Archespor und die 16-kernigen Embryosacktypen, die beispielsweise bei hochstehenden *Kompositen* vorkommen, lassen sich wohl schwerlich als primitive Eigenschaften deuten, sondern müssen als spät, sekundär entstanden angesehen werden. Andere derartige Beispiele liessen sich anführen. Um zu einer einigermaßen sicheren Auffassung über die systematische Tragweite solcher Charaktere zu gelangen, ist es natürlich unumgänglich nötig, sich auf ein grosses Untersuchungsmaterial zu stützen. Obgleich das publizierte embryologische Material eine imponierende Grösse erreicht hat, wage ich zu behaupten, dass es in den meisten Fällen unzulänglich ist, um eine allgemeine Wertung der Anwendbarkeit embryologischer Charaktere zu gestatten. Damit will ich nicht bestreiten, dass sich solche Charaktere, die von dem Bau des Nuzellus, der Anzahl der Integumente und dgl. hergeleitet sind, als sehr bedeutungsvoll für die Systematik erwiesen haben; sie haben ja auch allgemeine Beachtung gefunden. Während der letzten zehn Jahre haben auch Endospermcharaktere bei der Diskussion systematischer Fragen eine wichtige Rolle gespielt. Durch seine eigenen Untersuchungen über die *Bicornes*-Reihe und durch eine kritische Zusammenstellung von in der Literatur zugänglichen Angaben konnte SAMUELSSON (1913) zeigen, dass die gewöhnlichen Endospermtypen nicht regellos auftreten, sondern an gewisse Verwandtschaftssphären gebunden zu sein scheinen, und er kommt deshalb zu der bestimmten Auffassung, dass der Endospermtyp einen systematischen Faktor bedeutet, den man nicht unterschätzen darf. Ungefähr gleichzeitig war JACOBSSON-STIASNY (1914) selbständig zu einer gleichen Ansicht gelangt. Seitdem hat der Endospermtyp seitens der Embryologen besondere Beachtung gefunden und ist für viele ein systematischer Indikator geworden, dessen Bedeutung keineswegs verkannt wird. Man betrachtete es als eigentümliche Aus-



nahmeverhältnisse, wenn verschiedene Endospermhaupttypen innerhalb ein und derselben Familie vorkamen. Eine solche Familie sind die *Borraginaceae* [in GÜRKE's (1893) Sinne]. Einige Systematiker betrachteten diese Familie als heterogen, und die Variation in der Bildung des Endosperms schien mit dieser Auffassung gut in Einklang zu stehen. Als ich vor fünf Jahren eine embryologische Untersuchung über die *Borraginaceen* begann, hoffte ich, dass dieselbe dazu beitragen würde, diese Unregelmässigkeiten in der Entstehung des Endosperms zu erklären und die hiermit verknüpften Probleme systematischer Art zu lösen. Meine Untersuchungen erstreckten sich bald auch auf die Familie *Hydrophyllaceae*, über deren nahe Verwandtschaft mit den *Borraginaceae* grosse Einigkeit herrscht. Es ergab sich indes, dass die Endospermbildungsverhältnisse innerhalb beider Familien in unerwartet hohem Grade variierten, und es ist daher erklärlich, dass sich mein Hauptinteresse dem Studium dieser und der Fragen, zu denen sie Anlass gaben, zuwandte. Doch habe ich deshalb nicht versäumt, ein so weit wie möglich allseitiges und repräsentatives Bild von der Embryologie der Familien zu geben. Da die Embryologie der *Borraginaceen* und *Hydrophyllaceen* bisher nur sehr unvollständig bekannt ist, hoffe ich, dass meine Beiträge willkommen sein werden.

Das Material der vorliegenden Untersuchung stammt teils von wild wachsenden Arten, die ich in verschiedenen Teilen von Schweden gesammelt habe, teils von im hiesigen botanischen Garten und Gewächshaus kultivierten Arten. Auch in den botanischen Gärten von Lund und Kopenhagen habe ich einige Kollektionen gemacht. Die Untersuchungen wurden ausschliesslich an fixiertem Material ausgeführt. Ich versuchte mehrere Fixierungsflüssigkeiten, aber da CARNOY's Mischung (3 Teile abs. Alkohol und 1 Teil Eisessig) und JUEL's »Zinkfixierung« (2 g Zinkchlorid, 2 cm<sup>3</sup> Eisessig, 100 cm<sup>3</sup> 50% Alkohol) die besten Resultate ergaben und ausserdem ungemein bequem anwendbar sind, habe ich fast ausschliesslich diese benutzt. Auspräparierte Samenanlagen wurden mit Vorteil in JUEL's »Platinafixierung« (25 cm<sup>3</sup> 2% Chromsäurelösung, 2,5 g 10% Platinachloridlösung, 1 cm<sup>3</sup> Eisessig, 75 cm<sup>3</sup> dest. Wasser) fixiert. Damit das Paraffin sicher eindringe, mussten die Objekte oft 4—5 Tage im Thermostaten stehen, ehe die schliessliche Einbettung in Paraffin erfolgte. Die Präparate wurden ausnahmslos mit HEIDENHAIN's Hämatoxylin gefärbt und einer Nach-

färbung mit Lichtgrün in Nelkenöl unterworfen. Wenn es sich um junge Endospermstadien handelte, wurde intensiv mit Lichtgrün nachgefärbt, damit dünne Wandbildungen und Zellplatten scharf hervortreten sollten.

Bezüglich der Aufstellung und Einteilung der Familien bin ich in der Hauptsache GÜRKE's (1893) und BRAND's (1913) Arbeiten gefolgt. Doch muss ich schon hier darauf hinweisen, dass ich von GÜRKE's *Borraginaccac* eine Familie *Heliotropiaccac* abgetrennt habe, welche die drei Unterfamilien *Heliotropioideac*, *Cordioideac* und *Ehretioideac* umfasst. Diese Massnahme, welche gewisse praktische Vorteile bietet, werde ich später zu begründen suchen. Jeder dieser Unterfamilien ist übrigens von anderen systematischen Verfassern der Rang einer autonomen Familie zuerkannt worden. Die *Borraginaccac* erhalten also in dieser Abhandlung eine engere Begrenzung und entsprechen GÜRKE's Unterfamilie *Borraginoideac*.

Bei Beendigung meiner Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht, hier allen denen, die mir bei Ausführung derselben beigestanden haben, meinen wärmsten Dank auszusprechen. In erster Linie gedenke ich da meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Professor Dr. O. JUEL, Präfekten des hiesigen botanischen Laboratoriums, der mein Interesse für das zytologische Forschungsgebiet geweckt und mich in die Mikrotomtechnik eingeführt hat. Für seine wertvollen Ratschläge und seine heilsame Kritik, für das Interesse, mit dem er meine Untersuchung verfolgt hat, und für die zahlreichen Beweise persönlichen Wohlwollens gestatte ich mir ihm meinen ehrerbietigen Dank auszusprechen. Von grosser Bedeutung waren für mich die Vorlesungen des Herrn Privatdozenten Dr. O. DAHLGREN über die Embryologie der Dikotyledonen, weil ich durch sie rascher mit der embryologischen Literatur vertraut wurde. Grossen Dank für mannigfache Hilfe schulde ich meinem lieben Bruder, lic. phil. H. STENAR. Für gütige Unterstützung bei Beschaffung des Untersuchungsmaterials bin ich den Herren Professoren Dr. O. JUEL und Dr. G. SAMUELSSON, den Herren Privatdozenten Dr. E. ASPLUND und Dr. O. DAHLGREN sowie den Herren mag. phil. T. ROCÉN und H. STENAR zu Dank verpflichtet. Bei einem Aufenthalt in Lund stellte mir mein Freund, Herr Professor Dr. H. KYLIN, in bereitwilligster Weise einen Arbeitsplatz im dortigen botanischen Laboratorium zur Verfügung, und bei einem Besuch im Kopenhagener Botanischen Garten kamen

mir Herr Professor Dr. O. JOHANNSEN, Herr Amanuens J. PETERSEN und Herr mag. sc. J. GRØNTVED mit der grössten Liebenswürdigkeit und Hilfsbereitschaft entgegen. Endlich möchte ich bei dieser Gelegenheit meinen verehrten Lehrern und Freunden, den Herren Professoren Dr. R. SERNANDER, Dr. N. SVEDELIUS und Herrn Dr. phil. E. JÄDERHOLM für ihr Wohlwollen und alle Förderung danken, die sie mir durch ihren Unterricht zuteil werden liessen. Für die Übertragung ins Deutsche bin ich Herrn Dr. K. FLEX zu Dank verpflichtet.

### Hydrophyllaceae.

Die relativ kleine Familie *Hydrophyllaceae* — sie umfasst gegen 225 Arten — hat ihre hauptsächlichliche Verbreitung in der Neuen Welt. In Europa finden sich keine einheimischen Arten, aber einige, besonders von den Gattungen *Nemophila* und *Phacelia*, werden ziemlich gewöhnlich als Zierpflanzen gezogen. Das Material dieser Untersuchung wurde in den Botanischen Gärten von Lund, Kopenhagen und Upsala gesammelt und fixiert. A. BRAND (1913), der letzte Monograph der Familie, teilt die *Hydrophyllaceae* in drei Tribus, *Hydrophyllaceae*, *Phaceliceae* und *Hydroleaceae*, von denen die letztgenannte bisweilen als eine eigene Familie betrachtet worden ist. Von *Hydrophyllaceae* standen mir *Hydrophyllum virginianum* L. und einige *Nemophila*-Arten [*N. aurita* LINDL., *N. maculata* BENTH. sowie die beiden Unterarten \**insignis* und \**atomaria* von *N. Menziesii* HOOK et ARN.] zur Verfügung. Von *Phaceliceae* untersuchte ich etwa zehn *Phacelia*-Arten, nämlich *Ph. fimbriata* MICHX. (Sektion *Cosmanthus*), *Ph. viscida* (BENTH.) TORR. und *Ph. grandiflora* (BENTH.) A. GRAY (Sektion *Gymnobythus*), *Ph. Whittlavia* A. GRAY und *Ph. Parryi* TORR. (Sektion *Whittlavia*), *Ph. congesta* HOOK., *Ph. tanacetifolia* BENTH. und *Ph. malvifolia* CHAM. et SCHLECHTD. (Sektion *Euphacelia*), *Ph. divaricata* (BENTH.) A. GRAY und *Ph. linearis* (PURSH) HOLZINGER (Sektion *Eutoca*) sowie *Romanzoffia sitchensis* BONGARD. Das Material der letztgenannten Art habe ich Herrn Professor SAMUELSSON zu verdanken. Die *Hydroleaceae* sind in meiner Untersuchung nur durch einen Repräsentanten, *Hydrolea spinosa* L., vertreten. Mehrere der aufgezählten Arten wurden nur hinsichtlich des Endosperms untersucht.

### Die Staubblätter.

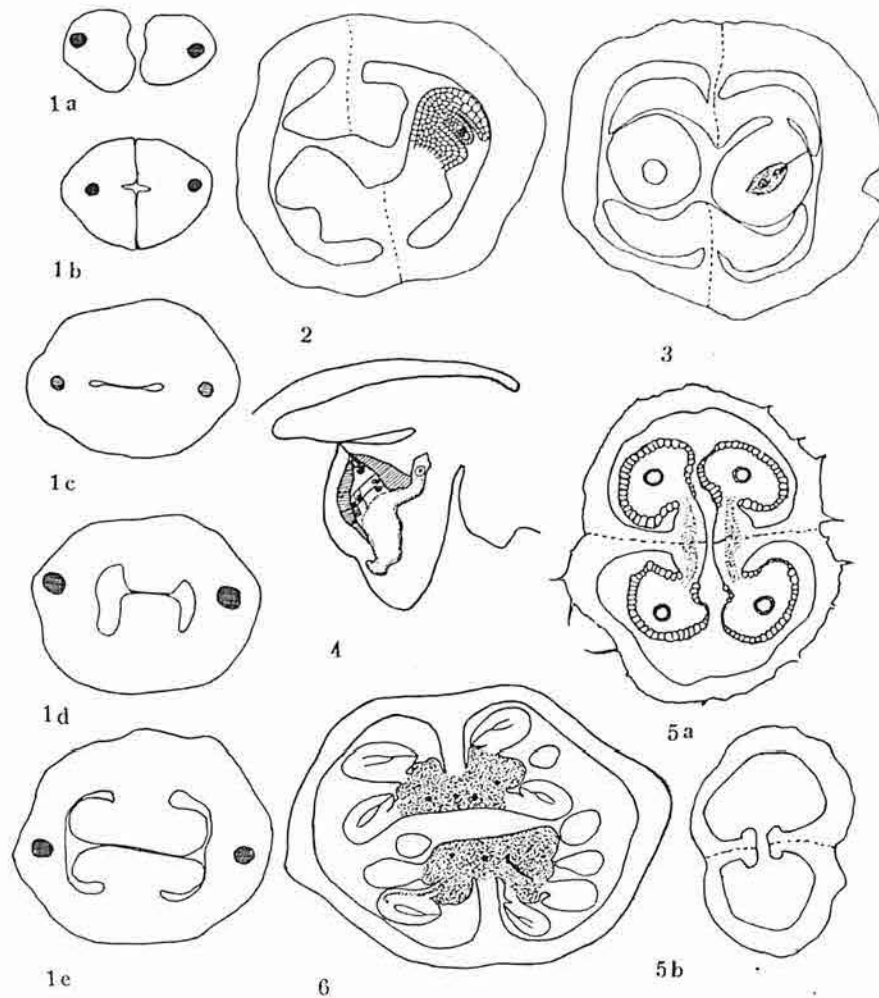
Über die Entwicklung und den Bau der Staubblätter mache ich nur einige kurze Angaben. Die Reduktionsteilung in den P.M.-Zellen<sup>1</sup> und die Sporogenese scheinen völlig normal zu sein; diese Prozesse spielen sich wie gewöhnlich früher in den Antheren als in den Samenanlagen ab. Die Pollentetraden sind gewöhnlich fertig ausgebildet, ehe die Kerne der E.M.-Zellen das Synapsis-stadium durchgemacht haben. Indessen werden die entsprechenden Reduktionsteilungsstadien nicht immer gleichzeitig in verschiedenen Pollensäcken oder Staubblättern ein und derselben Blüte durchlaufen. So fand ich z. B. bei *Nemophila aurita* in einem Pollensack fertige Tetraden, während ein anderer in demselben Staubbeutel homotypische Metaphasenstadien enthielt. Die vier Tetradenkerne sind im allgemeinen tetraederförmig geordnet, in Ausnahmefällen stellen sie sich in eine Ebene ein. Die Pollenbildung ist simultan. Die Tapetenzellen sind einkernig. Wenn die Pollenkörner frei geworden sind, sind die Tapetenzellen der Degeneration anheimgefallen, bilden aber eine lange Zeit wahrnehmbare, von Hämatoxylin stark gefärbte Schicht. Periplasmodien in den Pollensäcken werden also nicht gebildet.

Die Anzahl der Chromosomen bestimmte ich bei zwei Arten, nämlich *Nemophila aurita* und *Hydroleca spinosa*. Die haploide Chromosomenzahl für *Nemophila aurita* ist 12; sie wurde bei einer grösseren Anzahl Zählungen in Diakinesen und homotypischen Kernplatten der P.M.-Zellen erhalten. *Hydroleca spinosa* hat 20 haploide Chromosomen; die Zählungen wurden in Diakinesen sowohl in Pollen- als Embryosackmutterzellen vorgenommen. Im übrigen kennt man die Chromosomenzahl nur bei einem anderen Repräsentanten der Familie, *Hydrophyllum canadense*, bei welchem H. WINKLER 9 haploide Chromosomen fand (die Angabe ist in TISCHLER'S 'Allgemeine Pflanzenkaryologie' 1922 I, 1. B., S. 570 aufgenommen; WINKLER'S Arbeit ist noch nicht veröffentlicht).

<sup>1</sup> Pollenmutterzelle und Embryosackmutterzelle werden P.M.-Zelle bzgl. E.M.-Zelle abgekürzt.

### Bau des Fruchtknotens. Bildung, Anzahl und Orientierung der Samenanlagen.

Die gewöhnlich konischen Fruchtknoten der *Hydrophyllaceen* bestehen aus zwei Fruchtblättern; der Griffel (bisweilen finden sich zwei, wie bei *Andropus* und *Nama*-Arten) ist terminal. Sehr charakteristisch für die Familie ist das Vorkommen von zwei parietalen oder, wie bei *Hydrolea*, axilen Plazenten, die bei verschiedenen Gattungen und Arten eine ungleiche Ausbildung erhalten können. Bei *Phacelia tanacetifolia* untersuchte ich die Entwicklung des Gynäceums und konnte dabei konstatieren, dass die Plazenten marginal sind. Dasselbe geben ROSANOFF (1866, S. 73) und VAN TIEGHEM (1907, S. 337) für einige *Phacelia*- und *Nemophila*-Arten an. Die Plazenten werden von den eingebogenen, teilweise verwachsenen Karpellenrändern gebildet. Die Grenzlinie zwischen den beiden Fruchtblättern teilt also auf einem Querschnitt jede Plazenta in zwei Hälften. Die Verwachsung der Fruchtblätter wird bald vollständig. Fig. 1 a—e zeigt eine Serie Querschnitte durch ein junges Gynäceum von *Phacelia tanacetifolia*. Nur im oberen Teile (1 b) konnten die Suturen zwischen den Fruchtblättern wahrgenommen werden, im unteren Teile des Fruchtknotens sah man keine Spur der Verwachsung (Fig. 1 c—d). Es ist wohl wahrscheinlich, dass die Plazenten auch bei den übrigen *Hydrophyllaceen* marginal sind. Diese Auffassung dürfte die allgemein verbreitete sein. EICHLER's (1875; Diagramm 114) Äusserungen und Diagramm stimmen mit ihr überein, während sich PAYER (1857, S. 551) in diesem Punkte sehr unklar ausdrückt. Ich habe mich hierbei etwas aufgehalten, weil BRAND (1913) bezüglich der Lage und Natur der Plazenten eine teilweise völlig abweichende Meinung hat, derzufolge die Plazenten »meistens in der Mittellinie der Fruchtblätter entweder an der Wand unmittelbar oder an falschen Scheidewänden befestigt sind. Nur die Gattung *Hydrolea* macht eine Ausnahme; hier sitzen die Plazenten an der Scheidewand des zweifächerigen Fruchtknotens» (BRAND 1913, S. 14). Die Plazentation ist mit anderen Worten nach BRAND bei der grossen Mehrzahl der *Hydrophyllaceen* medianlaminal und nur bei den *Hydrolea*-Arten marginal. BRAND gibt nicht die Gründe an, auf die er seine Ansicht stützt. Dieselbe scheint mir, nach allem zu urteilen, nicht richtig zu sein; davon,



**Fig. 1 a-e.** *Phacelia tanacetifolia*. Eine Serie Querschnitte durch sehr junges Gynäceum. Der mediane Gefässtrang der Fruchtblätter gestreckt. Vergr. 50:1. **Fig. 2.** *Nemophila aurita*. Querschnitt durch jungen Fruchtknoten. Vergr. 60:1. **Fig. 3.** *Hydrophyllum virginianum*. Querschnitt durch befruchtungsreifen Fruchtknoten. Vergr. 27:1. **Fig. 4.** *Nemophila insignis*. Schnitt durch Samenanlage und einen Teil der Plazenta. Vergr. 50:1. **Fig. 5 a u. b.** *Phacelia tanacetifolia*. Querschnitt durch den mittleren und oberen Teil des Fruchtknotens. Vergr. 40:1. **Fig. 6.** *Phacelia viscida*. Querschnitt durch befruchtungsreifen Fruchtknoten. Vergr. 27:1. Sämtliche Figuren schematisch.

dass sie wenigstens nicht mit dem Verhalten bei *Phacelia tanacetifolia* übereinstimmt, konnte ich mich überzeugen. Schon a priori erscheint mir BRAND'S Auffassung unwahrscheinlich. Wäre sie richtig, so würde die Stellung der Fruchtblätter nicht median und

die Narben kommissural sein, eine bei den Tubifloren wohl einzigartige Organisation. Das Vorkommen von Samenanlagen auf dem medianen Teil der Fruchtblätter dürfte gleichfalls eine sehr seltene Erscheinung sein, die sogar von CELAKOWSKY (1876) in Abrede gestellt wird. In den Fällen, wo die Samenanlagen auf dem grösseren Teil der Fläche der Fruchtblätter befestigt sind, pflegt wenigstens ein medianer Streifen frei von ihnen zu sein (vgl. STOLT 1921, S. 6).

Die Plazenten bei *Nemophila* (Fig. 2 und 4) und *Hydrophyllum* (Fig. 3) sind sehr gross und fleischig und tapezieren fast die ganze Innenseite des Fruchtknotenraumes (vgl. PAYER Taf. 113, Fig. 28, 29, 32 u. 33). Sie bestehen aus grossen, dünnwandigen Parenchymzellen, die frühzeitig mit Stärkekörnern vollgepfropft werden. Die Plazenten fungieren also als Aufspeicherungsorgane für die Nahrung, die später den Samen zugute kommt. Die Samenanlagen werden am Rande der jungen Plazenten gebildet (Fig. 2), aber dadurch, dass die vor der Ansatzstelle der Samenanlage gelegene Plazentapartie sekundär kräftig in lateraler Richtung auswächst, kommen die Samenanlagen schliesslich auf die Innenseite der Plazenta zu liegen (Fig. 3 u. 4), oft etwas in das Plazentagewebe eingesenkt, da dieses wallförmig um sie aufwächst (Fig. 3 u. 4). Es ist keine ungewöhnliche Erscheinung, dass die Plazenten miteinander verwachsen, und in solchen Fällen werden die Samenanlagen ganz und gar in das fleischige Plazentagewebe eingebettet.

Bei den *Phaceliceen* erreichen die Plazenten keine so mächtige Ausbildung wie bei den ebenerwähnten *Hydrophyllaceen*. Bei den ersteren steht die Grösse der Plazenten in deutlichem Zusammenhang mit der Anzahl der Samenanlagen, die an ihnen befestigt sind. Bei Arten, wo diese Anzahl gross ist, wie bei *Phacelia viscida* (Fig. 6; PAYER Taf. 113, Fig. 25) und *grandiflora* und anderen sind die Plazenten relativ gross, während sie z. B. bei den viersamigen Repräsentanten der Sektionen *Cosmanthus* und *Euphacelia* von der Gattung *Phacelia* bedeutend schwächer ausgebildet sind (Fig. 5). Die Plazenten der *Phaceliceen* haben eine festere Konsistenz und tragen nur auf den Aussenseiten Samenanlagen.

Zu einer Verwachsung der Plazenten kommt es auch in dieser Gruppe oft, wodurch der Fruchtknoten zweifächerig wird. Diese Zweifächerung entsteht also auf prinzipiell gleiche Weise wie bei *Hydroleca*. Bei z. B. *Phacelia grandiflora* ist die Verwachsung der

Plazenten partiell, sie verwachsen im oberen Teil des Gynäceums, bleiben aber im basalen Teil desselben frei.

*Hydrolea spinosa* zeichnet sich gleich den übrigen *Hydrolea*-Arten durch ihre grossen, oft verzweigten, scheidewandständigen Plazenten aus (Fig. 7 u. 8, BRAND 1913, Fig. 37 F, 38 D). Ich habe bereits angedeutet, dass die Anzahl der Samenanlagen bei verschiedenen Gattungen und Arten beträchtlich wechselt. Als Regel gilt, dass die *Hydrophyllaceen* eine geringe Anzahl (4—16) Samenanlagen besitzen. Bei den *Phaceliceen* kann die Anzahl zwischen vier und mehreren hundert schwanken, während sämtliche *Hydroleaceen* durch sehr zahlreiche Samenanlagen charakterisiert sind. In Fig. 8 von *Hydrolea spinosa* wurden auf einem Querschnitt nicht weniger als 34 Samenanlagen getroffen. Bei *Hydrolea Cervantesii* zählte BRAND (1913, S. 20) gegen 800 Samenanlagen in einem Fruchtknoten.

Die ausgebildeten Samenanlagen sind anatrop oder hemianatrop und gewöhnlich eiförmig, bei *Hydrophyllum virginianum* (Fig. 3) fast kugelförmig. Die *Phaceliceen* und *Hydroleaceen* haben ausnahmslos anatrophe Samenanlagen (Fig. 13, 15 u. 18), während die *Hydrophyllaceen* sowohl hemianatrophe (*Nemophila aurita* Fig. 11) als anatrophe Typen (*Nemophila insignis* und *atomaria*, *Hydrophyllum*) sowie Übergänge zwischen beiden aufweisen (vgl. Fig. 3, 4 u. 57 b). Die Orientierung der Samenanlagen wechselt auch stark innerhalb der Familie. Bei *Hydrophyllum virginianum* und den *Nemophila*-Arten können sie als pleurotrop bezeichnet werden, d. h. ihre Symmetrieebene ist rechtwinklig zur Längsachse des Fruchtknotens; auf dem Querschnitt durch das Gynäceum erhält man also wenigstens einigermaßen mediane Schnitte durch die Samenanlagen. Die Mikropyle bei den beiden letztgenannten Gattungen ist immer nach aussen gerichtet (Fig. 2—4), und das Exostom ist wenigstens vor der Befruchtung an die Plazenta gedrückt (Fig. 3, 4 u. 12). *Phacelia fimbriata*, *congesta*, *tanacetifolia* (Fig. 13) und *malvifolia* haben vier hängende, epitrophe Samenanlagen mit aufwärtsgerichteter Mikropyle. Bei *Romanzoffia sitchensis*, *Phacelia linearis* und *divaricata* sind sie relativ zahlreich und in regelmässigen Längsreihen geordnet. Sie können auch bei diesen Arten als hängend und epitrop bezeichnet werden, aber ihre Längsrichtung bildet einen mehr oder minder spitzen Winkel zur Hauptachse des Gynäceums, und dadurch wird die Mikropyle schräg nach oben und innen gerichtet.



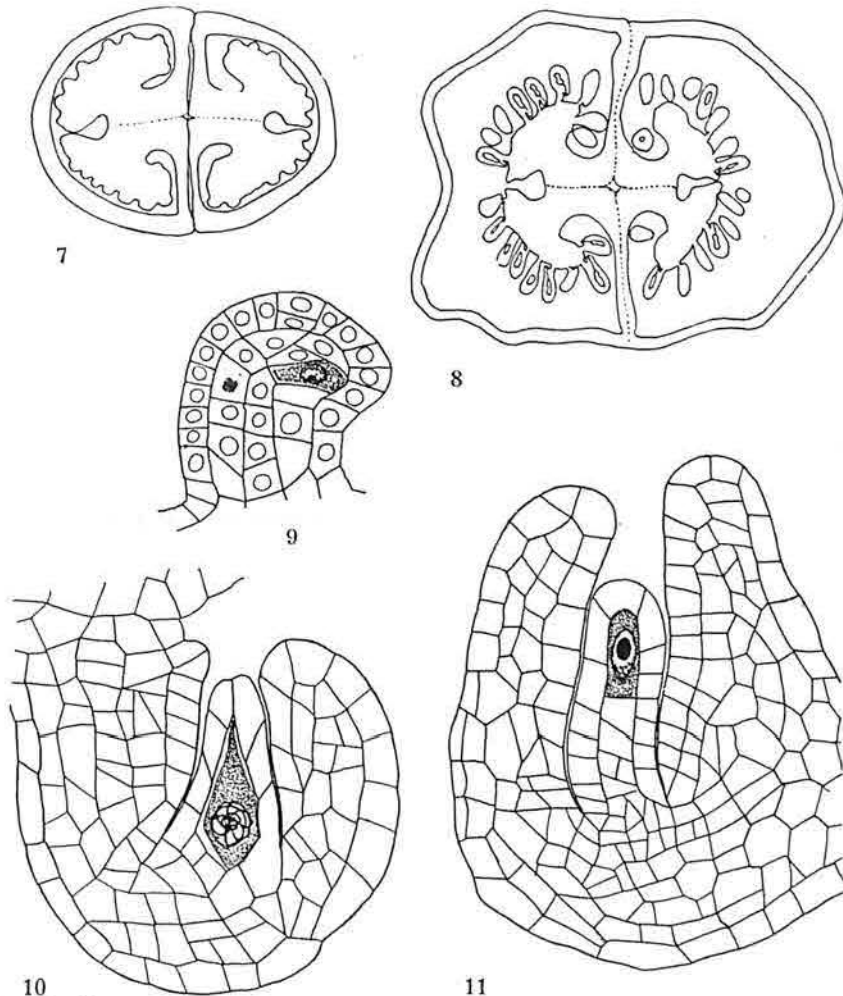


Fig. 7—10. *Hydroclea spinosa*. Fig. 7. Querschnitt durch sehr junges Gynäceum. Vergr. 50:1. Fig. 8. Querschnitt durch befruchtungsreifen Fruchtknoten. Vergr. 27:1. Fig. 9. Sehr junge Samenanlage mit Archesporzelle. Anlegung des Integuments. Vergr. 460:1. Fig. 10. Junge Samenanlage mit Integument und E.M.-Zelle mit Kern in Prophase. Vergr. 460:1. Fig. 11. *Nemophila aurita*. Junge Samenanlage. Vergr. 320:1.

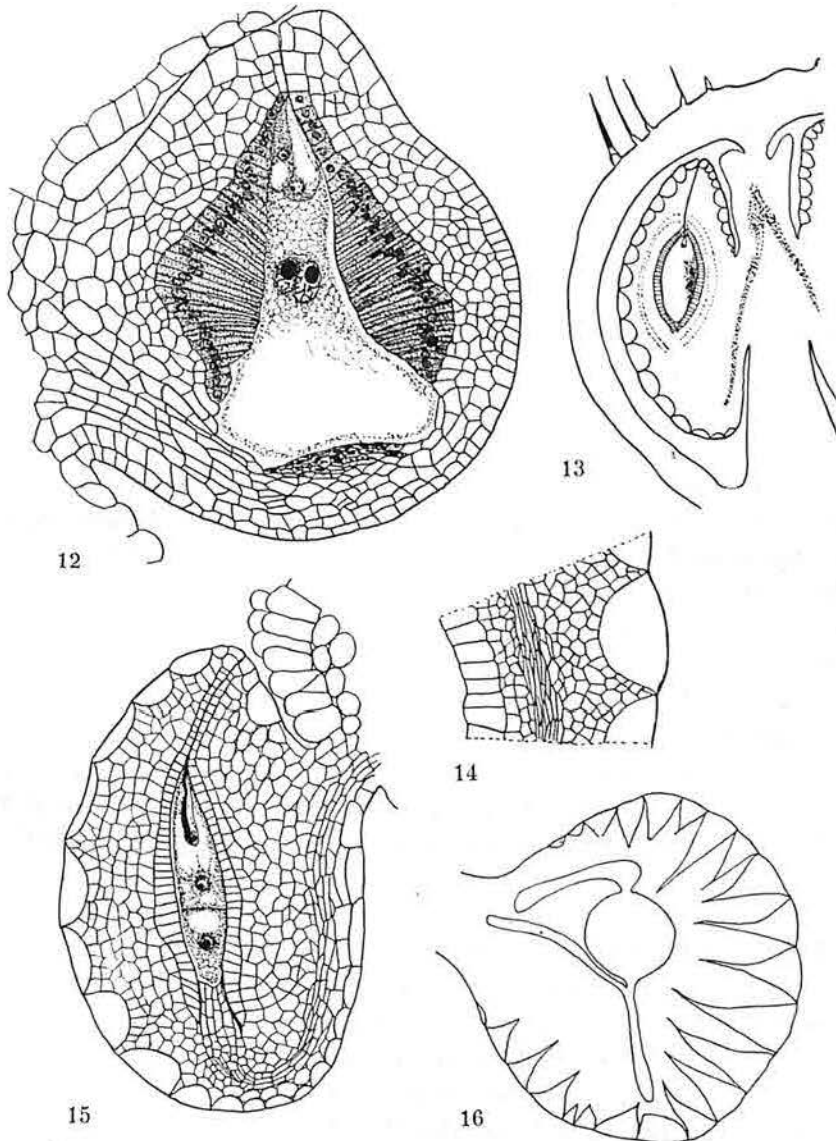
Die zahlreichen Samenanlagen bei *Hydroclea spinosa*, *Phacelia viscida* und *Parryi* sind auf der grösseren und zentralen Partie der Plazenta pleurotrop, auf dem oberen Teil derselben werden sie epitrop und auf ihrem unteren epitrop oder bisweilen apotrop. Wir finden also bei diesen Arten eine Tendenz zu Heterotropie. (Über diesen Term, der von J. G. AGARDH, 1858, eingeführt ist, siehe

SAMUELSSON 1913, S. 105). Der Funiculus der Samenanlagen ist in der Regel sehr kurz und bei *Nemophila atomaria* (Fig. 12), *Phacelia congesta* und *tanacetifolia* (Fig. 13) bemerkenswert dick.

### Der Bau der Samenanlagen und ihre Entwicklung vor der Befruchtung.

Einer vollständigeren Untersuchung der Entwicklung der Samenanlage vor der Befruchtung habe ich nur *Nemophila aurita*, *Phacelia tanacetifolia* und *Hydrolea spinosa* unterzogen. Wenn ich nichts anderes bemerke, bezieht sich die folgende Beschreibung auf diese drei. Die Darstellung wird durch die zerstreuten Beobachtungen ergänzt, die ich bei anderen Arten gemacht habe. Die Literatur über die Entwicklung der Samenanlagen bei den *Hydrophyllaceen* ist sehr dürftig. Es finden sich nur einige kurze Mitteilungen über *Nemophila insignis* (HOFMEISTER 1858 u. 1859), *Nemophila nemorosa* (JÖNSSON, 1880 S. 17—19), *Phacelia congesta* und *tanacetifolia* (BILLINGS 1901).

*Nuzellus, Archespor und Integument.* Die Samenanlagen treten zuerst als Ausbuchtungen der Plazenta hervor (Fig. 7). Sie wachsen schnell und erfahren bald eine Umbiegung. Nun kann man auch in der Spitze dieser Höcker die subepidermale Archesporzelle wahrnehmen (Fig. 9); in keinem Falle fand ich mehr als eine. Ungefähr zur gleichen Zeit, zu der sich die Archesporzelle von den umgebenden Zellen differenziert, wird das Integument durch perikline Teilungen der Epidermiszellen angelegt, welche in einem Abstand von der Spitze der Samenanlage liegen (Fig. 9). Diese Spitzenpartie verlängert sich ansehnlich und bildet den Nuzellus. Auch die Archesporzelle und ihr Kern nehmen rasch an Wachstum zu und erstere wird, ohne eine Deckzelle abzugeben, zur Embryosackmutterzelle. Die Epidermis der Nuzellusspitze erfährt ebenfalls keine periklinen Teilungen. Die Samenanlagen sind also typisch tenuinuzellat, was für die Familie wie für die Sympetalen überhaupt charakteristisch sein dürfte. Dass *Nemophila nemorosa* (= *phacelioides*) tenuinuzellat ist, geht aus JÖNSSON's Abbildungen (Taf. II, Fig. 1—4) hervor. Die Nuzellusbasis wird bei mehreren Arten, *Nemophila aurita* (Fig. 11 u. 18), *maculata*, *nemorosa* (JÖNSSON 1880, Taf. II, Fig. 5), *Phacelia tanacetifolia* (Fig. 24, 25 u. 29),



**Fig. 12.** *Nemophila atomaria*. Samenanlage mit Embryosack. Die Polkerne nicht verschmolzen. Die Mantelschicht. Vergr. 175:1. **Fig. 13–14.** *Phacelia tanacetifolia*. Fig. 13. Schematischer Längsschnitt durch den Fruchtknoten (nur die eine Hälfte gezeichnet) mit befruchteter Samenanlage. Vergr. 40:1. Fig. 14. Detailbild, die verschiedenen Schichten des Integuments zeigend. Vergr. 175:1 **Fig. 15.** *Phacelia viscida*. Samenanlage mit zweizelligem Endosperm. Vergr. 85:1. **Fig. 16.** *Nemophila aurita*. Schematischer Schnitt durch Samenanlage, die Epidermiszellen des Integuments zeigend. Übersichtsbild zu Figur 59. Vergr. 40:1.

*congesta* (Fig. 27; 37—40), *viscida* (Fig. 15) und *Romanzoffia sitchensis* (Fig. 43) ungemein kräftig entwickelt. Ihre Zellen werden langgestreckt und persistieren sehr lange. Sie haben wahrscheinlich eine nahrungsleitende Aufgabe. Bei *Hydrolea* findet man keine solche Ausbildung der Nuzellusbasis, bei dieser Art reichen die E.M.-Zelle und der Embryosack eher ein Stück in das Chalazagewebe hinab (Fig. 10 u. 21). Wie gewöhnlich in tenuinuzellaten Samenanlagen werden die Epidermiszellen der Nuzellusspitze schnell von dem wachsenden Embryosack verdrängt und degenerieren. *Phacelia tanacetifolia* bildet in dieser Beziehung eine Ausnahme (Fig. 23—25); auf Fig. 25 sieht man, dass die Nuzellusepidermis eine vollkommen frische Hülle um den fast reifen Embryosack bildet. Für *Nemophila nemorosa* teilt JÖNSSON mit, dass der Embryosack zur Zeit seines Vierkernstadiums die Nuzellusspitze nicht zerstört hatte. Wie *Phacelia tanacetifolia* verhalten sich in diesem Punkte die tenuinuzellaten *Fedia cornucopiae* (ASPLUND 1920), *Rafflesia Patma* (ERNST und SCHMID 1909) und *Adoxa Moschatellina* (LAGERBERG 1909), ja, bei der letztgenannten Art persistiert die Nuzellusspitze lange nach der Befruchtung.

In dem Vorkommen eines einzigen Integumentes stimmen die *Hydrophyllaceen* mit den meisten Sympetalen überein. Das Integument wächst bei *Nemophila* und *Phacelia* sehr schnell; die Mikropyle ist gewöhnlich geschlossen, ehe der Kern der E.M.-Zelle das Synapsisstadium durchgemacht hat. Bei *Hydrolea spinosa* verläuft die Integumententwicklung etwas langsamer (vgl. Fig. 9 u. 10). Als Regel gilt, dass die Mikropyle ihre definitive Ausbildung erreicht hat, wenn die Embryosacktetrad fertig ist.

Nach HOFMEISTER (1858) ist das Integument bei *Nemophila insignis* verhältnismässig dünn. Allerdings kann seine Dicke bei verschiedenen Arten etwas wechseln, aber im grossen und ganzen zeigt es eine für unitegmische Samenanlagen ziemlich normale Ausbildung. Ein gutes Bild von der Mächtigkeit des Integumentes bei den *Nemophila*-Arten gibt Fig. 12 von *Nemophila atomaria*; für die *Phaceliceen* kann Fig. 15 von *Phacelia viscida* repräsentativ sein (siehe auch Fig. 3, 4, 13 u. 14).

Kennzeichnend für sämtliche untersuchte *Hydrophyllaceen* ist, dass die innerste Zellschicht des Integumentes als ein Tapetum oder eine Mantelschicht ausgebildet ist. (Über die letztgenannte Bezeichnung siehe ASPLUND 1920, S. 42; andere Namen, mit denen

diese Schicht belegt worden ist, zählen DAHLGREN 1916 S. 15 und ASPLUND 1920, S. 41 auf). Die Zellen dieser Mantelschicht weichen schon, ehe die Tetradenteilung in der E.M.-Zelle ausgeführt ist, von den übrigen Integumentzellen ab; sie werden plasmareicher sowie mehr oder weniger in radialer Richtung verlängert. Wenn später die Nuzellusepidermis absorbiert worden ist, grenzt also der Embryosack an die Mantelschicht, deren Zellen stark verdickte und von Lichtgrün intensiv gefärbte Innenwände erhalten (Fig. 24), ein Umstand, der auf keinen lebhafteren Nahrungsaustausch zwischen der Mantelschicht und dem Embryosack deutet. Eine besonders prägnante Ausformung erhält die Mantelschicht bei *Nemophila nemorosa* (JÖNSSON 1880), *N. insignis*, *atomaria* (Fig. 12) und *maculata*. Die Mantelschichtzellen sind am längsten um den Mittelteil des Embryosackes und nehmen von da gegen seine Pole an Länge ab. Über die Mantelschicht bei *Nemophila nemorosa* schreibt JÖNSSON (p. 18): »Ein besonderes Interesse bietet der Bau der Mantelschicht. Die innersten Zellen des Integumentes erhalten eine enorme Entwicklung in radialer Richtung, so dass sie am nächsten einem Palisadenlager gleichen, dessen Teile in ihrer Vereinigung eine feste Hülle um den zum grösseren Teil freigelegten Embryosack herstellen (Fig. 4, 5). Es ist dies ein Extrem nach dieser Richtung, wie ich es anderswo nicht gefunden habe.«<sup>1</sup> Bei den *Phacelicen* und *Hydrolycen* ist die Mantelschicht nicht so scharf markiert, umhüllt aber statt dessen den ganzen Embryosack (siehe z. B. Fig. 15, 24, 26, 32 u. 37—43), während sie bei den *Nemophila*-Arten (*aurita*, *maculata*, *Menziesii*) nur die mittleren und oberen Teile des Sackes bekleidet (Fig. 12). In abnormen Fällen kann die Mantelschicht bei *Phacelia divaricata* hypertrophieren und den Embryosack ganz und gar verdrängen. Ein solches Verhalten fand DAHLGREN (1916 Fig. 6) bei *Samolus Valerandi*.

Über die physiologische Bedeutung der Mantelschicht ist viel geschrieben und vermutet worden. Ich kann diese Diskussion nicht durch neue Gesichtspunkte bereichern und begnüge mich in diesem Zusammenhang damit, hinzuzufügen, dass ich betreffs der *Hydrophyllaceen* geneigt bin, die Mantelschicht als eine meristematische Schicht zu betrachten, durch deren Wirksamkeit das schnelle Wachstum des Embryosackes erleichtert wird. Diesbezügliche Fragen finden sich ausführlich in SCHMID's (1906), PALM's (1915),

<sup>1</sup> Die zitierten Zeilen sind ins Deutsche übersetzt.

DAHLGREN's (1916) und SCHINARF's (1917 a) Abhandlungen, auf die ich hier verweise, erörtert.

Auch die äussere Epidermis des Integuments verdient eine Erwähnung, weil sie bei einigen *Hydrophyllaceen* eine ungewöhnliche Ausbildung erfährt. Bei *Hydrophyllum virginianum* sowie den *Phacelien* fallen diese Epidermiszellen früh durch ihre Grösse und Form auf (Fig. 13—15); die Innenwände biegen sich tief in das innere Integumentgewebe hinein, aber die Aussenwände zeigen nur unbedeutende, oft schön gestreifte Wandverdickungen. Auch die Epidermiszellen enthalten wie die übrigen Integumentzellen mit Ausnahme der des Tapetums aufgespeicherte Nahrung in Form von Stärkekörnern, die indessen nach der Befruchtung, bisweilen früher, verschwinden; diese Nahrung wird wohl von dem schnell wachsenden Endosperm in Anspruch genommen. Die schematische Figur 16 will die Ausbildung der Integumentepidermis bei *Nemophila aurita* veranschaulichen, das Gleiche geschieht durch das Teilbild Fig. 60. Wir sehen, dass die Epidermiszellen riesengross, nach innen zugespitzt und durch ein kleinzelliges Integumentgewebe getrennt sind, welches allmählich von dem Endosperm verzehrt wird. Auf der Fläche der Samen sieht man bei *Nemophila aurita* kegelförmige Vertiefungen; es liess sich leicht konstatieren, dass sich diese dadurch bilden, dass die Aussenwände der Epidermiszellen zerstört werden und dass sie also ganz einfach dem Lumen der Epidermiszellen entsprechen. Nach BRAND (1913) kommen kleine Gruben auf der Samenfläche bei *Nemophila microcalyx* und *phacelioides* vor; wahrscheinlich haben sie eine gleiche Entstehung wie bei *Nemophila aurita*.

Bei *Phacelia tanacetifolia* ist die Gewebedifferenzierung im Integument noch einen Schritt weiter gegangen. In seinem Inneren finden wir nämlich eine aus langen, schmalen Zellen bestehende Schicht (Fig. 14, punktiert in Fig. 13), welche wahrscheinlich die Leitung der im Integument reichlich vorhandenen Nahrung nach der Chalazaregion der Samenanlagen besorgt oder erleichtert. Ich bin nämlich der Ansicht, dass der Embryosack die Hauptmenge seiner Nahrung durch seinen basalen, an die Chalaza grenzenden Teil aufnimmt. Dafür spricht, scheint mir, auch der Umstand, dass die verlängerten Chalaza- und basalen Nuzelluszellen ein deutliches Leitgewebe von dem Endpunkt des unverzweigten Gefäss-

bündels nach der Basis des Embryosackes bilden (vgl. BILLINGS 1901, S. 286).

*Die Tetradenteilung in den Samenanlagen.* Bei *Nemophila nemorosa* fand JÖNSSON (1880, Taf. II, Fig. 1—4), dass die E.M.-Zelle durch zwei sukzessive Teilungen in vier Tetradenzellen aufgeteilt wird. Eine solche normale Tetradenteilung beobachtete ich bei allen in dieser Beziehung untersuchten Arten, nämlich *Nemo-*

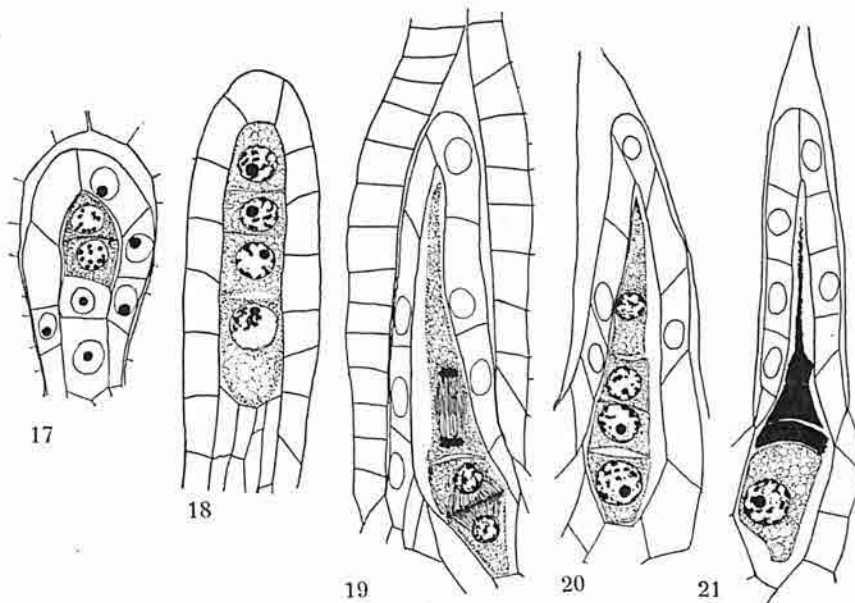


Fig. 17—18. *Nemophila aurita*. Fig. 17. Nuzellus mit Dyade. Vergr. 530:1. Fig. 18. Makrosporentetrade. Vergr. 530:1. Fig. 19—21. *Hydrolea spinosa*. Fig. 19. Die Dyadenzellen in Teilung. Vergr. 890:1. Fig. 20. Makrosporentetrade. Vergr. 890:1. Fig. 21. Einkerniger Embryosack. Obere Tetradenzellen degeneriert. Vergr. 720:1.

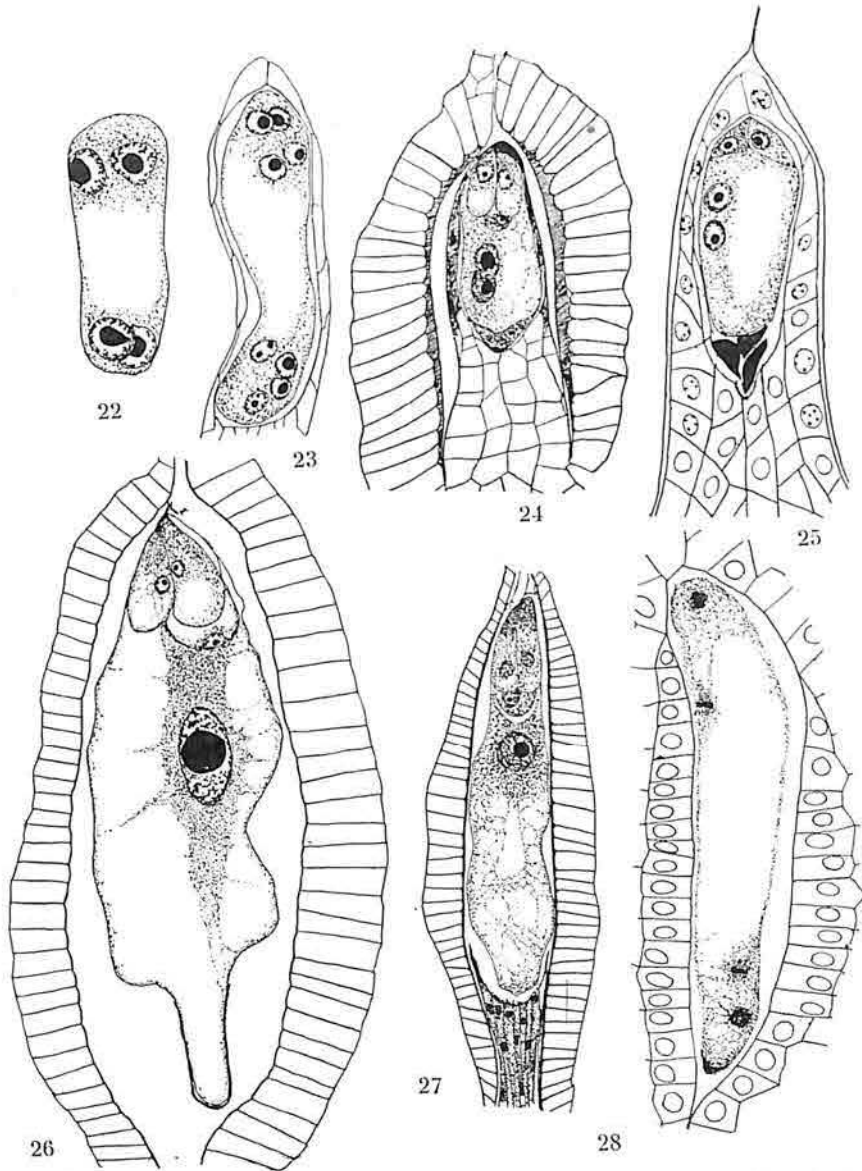
*phila aurita*, *Phacelia tanacetifolia* und *viscida* sowie *Hydrolea spinosa*. Da der Reduktions- und Tetradenteilungsprozess nichts Bemerkenswertes zeigt, kann ich mich in diesem Punkte kurz fassen und begnüge mich mit der Abbildung einiger Tetradenstadien von *Nemophila aurita* (Fig. 17, 18) und *Hydrolea spinosa* (Fig. 19—21). Bei der letztgenannten Art ist die terminale Tetradenzelle stets bedeutend länger als die übrigen (Fig. 20), was damit zusammenhängt, dass die E.M.-Zelle in eine lange, schmale Spitze ausgezogen ist (Fig. 10). Die Teilungen der Dyadenzellen sind synchron oder in der oberen etwas verspätet. Die chalazale Tetraden-

zelle entwickelt sich weiter und konstituiert den Embryosack, während die drei oberen schnell degenerieren (Fig. 21) und von dem Embryosack verdrängt werden. Dasselbe Schicksal trifft auch die Epidermis der Nuzellusspitze.

### Die weitere Entwicklung des Embryosackes bis zur Befruchtungsreife.

Für *Nemophila nemorosa* hat schon JÖNSSON konstatiert, dass der Embryosack auf gewöhnliche Weise achtkernig wird. Bei den von mir untersuchten Arten fand ich gleichfalls eine solche normale Entwicklung. Bei allen bisher untersuchten *Hydrophyllaceen* verläuft also die Ausbildung des Embryosackes nach dem Normaltyp. Der einkernige Embryosack nimmt bedeutend an Wachstum zu, ehe die erste Kernteilung in ihm erfolgt. Im Zweikernstadium bildet sich wie gewöhnlich eine zentrale Vakuole, und das Plasma ist während der folgenden Entwicklung hauptsächlich in den Polen des Sackes gesammelt (Fig. 22 u. 23), wo man nach abgeschlossener Kernteilung vier Kerne findet (Fig. 23). Die dritte Teilung im Embryosack habe ich nur einmal, nämlich bei *Hydrolyca spinosa*, beobachtet (Fig. 28). In der zugespitzten Embryosackbasis von *Phacelia viscida* entsteht bisweilen temporär eine Vakuole. Das Stadium mit acht freien Kernen ist von kurzer Dauer; in den beiden Polen des Embryosackes tritt Zellbildung ein und endet wie gewöhnlich mit der Bildung eines dreizelligen Ei- bzgl. Antipodenapparates (Fig. 24). HOFMEISTER'S (1858) Angaben für *Nemophila insignis*, dass nur zwei Keimbläschen vorkommen und dass Gegenfüßlerzellen bisweilen fehlen, sind nicht korrekt. JÖNSSON und BILLINGS beobachteten sowohl typische Eiapparate, bestehend aus zwei Synergiden und einer Eizelle, als Antipodenzellen; dasselbe konstatierte auch ich bei der von HOFMEISTER untersuchten Art. Unmittelbar nach der Anlegung sind die Zellen des Eiapparates morphologisch gleichwertig (Fig. 25) und ganz von einem dichten Plasma gefüllt. In den reifen Säcken sind die Synergiden birnenförmig, das dichteste Plasma ist in ihren zugespitzten Teilen angehäuft; hier liegen auch die Kerne, die gewöhnlich etwas grösser als die Eikerne bei den *Nemophila*-Arten werden und bei diesen schon vor der Befruchtung karyorhektische Degenerationszeichen aufweisen können. Im basalen Teil der Synergiden bildet sich





**Fig. 22.** *Nemophila aurita*. Vierkerniger Embryosack. Vergr. 530: 1. **Fig. 23–26.** *Phacelia tanacetifolia*. **Fig. 23.** Achkerniger Embryosack. Vergr. 720: 1. **Fig. 24.** Mantelschicht, Nuzellus. Embryosack mit frischen Antipoden. Polkerne nicht verschmolzen. Vergr. 360: 1. **Fig. 25.** Nuzellus. Polkerne frei im Embryosack. Antipoden degeneriert. Vergr. 530: 1. **Fig. 26.** Befruchtungsreifer Embryosack. Mantelschicht. Vergr. 350: 1. **Fig. 27.** *Phacelia congesta*. Mantelschicht, Nuzellusbasis, befruchtungsreifer Embryosack. Vergr. 225: 1. **Fig. 28.** *Hydrolea spinosa*. Mantelschicht. Die dritte Teilung im Embryosack. Vergr. 720: 1.

eine einzige grosse oder mehrere kleinere Vakuolen (Fig. 12, 26 u. 27). Wirkliche Filiformapparate kommen nicht in den Synergiden vor, aber ihre Spitzen werden oft zur Zeit der Befruchtung homogen und leicht von Lichtgrün gefärbt. Die Eizelle ist im allgemeinen etwas grösser als die Synergiden und streckt sich tiefer in den Sack hinein als diese (Fig. 12, 26, 27). Der obere und grössere Teil der Eizelle wird von einer Vakuole ausgefüllt, in dem unteren erweiterten liegt der Eikern in eine grössere oder kleinere Menge Plasma eingebettet. In einem Sack von *Nemophila atomaria* waren zwei Zellen im Eiapparat durch die Lage der Vakuolen und des Kernes als Eizellen ausgebildet. Die beiden gleichgrossen Polkerne (Fig. 24, 25) wandern im Wandplasma aufeinander zu und verschmelzen, ehe der Embryosack seine definitive Grösse und Form erhalten hat, zu einem Zentralkern, der schliesslich eine ansehnliche Grösse erreicht und immer in dem unter dem Eiapparat angehäuften, dichten Plasma angetroffen wird (Fig. 26 u. 27). Wenn das Plasma gleichförmiger in der ganzen Embryosackhöhlung verteilt ist, wie bei *Hydrophyllum virginianum* (Fig. 3), nimmt er eine zentrale Lage ein. Für *Nemophila nemorosa* gibt JÖNSSON an, dass der Zentralkern in den sackartig ausgebuchteten Basalteil des Embryosackes hinabwandert; ich bin zu der Annahme geneigt, dass die Lage des Zentralkernes sich in diesem Fall bei der Präparation verschoben hat. Die drei nicht besonders grossen einkernigen Antipodenzellen (Fig. 24, 25) sind sehr ephemäre Bildungen; es ist daher leicht erklärlich, dass sie HOFMEISTER'S Aufmerksamkeit entgangen sind. Die Antipoden können degeneriert oder sogar verschwunden sein, ehe die Polkerne verschmolzen sind (Fig. 25 u. 12). In den befruchtungsreifen Embryosäcken sieht man keine Spur von Antipoden.

Während der Zeit, die zwischen der Zellbildung im Embryosack und der Befruchtung verfliesst, wächst der erstere weiter, vor allem in die Länge. Bei *Hydrophyllum*, den *Phaceliceen* und *Hydrolecn* nimmt der fertige Sack eine sehr langgestreckte, an beiden Enden zugespitzte oder abgerundete Form an. Bei den *Nemophila*-Arten wächst der chalazale Teil des Embryosackes schon vor der Befruchtung so kräftig, dass man berechtigt ist, von einem Embryosackhaustorium (= Makrosporenhauptorium; vgl. JACOBSSON-STIASNY 1914, S. 11—12) zu sprechen. Bei *Nemophila aurita* ist dieses Haustorium schlauchförmig und dringt tief in das Chalaza-

gewebe ein. Wie wir unten sehen werden, wird es durch die erste Wand im Endosperm abgetrennt und wird zu der basalen Haustoriumzelle. Ein anderes Aussehen erhält das Embryosackhaustorium bei *Nemophila atomaria* und *maculata*. Wenn die Nuzellusbasis und ein Teil des Chalazagewebes absorbiert worden ist, erweitert sich der basale Teil des Embryosackes nach den Seiten, was zur Folge hat, dass er auf dem Längsschnitt eine mehr oder minder trianguläre Form bekommt (Fig. 12). Dies fand JÖNSSON auch bei *Nemophila nemorosa* (vgl. seine Taf. II, Fig. 7). *Nemophila insignis* hat eine weniger auffallend entwickelte Embryosackbasis (vgl. jedoch HOFMEISTER 1859, S. 634).

Die reifen Embryosäcke zeichnen sich durch Reichtum an Stärkekörnern aus. *Hydrolea* bildet jedoch in dieser Beziehung eine Ausnahme.

Bei einigen *Nemophila*-Arten (*N. insignis*, *atomaria*, *maculata*) beobachtete ich Fälle einer frühzeitigen Embryosackobliteration. Es kommt nicht selten vor, dass mehrere Samenanlagen in einem Gynäceum keine reifen Embryosäcke hervorbringen. Die E.M.-Zelle dürfte eine gewöhnliche Tetradenteilung durchmachen, aber damit hört die Entwicklung auf, und die ganze Tetrade atrophiert. Im übrigen wachsen diese Samenanlagen ebenso schnell und erreichen die gleiche Grösse wie normale vor der Befruchtung. In ein und demselben Fruchtknoten kann man neben normalen Samenanlagen mit fertigen Embryosäcken auch einige abnorme mit persistierendem Nuzellus finden, in welchem nur ein stark färbbarer, nekrotisierter Streifen der Tetrade oder des Embryosackes wahrnehmbar ist.

Eine gleichartige Embryosackobliteration trifft man oft bei Bastarden und Pflanzen, die sehr lange kultiviert worden sind. Bei *Daphne odora* fand OSAWA (1913), dass der Embryosack, der bei dieser Art gleichfalls nach einer normalen Tetradenteilung gebildet wird, in verschiedenen Entwicklungsstadien obliterieren kann. OSAWA widmet in seiner Arbeit diesen Degenerationserscheinungen in den Samenanlagen eine interessante Erörterung. Ich verweise daher nur auf diese Arbeit, in der man auch die übrige Literatur über diese Frage zitiert findet. Die erwähnten *Nemophila*-Arten sind weder Bastarde noch alte Kulturpflanzen. Innerhalb der Gattung *Nemophila* lässt sich eine Entwicklungstendenz bemerken, die Anzahl fertiler Samenanlagen zu reduzieren. Ich sehe in der Embryosackobliteration bei den fraglichen *Nemophila*-Arten einen ersten Schritt zu einer Abortierung der Samenanlage.

Endlich will ich einen Fall von Parthenokarpie bei *Hydrolea spinosa* erwähnen. Als ich während eines kurzen Aufenthaltes in Kopenhagen mein Material von *Hydrolea* sammelte, glaubte ich, dass es reichlich Embryo- und Endospermstadien enthielt, denn die in einem Gewächshaus gezüchteten Exemplare schienen eine gute Fruktifikation gehabt zu haben. Nach dem Verwelken der Blüten hatten die Fruchtknoten bedeutend an Grösse zugenommen, viele Kapseln erschienen beinahe reif. Bei näherer Untersuchung meines Materiales zeigte sich jedoch, dass keine Befruchtung der Blüten stattgefunden hatte, aber sowohl die Fruchtknoten als die Samenanlagen an Wachstum zugenommen hatten. Die Embryosäcke waren hypertrophiert und von den auffallend grossen, aber sehr plasmaarmen Mantelschichtzellen umgeben. Weder Embryonen noch Endosperme waren gebildet worden. Die Zellen des Eiapparates und der Zentralkern degenerierten und verschwanden allmählich. In den grössten Gynäciën waren die Samenanlagen geschrumpft und im Absterben begriffen. Bei ausgebliebener Befruchtung zeigt *Hydrolea spinosa* eine deutliche Tendenz zu Parthenokarpie. WILLIS (1895, S. 294) gibt an, dass die Samenbildung bei *Hydrolea spinosa* auch beim Fehlen von Insekten gut wird. Meine Beobachtungen berechtigen mich jedoch, diese Angabe zu bezweifeln. Wahrscheinlich hat WILLIS ein fortgesetztes Wachstum von Fruchtknoten und Samenanlagen konstatiert, obgleich eine Kreuzpollination ausgeschlossen war. Um diese Erscheinung zu erklären, lag es ja nahe, anzunehmen, dass Autogamie eingetreten sei. Vermutlich handelte es sich auch hier um eine parthenokarpe Entwicklung.

### Die Befruchtung und ihre Begleitumstände.

Über das Leitgewebe und den Weg der Pollenschläuche bei *Nemophila insignis* hat GUÉGUEN (1901) Angaben geliefert. Ich selbst habe diese Verhältnisse bei *Nemophila* (*N. insignis*, *aurita*) und *Phacelia*-Arten (*Ph. viscida*, *tanacetifolia*) studiert. In anatomischer Beziehung weist der Griffel nicht nur bei den genannten Arten, sondern auch bei *Hydrophyllum virginianum* und *Hydrolea spinosa* einen übereinstimmenden Bau auf. Zentral im Griffel liegt um einen sehr engen Griffelkanal das kollenchymatische Leitgewebe, umgeben von einem lakunösen Parenchym, das von zwei medianen Gefässträngen durchzogen wird. Der Pollenschlauch wächst zuerst

endotrop in dem Leitgewebe, bekommt aber, nachdem er den Griffel verlassen hat, einen ektotropen Verlauf. Er kriecht nämlich auf der Fläche der Plazenten hin, deren Epidermiszellen merklich verdickte und nach GUÉGUEN auch verschleimte Aussenwände haben. Man findet ausnahmslos Porogamie. Das Eindringen des Pollenschlauches in die Mikropyle wird dadurch erleichtert, dass das Exostom gegen die hier fast papillenförmig verlängerten Epidermiszellen der Plazenta gedrückt ist (Fig. 15). Der Pollenschlauch durchdringt die stark verschleimte Embryosackspitze und ergiesst seinen Inhalt in eine der Synergiden, die dabei stark färbbar wird. Von der zerstörten Synergide geht ein chromophiler Plasmastrom aus, der sich längs der Eizelle gegen den Zentralkern hinab erstreckt. Spermkerne habe ich nicht mit Sicherheit wahrgenommen. Die *Hydrophyllaceen* dürften keine geeigneten Objekte für das Studium der feineren Einzelheiten bei der Befruchtung sein. Ich halte es indes für sehr wahrscheinlich, dass eine sog. Doppelbefruchtung stattfindet. Die intakte Synergide degeneriert gleichfalls bald nach der Befruchtung.

### Das Endosperm.

In seinem Verzeichnis von Pflanzenfamilien, die durch ein von Anfang an zelluläres Endosperm gekennzeichnet sind, führt SAMUELSSON (1913, S. 137) auch die *Hydrophyllaceen* auf und stützt sich dabei auf Angaben von HOFMEISTER (1858, S. 138; 1859, S. 633) und BILLINGS (1901, S. 286 u. 315), welche doch in bezug auf Vollständigkeit und Klarheit viel zu wünschen übrig lassen. HOFMEISTER'S Mitteilungen beziehen sich auf *Nemophila insignis*: die vollständigste Beschreibung des Endosperms ist in seiner Arbeit vom Jahre 1859 enthalten und lautet: »Nach Ankunft des Pollenschlauchendes an der Aussenfläche der nicht unbeträchtlich verdickten Membran des Embryosackscheitels erscheint in der anschwellenden Mittelgegend des Sackes, diese völlig ausfüllend, eine grosse Zelle, die Anfangszelle des Endosperms. Die erste der rasch einander folgenden Teilungen derselben geschieht durch eine Längswand (Fig. 17).« Auf Grund dieser allerdings etwas unbestimmten Beschreibung war man wohl zu der Annahme berechtigt, dass es sich bei dieser Art um ein zelluläres Endosperm handelte. Aber schon durch BILLINGS', wiewohl fragmentarische, Notizen über

das Endosperm bei einigen *Phacelia*-Arten wird der Verdacht geweckt, dass der zellulare Endospermtyp nicht allein in der Familie vorkommt. Über *Phacelia congesta* schreibt BILLINGS (S. 286): »Gleich nach der Befruchtung entwickelt sich das Endosperm und füllt den Embryosack ganz mit Gewebe«. Aus dieser Mitteilung lässt sich wohl unmöglich ein Schluss auf die Art der Endospermbildung ziehen, aber wenn es später (S. 315) in der Zusammenfassung der Arbeit heisst: »Das Endosperm entwickelt sich in den meisten Fällen zuerst als eine peripherische Lage, nur in wenigen Fällen, wie z. B. bei *Phacelia congesta*, *Menyanthes* und *Lincoxiaum*, erzeugt es gleich festes Gewebe«, so deutet dies zweifellos darauf hin, dass BILLINGS bei diesen Pflanzen ein von Anfang an zelluläres Endosperm beobachtet hat. Über die zweite der von ihm untersuchten Arten, *Phacelia tanacetifolia*, macht er indes (S. 286) folgende interessante und beachtenswerte Bemerkung: »*Phacelia tanacetifolia* unterscheidet sich nur durch eine seitliche Ausbildung des Endosperms«. Diese Äusserung scheint mir eher darauf zu deuten, dass das Endosperm bei der letztgenannten Art nuklear ist.

Es ist jedoch klar, dass diese Literaturangaben kein deutliches Bild der Endospermbildungsverhältnisse bei den *Hydrophyllaceen* geben. Hier waren offenbar erneute Untersuchungen notwendig. Als ich solche begann, hatte ich dazu noch einen besonderen Anlass. Bei den *Borraginaceen* hatte ich nämlich schon damals eine frappante Variation in der frühesten Entwicklung des Endosperms konstatiert, und es war daher von grossem Interesse für mich zu untersuchen, wie sich die nahe verwandte Familie *Hydrophyllaceae* in dieser Beziehung verhielt. Es zeigte sich bald, dass die Endospermbildung bei dieser nicht weniger interessant ist als bei den *Borraginaceen*. Auch bei den *Hydrophyllaceen* entwickelt sich das Endosperm nicht nach einem einheitlichen Schema; bei einigen Arten entsteht es durch Zellteilung, bei anderen durch freie Zellbildung. Wir finden mit anderen Worten sowohl den nuklearen als den zellularen Endospermtyp in der Familie vertreten, und es verdient schon jetzt hervorgehoben zu werden, dass diese beiden Haupttypen bei nahestehenden Arten ein und derselben Gattung vorkommen können. Es ist jedoch zuzugeben, dass der zellulare Endospermtyp am gewöhnlichsten ist, und von diesem trifft man eine Reihe Modifikationen oder Typen. Wir wollen nun die Endospermverhältnisse in der Familie näher kennen lernen.

1. *Hydrophyllaceen* mit nuklearem Endosperm: *Phacelia tanacetifolia* und *malvifolia*.

Sowohl SAMUELSSON (1913) als SCHNARF (1917 b, S. 21) haben der Vermutung Ausdruck gegeben, dass sich die *Hydrophyllaceen* ebenso wie die meisten *Tubiflorae*-Familien durch ein zelluläres Endosperm auszeichnen. Es erregte daher meine Verwunderung,

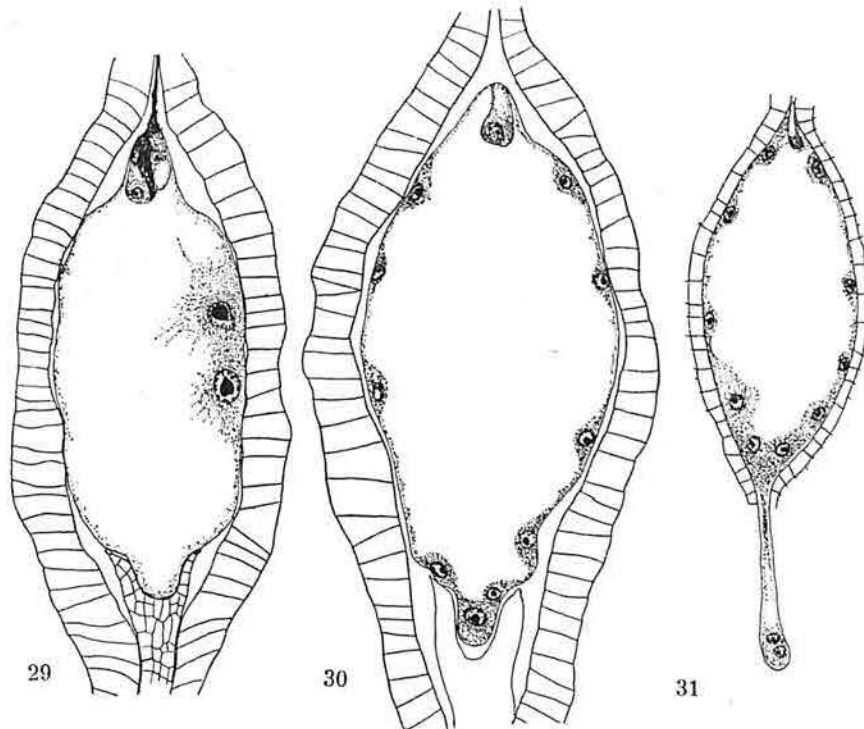


Fig. 29–30. *Phacelia tanacetifolia*. Fig. 29. Zweikerniges Endospermstadium. Vergr. 90: 1. Fig. 30. Viele freie Endospermkerne im Sack. Vergr. 90: 1. Fig. 31. *Phacelia malvifolia*. Viele freie Kerne im Endosperm. Basalhaustorium. Vergr. 125: 1.

als ich bei *Phacelia tanacetifolia*, der ersten Art, die ich untersuchte, ein typisch nukleares Endosperm fand. Mein Verdacht, dass sich BILLINGS oben angeführte Äusserung über diese Art auf einen solchen Endospermtyp bezöge, war also berechtigt. Später konnte ich auch bei *Phacelia malvifolia* ein nukleares Endosperm feststellen. Diese *Phacelia*-Arten gehören beide der Sektion *Euphacelia* an.

Am vollständigsten habe ich die Bildung des Endosperms bei *Phacelia tanacetifolia* studiert. Dieselbe beginnt bei dieser Art

unmittelbar nach der Befruchtung. Der zentrale, vom Eiapparat ausgehende kräftige Plasmastrang (Fig. 26) verschwindet, und das Zytoplasma sammelt sich nun auf der dem Funiculus zugekehrten Innenseite des Embryosackes. Hier erfolgt die Teilung des Zentralkerns, welche nicht von einer Wandbildung begleitet ist. In Fig. 29 sieht man die beiden ersten Endospermkerne in die laterale Plasmaanhäufung eingebettet; der Embryosack ist im übrigen sehr plasmaarm. In einem Präparat sah ich die beiden primären Endospermkerne noch durch feine Lininfäden verbunden; von einer Zellplatte liess sich jedoch keine Spur entdecken. Auch eine temporäre, später verschwindende Wandanlage kommt also nicht zur Ausbildung. Nun folgen wiederholte Kernteilungen im Endosperm; das Plasma verteilt sich gleichförmiger längs der Sackwände. Das Resultat ist eine Anzahl freier Endospermkerne, welche in dem plasmatischen Wandbeleg verstreut liegen (Fig. 30). In dem chalazalen, zapfenartig ausgebuchteten Teil des Embryosackes beginnt sich nun oft, jedoch nicht immer, eine reichliche Menge dichtes Plasma zu sammeln. Die Kerne in diesem sind etwas grösser als die übrigen Endospermkerne. Die ganze Organisation macht den Eindruck eines Haustoriums (Taf. I, Fig. 1); es ist eine beginnende Differenzierung des Endosperms. Haustorien von so einfachem Typ wurden bei mehreren anderen Pflanzen mit nuklearem Endosperm, z. B. bei mehreren *Urticifloren* beobachtet, in besonders schöner Ausbildung bei *Urtica cannabina* (MODILEWSKI 1908), ferner bei *Leptosiphon »androsace»* (BILLINGS 1901, Fig. 40), *Plumbagella micrantha* (DAHLGREN 1916, S. 65), bei *Linum*-Arten (HEGELMAIER 1891; BILLINGS 1901) und *Oenothera biennis*  $\times$  *muricata* (RENNER 1914, Fig. 5). In diesem Zusammenhang können auch die mit einem sog. chalazalen Endosperm ausgerüsteten *Monokotylen* genannt werden, wie z. B. *Schizocapsa plantaginea* (HÅKANSSON 1921) und *Xyris indica* (WEINZIEHER 1914).

Erst wenn sich mehrere tausend Endospermkerne gebildet haben, beginnt die Wand- und Zellbildung im Endosperm, am frühesten in der Mikropylarregion, und schreitet schnell, besonders in den beiden Polen des Embryosackes, fort (Taf. I, Fig. 2). Die Zellbildung erfolgt so, wie DAHLGREN (1916 S. 36 u. 1922) sie bei den *Primulacen* und *Spigelia splendens* beschrieben hat. Zuerst bilden sich nach innen offene alveolenartige Zellen, die anfangs oft zweikernig sind, weil nicht immer Wände zwischen allen Endosperm-



kernen angelegt werden. Hierauf finden Zellteilungen in zentripetaler Richtung statt, und auf diese Weise entstehen radiäre Zellreihen. Schon wenn sich eine geringe Anzahl von Zellschichten gebildet hat, werden die Teilungen unregelmässig, und die radiäre Anordnung der Zellen verschwindet ganz und gar. Auch bei *Saxifraga granulata* (JUEL 1907, S. 22) werden Endospermzellen in radialen Reihen gebildet, aber diese Anordnung wird gewöhnlich nicht während der folgenden Entwicklung des Endosperms verwischt; noch in reifen Samen kann man bei dieser Art oft die »strahlige« Anordnung der Endospermzellen beobachten.

Die ersten Endospermzellen sind sehr plasmareich, aber die Vakuolisierung tritt bald in ihnen ein. Die periphere Zellschicht bleibt jedoch plasmareicher als das übrige Endospermgewebe. Wenn letzteres eine Entwicklung wie in Fig. 2, Taf. I erreicht hat, ist die Mantelschicht zusammengedrückt und zerstört. Das Integumentgewebe wird allmählich bis auf die Epidermisschicht, welche die Samenschale bildet, von dem Endosperm absorbiert.

Auch bei *Phacelia malvifolia* werden freie Endospermkerne in einer dünnen plasmatischen Wandschicht gebildet (Fig. 31). Bei dieser Art ist der basale Teil des Embryosackes zu einem schlauchförmigen, tief in das Chalazagewebe eindringenden Haustorium verlängert, das jedoch nur eine geringe Anzahl Endospermkerne enthält und früh obliteriert.

## II. *Hydrophyllaceen* mit anfangs zellularem Endosperm.

Mit Ausnahme der beiden soeben behandelten *Phacelia*-Arten fand ich bei den untersuchten *Hydrophyllaceen* ein ab initio zelluläres Endosperm. Die Teilung des Zentralkerns ist also von einer Zellteilung begleitet. Die fortgesetzte Endospermentwicklung kann sich indessen verschieden gestalten. Aus der folgenden Darstellung geht hervor, dass man innerhalb der Familie wenigstens drei zelluläre Endospermtypen unterscheiden kann, die mit den Namen *Parryi*-, *Congesta*- und *Nemophila*-Typ belegt worden sind. Den ersten Endospermtyp beobachtete ich nur bei *Phacelia Parryi*, nach dem er seinen Namen erhalten hat. Den zweiten nenne ich *Congesta*-Typ nach *Phacelia congesta*, bei welcher er zuerst konstatiert wurde; derselbe kommt bei den meisten untersuchten *Phacelieen* vor. Der Name des dritten Types bedarf keiner Erklärung; man

trifft ihn nur bei den *Nemophila*-Arten. Die zwei letztgenannten Endospermtypen zeigen in ihrer Entwicklungsgeschichte nichts prinzipiell Neues; gleiche Endospermtypen kommen bei mehreren anderen Pflanzen vor und stimmen, wie wir sehen werden, am meisten mit den Gruppen II Ab und II Ba in SAMUELSSON's Schema (1913, S. 143—144) überein. Wenn ich dieselben mit Namen belege, so geschieht dies ausschliesslich aus praktischen Gründen, um die Beschreibung zu erleichtern. Der *Parryi*-Typ weicht dagegen in einigen Beziehungen von jeder bisher beschriebenen Endospermform ab.

#### Das Endosperm bei *Phacelia Parryi*: Der *Parryi*-Typ.

Der Embryosack hat bei *Phacelia Parryi* gleiche Form und gleiches Aussehen wie bei *Phacelia congesta* (Fig. 27). Die früheste Entwicklung des Endosperms bei *Ph. Parryi* macht den Eindruck, dass es sich hier um ein regelrechtes zelluläres Endosperm handelt. Mit der Teilung des Zentralkerns ist nämlich eine Teilung des Embryosackraumes in zwei Zellen (Fig. 32) durch eine distinkte Querwand verbunden. Die obere der beiden primären Endospermzellen ist bedeutend grösser als die basale (Fig. 32). Beide teilen sich von neuem durch Querwände, und auf diese Weise werden vier in einer Reihe liegende Endospermzellen gebildet, von denen sich die unterste gewöhnlich durch grösseren Plasmareichtum auszeichnet (Fig. 33). Es kann geschehen, dass sich nur die obere der beiden ersten Endospermzellen teilt, und in solchen Fällen entstehen nur drei Zellen nebeneinander (Fig. 34). Bisher zeigt der Entwicklungsverlauf des Endosperms keine überraschenden Züge. Man sollte nun erwarten, dass auch die folgenden Kernteilungen im Endosperm unmittelbar von Zellteilungen begleitet seien. Dies ist indessen nicht der Fall. Stattdessen beginnt jeder der Kerne in den drei oder vier primären Endospermzellen sich frei zu teilen, und hierin liegt die den *Parryi*-Typ vor allem auszeichnende Eigenschaft. Anfangs liegen die Kerne in den primären Endospermzellen zentral, an feinen Plasmasträngen aufgehängt (Fig. 33), aber nun nehmen sie eine laterale Lage ein, und das Plasma der Zellen sammelt sich besonders längs deren Seitenwänden. Die Kerne teilen sich jetzt; wie erwähnt, sind diese Kernteilungen nicht von Wandbildung begleitet (Fig. 34). Das Resultat ist, dass jede

der primären Endospermzellen mehrkernig wird; die Kerne sind in dem dünnen Wandplasma verteilt. Aus Fig. 34 ist ersichtlich, dass

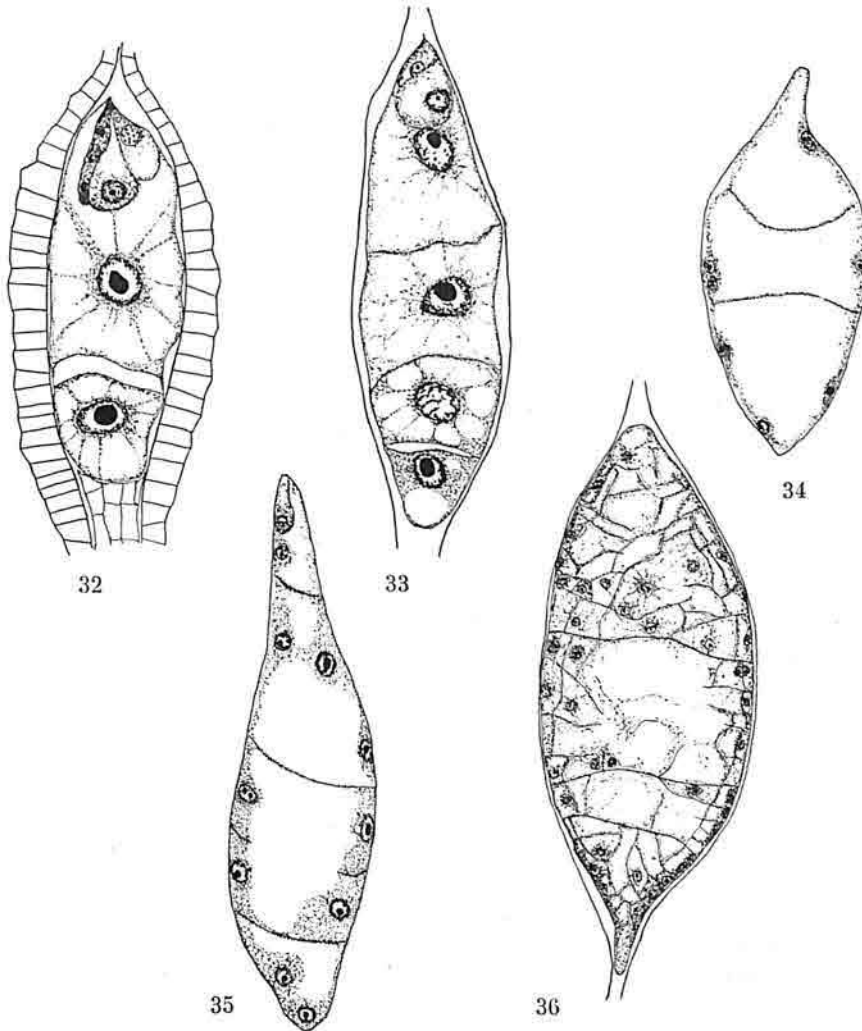


Fig. 32–36. *Phacelia Parryi*. Fig. 32. Zweizelliges Endosperm. Vergr. 530:1. Fig. 33. Vierzelliges Endosperm. Vergr. 530:1. Fig. 34. Freie Kerne und Kernteilungen in den primären Zellen. Vergr. 225:1. Fig. 35. Freie Kerne in den primären Zellen. In der nächstuntersten hat Wandbildung begonnen. Vergr. 225:1. Fig. 36. Spätes Endospermstadium. Vergr. 115:1.

die freien Kernteilungen nicht immer simultan erfolgen; in der basalen Endospermzelle sieht man neben zwei Kernteilungsfiguren auch einen Kern im Ruhestadium. In den oberen Zellen dieses

Sackes lagen die Kerne zu zwei und zwei dicht nebeneinander, was darauf hindeutete, dass soeben eine Kernteilung in ihnen stattgefunden hatte. Die Anzahl freier Kerne in jeder Zelle wird jedoch nicht besonders gross; sie wechselt zwischen 4 und 10, am grössten wird sie in den mittleren Zellen. Zwischen den Kernen werden nun feine plasmatische Wände angelegt, wie in der nächstuntersten Zelle in Fig. 35. Nach den folgenden Kernteilungen treten ebenfalls solche Wandbildungen ein. In jeder der primären Endospermzellen werden also nach innen offene Zellen gebildet. Dieser Wandbildungsprozess wie überhaupt die folgende Zellbildung in den primären Endospermzellen gleicht vollständig dem gewöhnlichen Zellbildungsprozess in nuklearen Endospermen, wie z. B. bei *Phacelia tanacetifolia*. Die Zellbildung schreitet allmählich gegen die Mitte der primären Endospermzellen fort, und schliesslich werden diese ganz und gar mit Endospermgewebe ausgefüllt. In Fig. 36 ist ein ziemlich spätes Endospermstadium von *Phacelia Parryi* abgebildet. Die Wände zwischen den primären Endospermzellen sind leicht zu erkennen. Die Endzellen derselben sind völlig mit Gewebe gefüllt, aber in den beiden mittleren ist die Zellbildung nicht so weit fortgeschritten, sondern ihr Zentrum wird noch von einer grossen Höhlung eingenommen. Die äusserste Zellschicht ist immer am plasmareichsten.

Die Endospermbildung bei *Phacelia Parryi* zeigt ein eigenartliches, bisher einzigartiges Verhalten insofern, als sie mit zwei Zellteilungen beginnt, darauf freie Kernteilungen folgen lässt und schliesslich zu Zellteilung übergeht. Man kann, scheint es mir, die Sache auch so ausdrücken, dass, nachdem sich drei oder vier Endospermzellen gebildet haben, jede derselben die Entwicklung nach dem gewöhnlichen nuklearen Endospermschema fortsetzt. Der *Parryi*-Typ repräsentiert, wenn ich mich so ausdrücken darf, einen interessanten Kombinationstyp zwischen einem zellularen und einem nuklearen Endosperm. Man bekommt den Eindruck, dass der zellulare Entwicklungstyp bei *Phacelia Parryi* nicht stabilisiert worden ist, sondern bald in einen nuklearen übergeht. Das *Parryi*-Endosperm erinnert zwanglos an das sog. helobiale Endosperm; diesen Endospermtypen ist gemeinsam, dass die Endospermentwicklung mit Zellteilung eingeleitet wird, um dann zu freien Kernteilungen überzugehen. Im *Helobiac*-Endosperm bilden sich freie Kerneschon in jeder der zwei Zellen, die unmittelbar nach der Teilung des Zentralkerns entstehen,

aber bei *Phacelia Parryi* gehen der Entwicklungsphase mit freien Kernteilungen zwei sukzessive Zellteilungen vorher. Der *Hclobiac*-Typ ist von verschiedenen Forschern, z. B. SAMUELSSON (1913, S. 130), DAHLGREN (1923, S. 12) und JACOBSSON-STIASNY (1914) als ein Verbindungstyp zwischen den extremen Endospermtypen betrachtet worden. Ich bin zu einer solchen Auffassung auch für den *Parryi*-Typ geneigt, denn dass dieser ebenso ursprünglich wie ein nuklearer oder rein zellulärer Endospermtyp ist, dürfte man wohl nicht im Ernste behaupten können. Dagegen ist es viel schwerer zu entscheiden, ob er von einem nuklearen oder zellulären Endospermtyp herzuleiten ist. Wir werden später Gelegenheit haben, diese Frage zu erörtern; dieselbe hängt mit anderen Problemen, die wir erst behandeln müssen, zusammen. Ich finde es jedoch sehr interessant, dass ein solcher, ich möchte sagen »intermediärer« Endospermtyp wie der *Parryi*-Typ in einer Gattung auftritt, in der sowohl der nukleare als der zelluläre Endospermtyp vertreten sind. Infolge dieser Umstände ist man, scheint mir, genötigt, einen sehr nahen phylogenetischen Zusammenhang zwischen diesen Endospermtypen innerhalb der Familie *Hydrophyllaceae* anzunehmen, wie auch die Endospermverhältnisse bei der Gattung *Phacelia* ein schlagendes Beispiel dafür liefern, dass man innerhalb gewisser Verwandtschaftssphären Endospermcharakteren eine sehr untergeordnete systematische Bedeutung beizumessen hat.

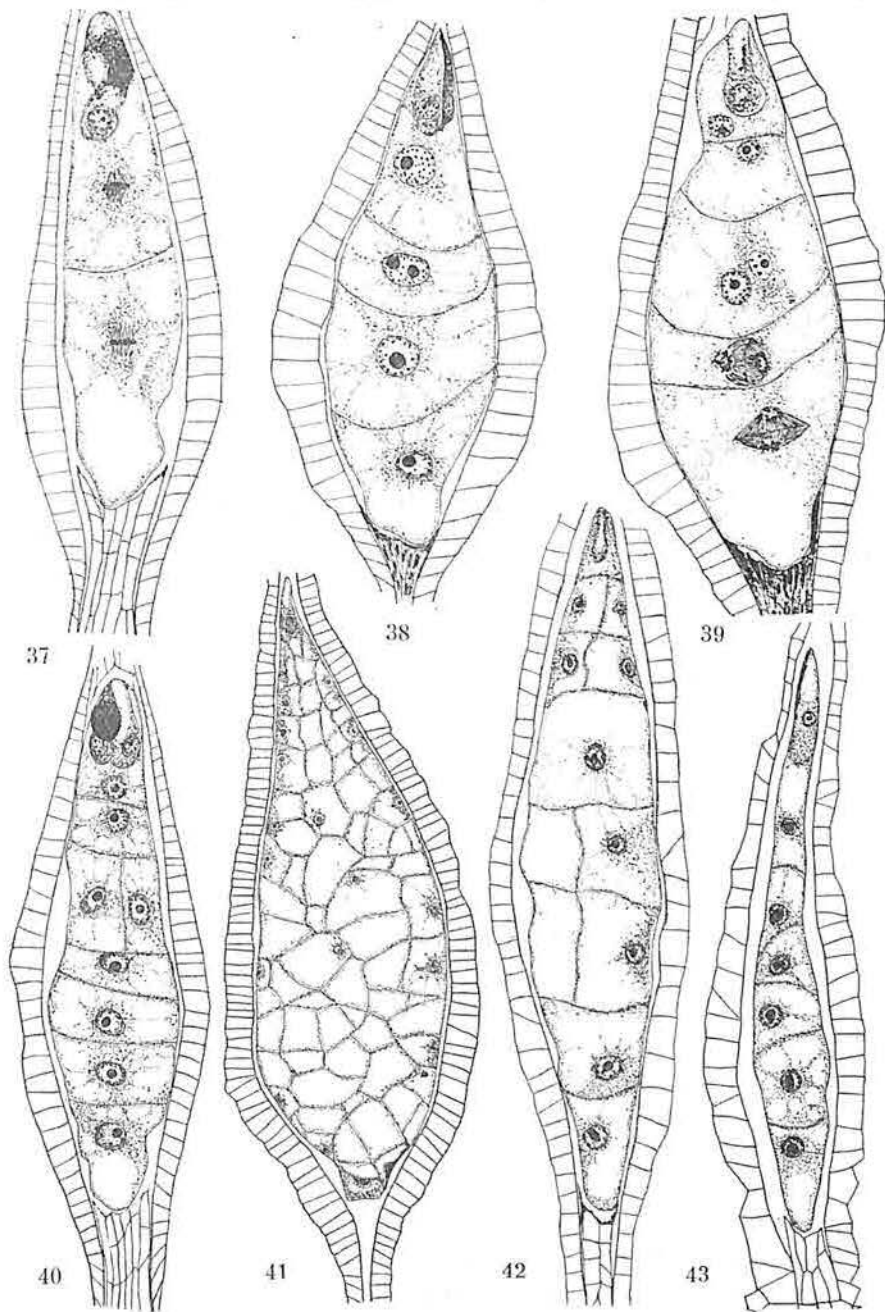
#### Der *Congesta*-Typ.

Kennzeichnend für den *Congesta*-Typ ist, dass die ersten Endospermzellen in einer Reihe liegen und dass Endospermhaustorien fehlen oder in einem sehr späten Entwicklungsstadium ausdifferenziert werden. Es entsteht anfangs ein »strickleiterartiges Stadium« mit wenigstens vier — gewöhnlich mehr — jedoch nicht über acht Endospermzellen, ehe Längsteilungen im Endosperm eintreten. Hierher gehören die meisten *Phacelia*-Arten, nämlich *congesta*, *divaricata*, *linearis*, *fimbriata*, *viscida*, *grandiflora* und *Whittlavia* sowie ausserdem *Romanzoffia sitchensis*. Ich will nun die Entwicklungsgeschichte des Endosperms bei diesen Arten mehr im einzelnen beschreiben.

*Phacelia congesta*: Vor der Befruchtung liegt der grosse Zentralkern in dem unter dem Eiapparat konzentrierten, dichten Zyto-

plasma (Fig. 27). Nach dem Eindringen des Pollenschlauches in den Embryosack tritt bald eine Veränderung in der Verteilung des Plasmas in letzterem ein. Der mikropylare Teil des Sackes wird nun plasmaarm, und man findet den Zentralkern in einer breiten Plasmaquerbrücke in der mittleren Partie des Embryosackes. Hier teilt sich der sekundäre Embryosackkern, und hierauf folgt eine Teilung der Endospermutterzelle in zwei ziemlich gleichgrosse Zellen durch eine transversale Wand. Beide Tochterzellen erfahren gleichzeitig eine Querteilung (Fig. 37), mit welcher das Vierzellenstadium des Endosperms erreicht ist (Fig. 38). Die dünnen Plasma-wände zwischen den ersten Endospermzellen sind gewöhnlich nach unten gewölbt (Fig. 37—39). Möglicherweise deutet dies auf Turgordifferenzen zwischen den Endospermzellen, doch bin ich eher geneigt, diese Erscheinung als eine durch die Fixierung entstandene Veränderung zu betrachten. Die Endospermkerne behalten eine zentrale Lage in den Zellen und ordnen sich also nicht wie bei *Phacelia Parryi* in diesem Vierzellenstadium längs der Wand des Embryosackes. Ihre Teilungen sind auch unmittelbar von Zellteilungen begleitet. In der einen oder beiden der mittleren Endospermzellen, erfolgen nun gewöhnlich Längsteilungen, die anderen teilen sich wieder quer (Fig. 39 u. 40; Taf. I, Fig. 3 u. 4). Doch kommt es vor, dass acht in einer Reihe liegende Endospermzellen entstehen, ehe die Längsteilungen beginnen. Zu diesem Zeitpunkt sind die Synergiden noch wahrnehmbar, jedoch — auch die in-takte — der Degeneration anheingefallen; später sind sie verschwunden. Die Stärkemenge im Embryosack vermindert sich schnell, wenn sich das Endosperm entwickelt; ist dieses vierzellig, so kann es noch ziemlich viele Stärkekörner enthalten, die jedoch später verschwinden. Die folgenden Teilungen im Endosperm sind weniger regelmässig. In Fig. 41 ist ein älteres Stadium abgebildet. Endospermhaustorien werden nicht gebildet.

*Phacelia congesta* ist, wie erwähnt, von BILLINGS untersucht worden, und nach seiner kurzen, oben angeführten Angabe könnte man vielleicht vermuten, dass das Endosperm bei dieser Art ab initio zellular sei. Als ich meine Untersuchungen von *Phacelia congesta* begann, waren nur meine Resultate über das Endosperm bei einer *Hydrophyllacee*, *Phacelia tanacetifolia*, abgeschlossen. Wie wir bereits gesehen haben, besitzt diese Art ja ein typisch nukleares Endosperm. Mit Rücksicht hierauf erschien es wohl a priori



**Fig. 37—41.** *Phacelia congesta*. Fig. 37. Zweizelliges Endosperm mit Kernen in Metaphase. Vergr. 320:1. Fig. 38. Vierzelliges Endosperm. Vergr. 320:1. Fig. 39. Fünfcelliges Endosperm mit Phragmoplasten in den zwei untersten Zellen. Vergr. 320:1. Fig. 40. Älteres Endospermstadium mit Längswänden. Vergr. 225:1. Fig. 41. Altes Endospermstadium; Embryo klein, ungeteilt. Vergr. 155:1. **Fig. 42.** *Phacelia viscida*. Relativ junges Endospermstadium. Vergr. 320:1. **Fig. 43.** *Romanzoffia sitchensis*. Sechs Endospermzellen in einer Reihe. Vergr. 320:1.

wenig wahrscheinlich, dass eine andere nahestehende Art derselben Gattung ein Endosperm von ganz anderem Typ haben sollte. Ich konnte jedoch mit Sicherheit konstatieren, dass sich das Endosperm bei *Phacelia congesta* durch sukzessive Zellteilung bildete. *Phacelia tanacetifolia* und *congesta* werden zu derselben Sektion, *Euphacelia*, der Gattung gerechnet, und doch hat die erstere Art ein nukleares, die letztere ein typisches zelluläres Endosperm. Allerdings hatten mich meine Beobachtungen über das Endosperm der *Borraginaceen* gelehrt, dass der Endospermtyp innerhalb einer Familie beträchtlich wechseln kann, aber eine solche Verschiedenheit des Endosperms zwischen Arten, welche zur gleichen Sektion der gleichen Gattung gehören, war mir doch etwas Neues. Diese Tatsache, dass die beiden extremen Endospermformen innerhalb einer Gattung vertreten sind, dürfte nahezu einzigstehend sein. Doch finden sich in der Literatur Angaben, dass das Endosperm bei ein und derselben Art bisweilen nuklear, bisweilen zellular ist; dies ist nach STEVENS (1919) bei *Vaccinium corymbosum* der Fall. Die apogamen Kompositen *Eupatorium glandulosum* (HOLMGREN 1919) und *Hieracium aurantiacum* (SCHINARF 1919) haben in der Regel ein zelluläres Endosperm; in den Fällen, wo die Polkerne bei diesen Arten nicht fusionieren, werden anfangs durch die Teilungen derselben freie Endospermkerne gebildet. Wie ich schon betonte, hatte BILLINGS vermutlich beobachtet, dass das Endosperm bei *Phacelia tanacetifolia* und *congesta* auf verschiedene Weise gebildet wird. Doch legte er diesem Umstande kein besonderes Gewicht bei, was auch ganz natürlich ist, da, als er seine Arbeit veröffentlichte, die Diskussion über die Bedeutung der Endospermcharaktere für die Systematik kaum eröffnet war.

Eine gleichartige Endospermentwicklung wie bei *Phacelia congesta* findet man ja bei vielen Pflanzen verschiedener Ordnungen (SAMUELSSON 1913, S. 143 II A b), aber bei den *Tubifloren* kommt dieser Endospermtyp, soviel ich weiss, nur bei zwei *Datura*-Arten, *lucida* und *stramonium* (GUIGNARD 1902) vor. SCHINARF (1917 b) sucht die bei den *Tubifloren* auftretenden zellulären Endospermtypen auf drei Haupttypen zu verteilen. Indessen lässt sich der *Congesta*-Typ ebensowenig wie der Endospermtyp bei den ebenerwähnten *Datura*-Arten nicht ohne weiteres in einen von diesen einordnen. In diesem Zusammenhang ist der Hinweis von Interesse, dass SCHINARF (1917 b, S. 18) im Endosperm bei *Datura* (und *Nicotiana*)



einen primitiven Typ sieht, von welchem er meint seine drei Haupttypen möglicherweise ableiten zu können. Ich komme später hierauf zurück. Wir wollen uns nun etwas mit den anderen *Hydrophyllaceen* beschäftigen, die sich bezüglich des Endosperms an *Phacelia congesta* anschliessen.

*Phacelia viscida*: Diese Art zeigt nur einige weniger wesentliche Abweichungen von dem oben geschilderten Endospermbildungsverlauf bei *Phacelia congesta*. Wenn der sekundäre Embryosackkern im Begriff steht, sich zu teilen, ist die antipodale

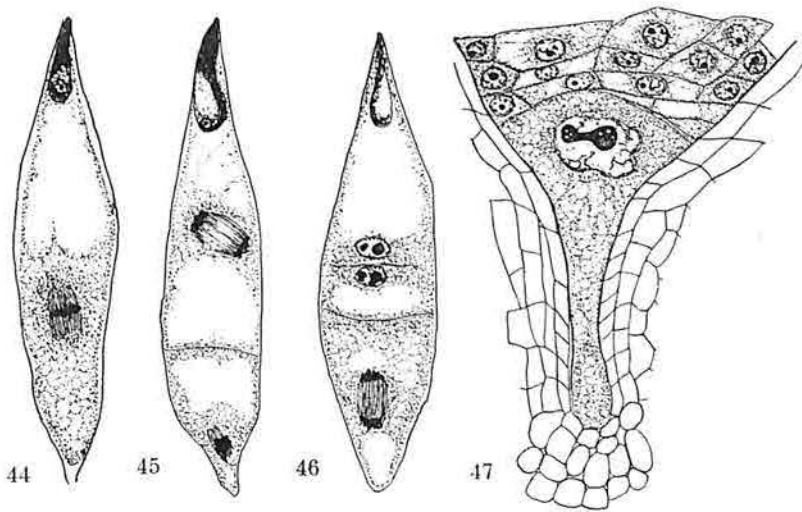


Fig. 44—47. *Phacelia viscida*. Fig. 44. Der Zentralkern in Metaphase. Vergr. 450 : 1. Fig. 45. Zweizelliges Endosperm mit Kernen in Teilung. Vergr. 400 : 1. Fig. 46. Zweizelliges Endosperm mit Phragmoplast und Zellplatte in der oberen Zelle. Vergr. 400. Fig. 47. Die basale Haustoriumzelle mit hypertrophiertem Kern. Vergr. 450 : 1.

Hälfte des Embryosackes mit einem grobmaschigen Zytoplasma gefüllt. Der Zentralkern teilt sich schnell; die Kernspindel liegt immer in der Längsrichtung des Embryosackes (Fig. 44). Unmittelbar nach dieser Kernteilung wird eine Querwand ausdifferenziert. In Fig. 15 ist das Endosperm zweizellig. Die chalazale der beiden ersten Endospermzellen ist immer auffallend kleiner; ihre Länge beträgt kaum die Hälfte der mikropylaren (Fig. 15, 45 u. 46). Durch die nächste Teilung entsteht eine axile Reihe von vier Endospermzellen. Die Figuren 45 und 46 zeigen einige Stadien dieser zweiten Teilung im Endosperm, welche in der oberen

Endospermzelle etwas früher abgeschlossen ist. Die Richtung der Kernteilungsfigur in der oberen Endospermkammer in Fig. 45 lässt vermuten, dass die Wände bei der zweiten Teilung im Endosperm schräg orientiert werden können; dies ist auch bisweilen der Fall. Gewöhnlich folgt noch eine Querteilung der Zellen, ehe longitudinale Wände entstehen (Fig. 42). Die folgenden Teilungen verlaufen unregelmässig.

Endlich will ich auf eine Organisation im Endosperm bei *Phacelia viscida* hinweisen, zu der wir bei *Phacelia congesta* kein Gegenstück gefunden haben. In einem späten Stadium bekommt die der Chalaza zunächst liegende Endospermzelle ein von den übrigen abweichendes Aussehen. Sie nimmt schnell an Wachstum zu und sendet einen fingerförmigen Auswuchs tief in das Chalazagewebe hinein. Die ganze Zelle, die anfangs mit grossen Vakuolen versehen ist, füllt sich mit dichtem Plasma. Der Kern beginnt zu hypertrophieren, nimmt eine etwas unregelmässige Form an und erreicht im Vergleich mit den anderen Endospermkernen Riesendimensionen. Mit einem Worte, diese Zelle entwickelt sich zu einem kräftigen basalen Haustorium, von dessen Aussehen und Ausbildung Fig. 47 eine Vorstellung gibt.

Wie wir bald sehen werden, kommen auch bei *Nemophila*-Arten chalazale Endospermhaustorien vor; diese entstehen indes auf eine ganz andere Weise als bei *Phacelia viscida*. Wie bekannt, ist das Vorkommen von Endospermhaustorien überaus charakteristisch für mehrere *Tubiflorae*-Familien, besonders für die *Scrophulariaceen* und die *Labiaten*. Diese Haustorien gehören auch einem anderen Typ an als bei *Phacelia viscida*, insofern die Haustorienzellen bei einer der ersten Teilungen im Endosperm abgetrennt werden. Die Ausbildung eines Endospermhaustoriums in einem so späten Stadium wie bei *Phacelia viscida* ist also eine für die *Tubifloren* überaus eigentümliche Ausnahmerecheinung. Dass die Haustorienzelle bei *Phacelia viscida* einkernig ist, bedeutet auch eine Abweichung von dem gewöhnlichen Verhalten bei den *Tubifloren*.

Betreffs der übrigen zum *Congesta*-Typ gehörenden Arten kann ich mich kurz fassen. Ich konnte nicht allen diesen eine vollständige und eingehende Untersuchung bezüglich der Endosperm-entwicklung widmen, doch stimmen sie, soviel ich feststellen konnte, mit *Phacelia congesta* oder *viscida* überein. Bei sämtlichen konnte

ich jedoch konstatieren, dass eine axile Reihe Endospermzellen gebildet wird.

Bei *Phacelia linearis* entsteht durch zwei sukzessive Querteilungen eine Reihe von vier Endospermzellen. In den zentralen von diesen erfolgen hierauf gewöhnlich longitudinale Teilungen, während sich die polaren von neuem transversal teilen. Die Anzahl der Querteilungen, ehe die longitudinalen Teilungen beginnen, ist indes ebenso wie bei *Phacelia congesta* nicht völlig konstant.

Auch *Phacelia fimbriata*, *Whittaria* und *grandiflora* schliessen sich hinsichtlich des Endosperms an *Phacelia congesta* an. Die frühesten Stadien habe ich jedoch bei diesen Arten nicht gesehen.

Bei *Phacelia divaricata* entstehen wenigstens fünf oder sechs in einer Reihe liegende Zellen, ehe longitudinale Teilungen im Endosperm eintreten. Im übrigen gleicht *Phacelia divaricata* am meisten *Ph. viscida*, insofern sich eine chalazale Haustorienzelle ausdifferenziert, auch wenn dieselbe nicht so gross und prägnant wird wie bei letztgenannter Art.

*Romanzoffia sitchensis* hat einen langen, schmalen Embryosack. Auch bei dieser Art entstehen mehr als vier, gewöhnlich sechs bis acht Endospermzellen, ehe Längsteilungen erfolgen. Fig. 43 zeigt ein sechszelliges Stadium. Die langen, schmalen Endospermzellenreihen bei *Romanzoffia* erinnern an die Strickleiterendosperme bei *Sarracenia* (SHREVE 1906), *Anonacen* (VOIGT 1888, NICOLSI-RONCATI 1905, HERMS 1907) und *Aristolochiacen* (HOFMEISTER 1858, 1859; KRATZER 1918; JACOBSSON-STIASNY 1918). Haustorien fehlen bei *Romanzoffia*.

#### Der *Nemophila*-Typ.

Die für diesen Endospermtyp charakteristischen Eigenschaften sind folgende: Die Endospermutterzelle teilt sich durch eine transversale Wand in zwei Endospermzellen, von denen die untere immer ungeteilt bleibt und als ein Haustorium fungiert; auch dessen Kern teilt sich nicht weiter. Durch die Entstehung von noch einer Querwand in der oberen Endospermzelle wird eine zentrale Zelle gebildet, von der das eigentliche Endosperm deriviert, während sich das terminale zu einem mehr oder minder kräftigen Mikropylarhaustorium entwickelt. Eine Kernvermehrung in diesem findet gleichfalls nicht statt. Zwischen den drei ersten Endospermzellen

tritt also sogleich eine Arbeitsteilung ein. Nach diesem Schema entwickelt sich das Endosperm bei *Nemophila* *\*insignis* und *aurita* und wahrscheinlich auch bei *maculata* und *\*atomaria*.

*Nemophila* *\*insignis*. Bald nach dem Eindringen des Pollenschlauches in den Embryosack findet man den Zentralkern und die Hauptmenge des Plasmas im mittleren Teil des Sackes gesammelt, und von hier strahlen Plasmastränge nach den Polen des Sackes aus. Die Teilung des Zentralkerns erfolgt offenbar sehr schnell. In meinen Präparaten habe ich mehrmals Prophasenstadien mit dem Chromatin in Form spiremartiger Bänder beobachtet, aber Metaphasen und die für das Studium der Entstehung der ersten Wand wichtigeren Anaphasenstadien habe ich nie gesehen. Diese Kernteilung ist indes immer von einer Zellteilung begleitet; das Endosperm ist zellular. Die erste zarte Plasmawand hat gewöhnlich eine transversale Orientierung (Fig. 49), kann aber in seltenen Ausnahmefällen eine mehr oder weniger schräge Lage einnehmen (Fig. 48 u. 50). Die Regel ist, dass die beiden ersten Endospermzellen ungefähr gleich gross sind (Fig. 48 u. 49); der in Fig. 50 abgebildete Sack ist abnorm. Die Mantelschicht bekleidet noch die Seiten des ganzen Embryosackes, aber nun beginnt dieser schnell, besonders in die Länge, zu wachsen. Dies gilt vor allem für die chalazale der beiden primären Endospermzellen, welche sich tief in das kleinzellige Chalazagewebe einbohrt. Daher umgibt die Mantelschicht in späteren Stadien nur die obere und mittlere Partie des Embryosackes. Obgleich die untere Endospermzelle so bedeutend an Wachstum zunimmt, bleibt sie doch ungeteilt; der Kern weist bisweilen eine Chromatinstruktur auf, als ob er eine Teilung vorbereitete, die jedoch nicht erfolgt. Wie entwickelt sich nun die obere der beiden ersten Endospermzellen? Dieselbe teilt sich von neuem quer. Das Endosperm besteht also nach dieser Teilung aus drei in einer Reihe liegenden Zellen, von denen die beiden oberen nur ungefähr halb so gross wie die untere sind (Fig. 51). Die mikropylare teilt sich nicht weiter, im Gegensatz zu der mittleren, in der sich die Teilungen unmittelbar fortsetzen. Die erste Wand wird dabei gewöhnlich transversal (Fig. 52), dürfte aber, nach etwas älteren Stadien zu urteilen, auch longitudinal sein können. Hierauf folgen schnell sukzessive Teilungen, wobei die Wände eine unregelmässige Orientierung zeigen. Das Ergebnis ist, dass der mittlere Teil des Embryosackes mit einem relativ

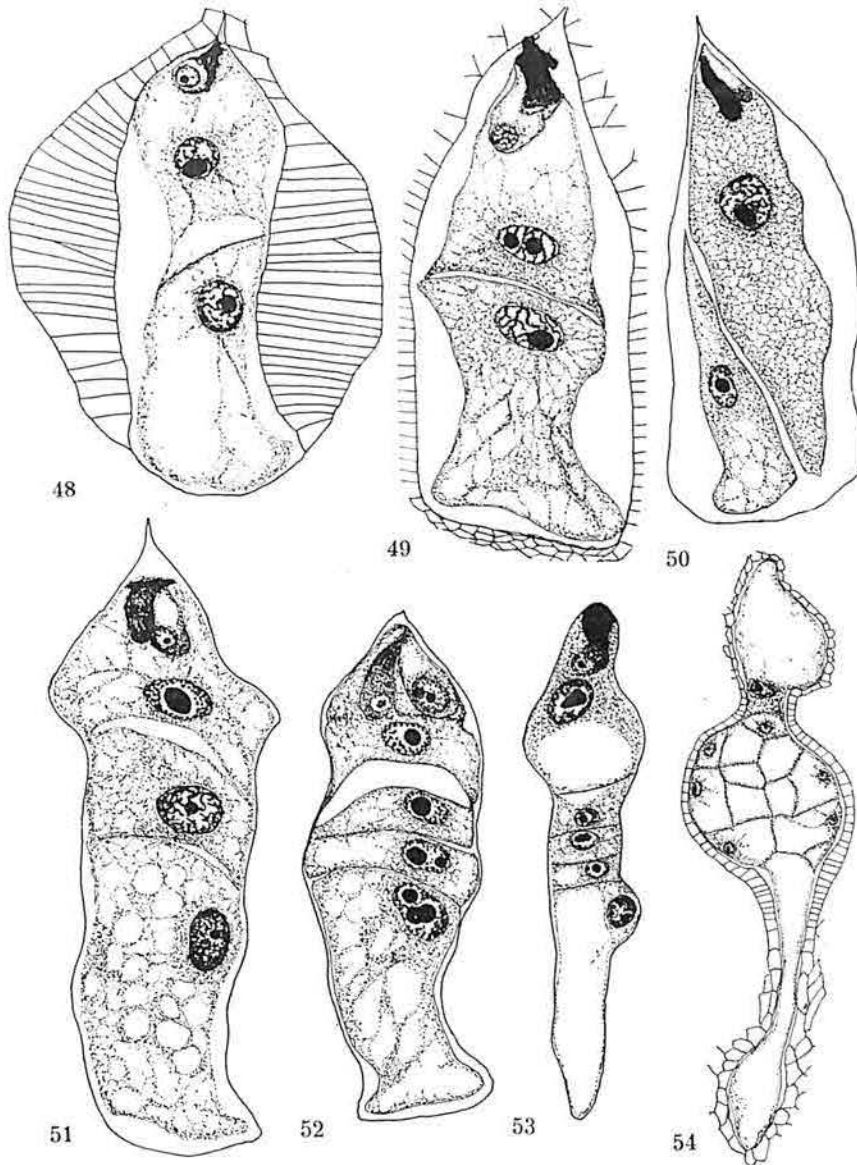


Fig. 48–52. *Nemophila \*insignis*. Fig. 48. Mantelschicht. Zweizelliges Endosperm. Vergr. 260 : 1. Fig. 49. Zweizelliges Endosperm. Vergr. 320 : 1. Fig. 50. Abnormes zweizelliges Endosperm. Vergr. 320 : 1. Fig. 51. Dreizelliges Endosperm. Vergr. 435 : 1. Fig. 52. Die mittlere Zelle geteilt. Vergr. 435 : 1. Fig. 53–54. *Nemophila aurita*. Fig. 53. Haustoriumanlagen und zentrales Endosperm. Vergr. 170 : 1. Fig. 54. Etwas späteres Endospermstadium. Vergr. 115 : 1.

kleinzelligen Endospermgewebe ausgefüllt wird, das schnell an Wachstum zunimmt und sich nach den Seiten ausbuchtet (Fig. 55, 56 u. 57 a). Die chalazale Endospermzelle entwickelt sich zu einem grossen Haustorium, aber auch die mikropylare Zelle betrachte ich als ein solches, obgleich es nie solche Dimensionen wie das chalazale erreicht und auch nicht schlauchförmig wird. Die mikropylare, kegelförmige Endospermzelle verrät jedoch durch ihre Grösse und ihren reichen Inhalt an dichtem, stark färbbarem Plasma ihren Haustoriencharakter. Dazu kommt, dass ihr Kern merklich hypertrophiert und mit reichlicher Chromatinsubstanz sowie grossen Nukleolen versehen wird (Fig. 57 a; vgl. auch Fig. 55 u. 56). In ihrer Entstehungsart entspricht diese mikropylare Haustorienzelle völlig dem grossen schlauchförmigen Mikropylarhaustorium bei *Nemophila aurita* (s. unten). Das chalazale Haustorium wird bei *Nemophila insignis* gross und in die Augen fallend. Es ist anfangs eine tief in die Chalaza eindringende sack- oder schlauchförmige Riesenzelle mit grossem, hypertrophiertem Kern. Nur in seltenen Fällen bleibt diese, wie in Fig. 57, einfach, viel gewöhnlicher ist es, dass eine Seitenausbuchtung entsteht, die zu einem langen schlauchförmigen Gebilde auswächst (Fig. 55 u. 56). Diese wird unmittelbar unterhalb des zentralen Endospermgewebes angelegt und ist immer gegen den Funiculus gerichtet. In diese laterale Ausbuchtung wandert der Haustorienkern hinein, und in ihr sammelt sich auch reichlich Plasma, während das Lumen des ursprünglichen Haustorienschlauches sehr plasmaarm wird. Oft wird der Funiculus von diesen lateralen Haustorienschläuchen durchbohrt, ja, diese dringen nicht selten in das an Stärke reiche Plazentaparenchym ein. Dies scheint mir die Annahme zu bestätigen, dass sie eine nahrungsphysiologische Rolle spielen, indem sie die Nahrungszufuhr zu dem auswachsenden Embryo und der nahrungsspeichernden zentralen Endospermartie erleichtern. Während der folgenden Entwicklung wächst letztere mehr und mehr, die Mantelschicht wird zusammengedrückt, zerstört und schliesslich ganz und gar absorbiert. Dasselbe Schicksal trifft auch das übrige umgebende Integumentgewebe, von dem in den reifen Samen nur die grosszellige Epidermisschicht übrigbleibt. Wie wir später sehen werden, wird auch diese fast völlig abgenutzt.

Nach dieser Beschreibung ist es leichter, HOFMEISTER'S kurze Mitteilungen über das Endosperm bei *Nemophila insignis* zu ver-

stehen. Die Anfangszelle des Endosperms entspricht deutlich der mittleren der drei ersten axilen Endospermzellen; es war auch eine völlig richtige Beobachtung, dass in dieser rasch auf einander folgende Teilungen geschehen. Dass die erste Wand in dieser zentralen Zelle, wie HOFMEISTER meint, longitudinal ist, entspricht nicht dem gewöhnlichen Sachverhalt. Es kommt mir vor, als habe HOFMEISTER die Endospermverhältnisse bei *Nemophila* nicht richtig deuten können. In welcher Beziehung das zellenleere untere Ende

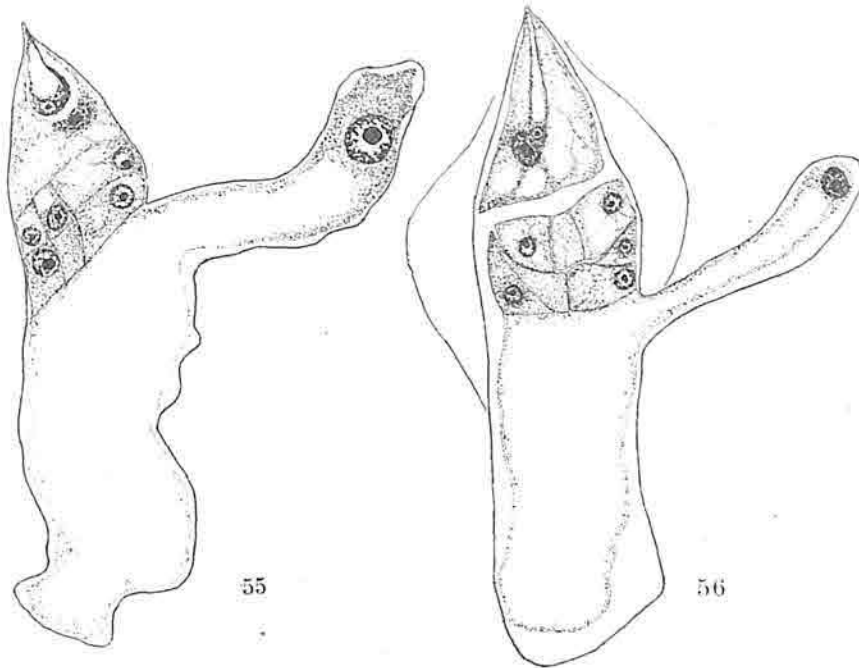


Fig. 55—56. *Nemophila insignis*. Junge Endospermstadien. Ausbildung der Haustorien. Umriss der Mantelschicht in Fig. 56 eingezeichnet. Vergr. 260:1 bzw. 225:1.

des Embryosackes zu dem eigentlichen Endosperm und dessen Entstehung steht, dürfte ihm nicht ganz klar gewesen sein. Wie auch SCHMID (1906) betont, gewinnt man leicht den Eindruck, dass HOFMEISTER »die Anfangszelle des Endosperms« und »die Endospermutterzelle« als frei im Embryosack ohne vorhergehende Teilung des Embryosackkernes entstanden betrachtet.

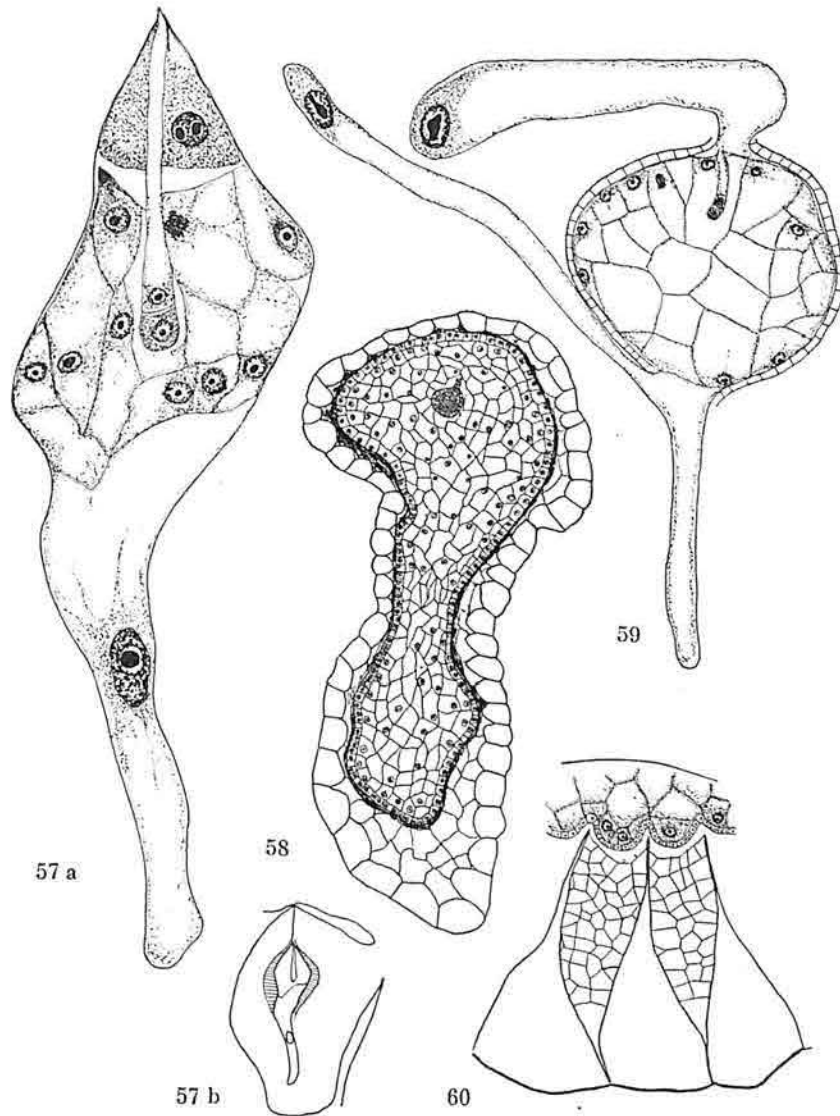
SCHNARF (1917 b, S. 19) glaubt aus HOFMEISTER'S Angaben schliessen zu können, dass die Endospermbildung bei *Nemophila* nach seinem Typ II verläuft. Meine Untersuchung zeigt, dass

dies nicht richtig sein kann. *Nemophila insignis* (wie auch die anderen von mir untersuchten *Nemophila*-Arten) zeigt stattdessen einen Entwicklungsverlauf des Endosperms, der besser mit SCHNARF'S Typ III übereinstimmt, nur mit dem Unterschied, dass das chalazale Haustorium bei *Nemophila* niemals zweikernig wird. Hier kann auch darauf hingewiesen werden, dass sich die Vermutung, die JACOBSSON-STIASNY (1914, S. 60), gestützt auf BILLINGS' Untersuchungen, aufstellt, dass nämlich bei den *Hydrophyllaceen* kein eigentliches Haustorium gebildet werde, nicht bestätigt hat. Ausser bei *Nemophila* kam ja eine Art Endospermhaustorium bei *Phacelia viscida* und *divaricata* vor.

Die Entwicklungsgeschichte des Endosperms bei *Nemophila atomaria* und *N. maculata* scheint am nächsten mit der bei *Nemophila insignis* übereinzustimmen. Doch habe ich diese Arten keiner vollständigen Untersuchung unterzogen. Einmal fand ich bei *Nemophila maculata* die erste Wand im Endosperm fast longitudinal orientiert.

*Nemophila aurita*: Die frühere Endospermentwicklung bei *Nemophila aurita* weicht nicht von der soeben bei *N. insignis* beschriebenen ab. In Fig. 53 ist ein junges Endospermstadium von *N. aurita* abgebildet. Die mittlere Endospermabteilung ist durch einige Querteilungen dreizellig geworden, und die Kerne in den beiden Haustorien weisen schon Zeichen von Hypertrophie auf. In der chalazalen Haustorienzelle sieht man die Anlage einer lateralen Ausbuchtung. Der wesentliche Unterschied zwischen dem Endosperm bei *Nemophila insignis* und *aurita* liegt darin, dass das mikropylare Haustorium bei letztgenannter Art schlauchförmig wird und ansehnliche Dimensionen annimmt. Bei *N. insignis* bleibt ja die mikropylare Haustorienzelle im Vergleich mit der chalazalen ziemlich klein und unbedeutend; bei *N. aurita* verhält es sich anders. Schon in dem relativ jungen Endospermstadium, das Fig. 54 zeigt, ist das Mikropylarhaustorium eine ziemlich beträchtliche, blasenförmige Zelle; die Wand ist nach der einen Seite ausgebuchtet, eine erste Andeutung des sich später entwickelnden lateralen Schlauches, aber der Kern liegt noch gleich oberhalb des gerundeten, vielzelligen, zentralen Endosperms. Von dem chalazalen Haustorium sieht man in dieser Figur nur den primären, in die Chalaza eindringenden Haustorienschlauch, nicht dagegen den schlauchförmigen Seitenauswuchs. Ein späteres Stadium ist in





**Fig. 57 a u. b.** *Nemophila \*insignis*. Fig. 57 a. Älteres Endospermstadium mit Haustorium. Embryo zweizellig mit langem, schlauchförmigem Suspensor. Vergr. 260:1. Fig. 57 b. Übersichtsbild zu Fig. 57 a. Vergr. 50:1. **Fig. 58.** *Nemophila \*atomaria*. Schnitt durch fast reifen Samen. Vergr. 50:1. **Fig. 59.** *Nemophila aurita*. Älteres Endospermstadium mit Haustorien. Embryo zweizellig. Vergr. 115:1. **Fig. 60.** *Nemophila aurita*. Detailbild, zeigt die beginnende Rumination des Endosperms und die grossen äusseren Epidermiszellen des Integuments, zwischen denen kleinzelliges Integumentgewebe liegt. Vergr. 85:1.

Fig. 59) abgebildet, die aus mehreren Schnitten kombiniert ist. Das zentrale, eigentliche Endosperm bildet jetzt einen recht anschaulichen, fast kugelförmigen Gewebekomplex, der von den nun zusammengedrückten Mantelschichtzellen umgeben ist. Das Bild gibt auch eine gute Vorstellung von der frappanten Entwicklung der Haustorien. Der Seitenauswuchs des basalen Haustoriumschräuches ist bedeutend länger geworden als dieser und enthält in seiner plasmareichen Spitze den Haustorienkern. Auch die mikropylare Haustorienzelle ist zu einem langen lateralen Schlauch geworden, in welchen der hypertrophierte Haustorienkern eingewandert ist. Die schematische Übersichtsfigur 16 will zeigen, dass die lateralen Haustorienschläuche nach dem Funiculus hin wachsen.

Der Endospermtyp, den ich mit dem Namen *Nemophila*-Typ bezeichne, lässt sich in SAMUELSSON'S Gruppe II Ba einordnen und war früher, jedoch in etwas modifizierten Formen nur bei einigen anderen *Tubiflorae*-Familien, nämlich den *Labiatae*, *Scrophulariaceae* und *Gesneriaceae* bekannt. Unter den *Labiatae* konnte SCHINARF (1917 a, S. 54) vier Endospermtypen unterscheiden, und von diesen stimmt der *Stachys*-Typ am meisten mit dem *Nemophila*-Typ überein. Eine Verschiedenheit liegt jedoch darin, dass beim *Stachys*-Typ das basale Haustorium zweikernig und das mikropylare vielkernig wird. Die Endospermverhältnisse bei den *Scrophulariaceae* können sich etwas ungleich gestalten. Mit dem *Nemophila*-Typ findet man in wesentlichen Zügen eine Übereinstimmung bei mehreren *Rhinanthoiden*, nämlich bei Arten der Gattungen *Veronica* (HOFMEISTER 1858 u. 1859; SCHMID 1906), *Euphrasia* (SCHMID 1906, WÜRDINGER 1910), *Alectorolophus* (SCHMID 1906), *Pedicularis* (SCHMID 1906; vgl. HOFMEISTER 1859), *Meclampyrum* (SCHMID 1906), *Tozzia* (SCHMID 1906), *Lathræa* (HOFMEISTER 1859, SCHMID 1906; vgl. jedoch BERNARD 1903, S. 31) und wahrscheinlich *Mazus* (HOFMEISTER 1859). Doch sind die Haustorien bei diesen *Scrophulariaceae* immer zwei- bis mehrkernig. Dagegen sind sie meist mit gegen den Funiculus gerichteten schlauchförmigen Seitendivertikeln versehen. Sehr nahe dem *Nemophila*-Typ kommt auch das Endosperm der *Gesneriacee Klugia zeylanica* (= *Notoniana*), die zuerst von BALICKA-IWANOWSKA (1899), später und eingehender von SCHINARF (1921) studiert wurde. Aus der Beschreibung des letztgenannten Verfassers geht hervor, dass die eigentliche Ver-

schiedenheit zwischen den Endospermen bei *Klugia* und *Nemophila* darin liegt, dass das mikropylare Haustorium bei der ersteren eine Längsteilung erfährt.

### Der Embryo und die spätere Entwicklung der Samen.

Der Embryoentwicklung bei den *Hydrophyllaceen* habe ich geringes Interesse gewidmet und hierüber auch nicht viel mitzuteilen.

Ein den untersuchten *Phaceliceen* und *Hydrophyllaceen* gemeinsamer Zug ist, dass sich die befruchtete Eizelle sehr spät teilt. Der Embryo entwickelt sich sehr langsam. In den reifen Samen sind die Embryonen immer sehr klein (vgl. BRAND 1913, S. 22—23); die Hauptmasse der Samen wird von dem Endosperm eingenommen. Hierin liegt ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal gegenüber den *Borraginaceen*, bei denen der gut entwickelte Embryo nur von einer oder einigen Endospermzellschichten umgeben ist. In dieser Beziehung nehmen die *Heliotropiaceen* eine intermediäre Stellung ein.

Bei den *Phaceliceen* teilt sich die befruchtete Eizelle exzeptionell spät, mag nun das Endosperm zellular oder nuklear sein. So ist z. B. der Embryo bei *Phacelia tanacetifolia* noch ungeteilt und kaum grösser als die Eizelle in einem unbefruchteten Embryosack, wenn die Zellbildung im Endosperm, das zu diesem Zeitpunkt Tausende von Endospermikernen enthält, beginnt. In dem auf Taf. I Fig. 2 abgebildeten Sack bestand der Embryo aus einer geringen Anzahl Zellen; der Suspensor war zweizellig, und die Embryokugel hatte das Oktantenstadium erreicht. In dem fortgeschrittenen Stadium von *Phacelia congesta*, das Fig. 41 zeigt — im Endosperm konnte ich mehrere hundert Zellen zählen — ist der Embryo noch ungeteilt. Ebenso verhalten sich auch die übrigen untersuchten *Phacelia*-Arten und *Romanzoffia*. Der Embryosuspensor wird kurz und besteht aus einigen wenigen Zellen in einer Reihe.

Die Embryoentwicklung bei der Gattung *Nemophila* nimmt sich etwas anders aus als bei den *Phaceliceen*, was mit dem Vorkommen eines mikropylaren Haustoriums in Zusammenhang stehen dürfte. Die befruchtete Eizelle wächst nämlich bei *Nemophila* zu

einem langen Embryonalschlauch aus (Fig. 56), der die mikropylare Haustorienzelle durchbohrt, und dringt hierauf in die zellulare zentrale Endospermartie ein, die dann etwa 30 Zellen enthält. Das Plasma ist in der Spitze des Embryoschlauches angehäuft, wo auch der noch ungeteilte Kern liegt. Es dauert noch einige Zeit, ehe eine Teilung stattfindet. Erst wenn der Embryoschlauch das Zentrum des eigentlichen Endosperms erreicht hat, erfolgt die erste Teilung des Embryos (Fig. 57 a u. 59), und in dieser Endospermartie entwickelt sich nun der eigentliche Embryo. Der obere Teil des Suspensors schrumpft zusammen, der der Embryokugel zunächst liegende besteht aus einer 3—4-zelligen Reihe. Die weitere Entwicklung geschieht langsam. Fig. 58 zeigt einen Schnitt durch einen fast reifen Samen von *Nemophila \*atomaria*. Der Embryo ist jedoch ganz klein, ohne Anlagen von Kotyledonen. Von dem Integument ist wenig mehr als die äussere Epidermisschicht übrig. Nur in der Chalazaregion sind nicht alle innerhalb jener Schicht gelegenen Integumentzellen von dem Endosperm absorbiert.

Ich habe bereits darauf hingewiesen, dass die kegelförmigen Epidermiszellen bei den Samen von *Nemophila aurita* sehr gross und nach innen durch ein verhältnismässig kleinzelliges Integumentgewebe getrennt sind (Fig. 60). Wenn das Endosperm nach der Verdrängung des nächstumgebenden Integumentgewebes diese Epidermiszellen erreicht hat, dringt es zwischen diese ein und resorbiert auch die dort befindlichen Integumentzellen. In Fig. 60 hat die Resorption der interepidermalen Integumentkeile begonnen, und die Fläche des Endosperms ist bereits deutlich lobiert. *Nemophila aurita* erhält also ein ruminirtes Endosperm; die Rumination ist hier durch die eigentümliche Organisation der Epidermiszellen des Samens bedingt. DAHLGREN (1922, S. 84) unterscheidet vier Typen des ruminierenden Endosperms: *Nemophila aurita* gehört zu seinem *Spigelia*-Typ. Die Ruminationsverhältnisse bei *Nemophila aurita* gleichen auch in hohem Grade den von DAHLGREN bei *Spigelia splendens* beschriebenen. Ein Unterschied ist, dass die Rumination bei der letztgenannten Art durch innerhalb der Samenschale gelegene, resistente Integumentgewebepartien, die sog. Lamellen bedingt ist. Bei den reifen Samen von *Nemophila aurita* werden die dünnen Aussenwände von den Epidermiszellen zerstört, und dadurch wird die Fläche der Samen tief grubig. Infolgedessen sind von dem Integument schliesslich nur die an das

Endosperm grenzenden Innenwände der Epidermiszellen übrig. Die Samenschale ist also äusserst reduziert.

Endlich will ich die »hypertrophischen« Bildungen erwähnen, die auf den Samen mehrerer *Nemophila*-Arten (*N. \*insignis*, *\*atomaria*, *maculata* und anderen) vorkommen. In dem chalazalen Ende des Samens sieht man gewöhnlich bei diesen Arten eine helle, membranartige, etwas unregelmässige Bildung, die wie eine Mütze die Samenspitze umschliesst. Dieses Gebilde ist mit mehreren Namen belegt worden, wie Arillus (FISCHER und MEYER 1846), Caruncula (ASA GRAY 1878), Calyptra (EASTWOOD 1901) und Cucullus (BRAND 1911 u. 1913). SERNANDER (1906) betrachtet es als ein Elaiosom von *Viola*-Typ. Über die morphologische Bedeutung dieses Gebildes war man sich nicht klar, ehe BRAND (1911) durch seine Untersuchung zeigte, dass »das Mützchen ein rudimentäres Überbleibsel der locker ansitzenden Aussenschale des Samens war« (BRAND 1913, S. 21). Leider war mir BRAND's Publikation vom Jahre 1911 nicht zugänglich, und ich weiss daher nicht, was er mit »Aussenschale« meint. Falls »Aussenschale« mit Samenschale zu identifizieren ist, kann ich BRAND's Beobachtungen für die drei obenerwähnten Arten bestätigen. Ich fand, dass das Endosperm, nachdem es das innerhalb der Aussenepidermis liegende Integumentgewebe absorbiert hat, sein Wachstum fortsetzt. Hierbei platzt die trockene und spröde Epidermishaut und wird allmählich abgeschabt. In Fig. 58 sahen wir, dass bei *Nemophila \*atomaria* die Resorption des Integumentgewebes in dem chalazalen Teil des unreifen Samens langsamer verläuft, und ebenso verhält es sich auch bei *Nemophila \*insignis* und *maculata*. Es ist daher leicht erklärlich, dass die Epidermis des Integuments länger am chalazalen Ende der Samen sitzen bleibt, während sie an anderen Teilen der Samenfläche schon abgetragen ist. Dieser Rest der ziemlich grosszelligen Epidermisschicht ist es, der den sog. Cucullus bildet, eine Bezeichnung, die BRAND eingeführt hat, da die anderen Benennungen offenbar irreführend oder weniger glücklich waren. Auch an anderen Stellen der Samenfläche kann man kleine Fragmente der Aussenhaut des Integumentes finden. Schliesslich wird gewöhnlich auch das Cucullusgewebe abgenutzt, doch geschieht es nicht selten, dass es noch auf völlig reifen Samen sitzt. Die Samenschale der obengenannten *Nemophila*-Arten wird also vollständig oder fast vollständig abgetragen. Die Folge ist,

class die etwas unebene und bräunliche Fläche des Endosperms völlig blossliegt.

Nach BRAND kommt bei den übrigen *Nemophila*-Arten in den meisten Fällen ein Cucullus vor. Bei *Nemophila aurita* und einigen ihr nahestehenden fehlt er indes. Wie die Samenschale bei *Nemophila aurita* beschaffen ist, habe ich oben darzulegen versucht.

Die biologische Bedeutung der Cucullusbildung ist nicht klar. Es liegt ja nahe, sie als ein Elaiosom anzusehen und ihr also eine verbreitungsbiologische Aufgabe zuzuschreiben. Die Experimente, die SERNANDER (1906, S. 61—62) mit *Nemophila insignis* ausgeführt hat, sind indessen kaum geeignet, eine solche Auffassung zu stützen. BRAND lehnt sie auch mit der Begründung ab, dass dem Cucullusgebilde solche Stoffe wie fette Öle, Eiweisstoffe u. dgl. fehlen, die als Lockmittel für Ameisen oder andere Tiere dienen könnten. Auch fand er niemals, dass Ameisen diesen Samen Beachtung schenken. Ich halte es für am wahrscheinlichsten, dass das Cucullusgebilde überhaupt keine Aufgabe hat. Es ist nur ein trockenes Rudiment der Integumenthaut, das ja auch oft fortfällt. Die Keimfähigkeit ist, wie BRAND gezeigt hat, bei Samen ohne und mit Cucullus gleich gut. BRAND (1913, S. 22) wirft die Hypothese hin, dass die Samenschale der *Nemophila*-Arten während einer früheren Epoche schleimbildend gewesen sei, jetzt aber aus irgend einem Grunde diese Eigenschaft verloren habe und deshalb im Verschwinden begriffen sei. Bei einigen Arten, *Nemophila microcalyx*, *spathulata* und *humilis* sondert die »Aussenschale« nach langer Berührung mit Wasser eine Schleimschicht ab. Bei diesen Arten hat sich, meint BRAND, die ursprüngliche Eigenschaft der Samenschale, wenn auch abgeschwächt, erhalten. Ich sehe keinen Grund, mich dieser lamarckistischen Auffassung anzuschliessen.

### Borraginaceae.

Schon in der Einleitung wies ich darauf hin, dass der Familienname *Borraginaceae* in dieser Abhandlung in einem etwas anderen Sinne angewandt wird, als dies gewöhnlich in systematischen Lehrbüchern geschieht. Im allgemeinen vereinigt man die *Heliotropioideae* und meist auch die *Cordioideae* und *Ehretioideae* als Unterfamilien mit der Unterfamilie *Borraginoideae*, welche die »ty-

pischen» oder »eigentlichen» *Borraginaceen* repräsentiert, zu einer einzigen Familie *Borraginaceae*. Diese Abgrenzung der Familie findet man z. B. in WARMING's (1912) und WETTSTEIN's (1911) Handbüchern, in ENGLER—GILG's (1919) »Syllabus» und in GÜRKE's (1893) Bearbeitung der Familie in ENGLER-PRANTL: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Aus mehreren Gründen habe ich die drei erstgenannten Unterfamilien eine besondere Familie *Heliotropiaceae* bilden lassen. Die *Borraginaceae* in dieser Arbeit entsprechen also nur der Unterfamilie *Borraginoideae*. In derselben Bedeutung und mit völlig gleicher Abgrenzung ist der Familienname *Borraginaceae* vorher von VAN TIEGHEM (1907) angewandt worden. Trotz dieser Beschränkung umfasst die Familie doch mehr als 1000 Arten. Mit dieser Abgrenzung werden die *Borraginaceae* zweifellos eine sehr natürliche und homogene Familie. In Übereinstimmung mit GÜRKE's Einteilung der *Borraginoideae* können die *Borraginaceae* in folgende Tribus eingeteilt werden: *Cynoglossae*, *Eritrichiae*, *Anchuseae*, *Lithospermeae*, *Echicac*, *Harpagonelleae* und *Zoelleriacae*. Bei meiner Untersuchung stand mir nur von den fünf ersten Gruppen Material zur Verfügung, aber von diesen wurde eine grössere Anzahl sowohl wilder als kultivierter Arten untersucht, nämlich von *Cynoglossae*: *Omphalodes verna* (L.) MOENCH., *O. linifolia* (L.) MOENCH., *Cynoglossum officinale* L., *C. Heynei* DON., *Lindelofia longiflora* (BENTH.) GÜRKE, *Solenanthus appenninus* (L.) HOHEN.; von *Eritrichiacae*: *Lappula cchinata* GIL., *Krynitzkya barbiger* A. GRAY., *Amsinckia intermedia* F. et M., *Asperugo procumbens* L.; von *Anchuseae*: *Symphytum officinale* L., *S. »uplandicum»* NYM., *Borrago officinalis* L., *Anchusa officinalis* L., *A. italica* RETZ., *A. sempervirens* L., *Lycopsis arvensis* L., *Nonnea rosea* Lk., *N. lutea* (LAM.) RCHB., *N. nigricans* DC., *Pulmonaria officinalis* L.; *P. mollissima* KERN.; von *Lithospermeae*: *Myosotis arvensis* HIEL, *M. silvatica* HOFFM., *M. micrantha* PALL., *Lithospermum officinale* L., *Onosma cchioides* L., *Cerinthe major* L., *C. alpina* KIT.; und endlich von *Echicac*: *Echium plantagineum* L., *E. creticum* L.

Natürlich konnte ich nicht alle diese einer vollständigen Untersuchung unterwerfen, aber wenigstens die eine oder andere Art von jeder Gruppe wurde möglichst genau untersucht. Die *Borraginaceen* sind vom technischen Gesichtspunkt aus wenig dankbare Untersuchungsobjekte. Die Gynäceumwand wird bald nach der

Pollination hart, oft verkieselt und deshalb schwer durchdringlich für Fixierungsflüssigkeiten. Aus diesem Grunde musste ich beim Fixieren junger Endosperm- und Embryostadien in grossem Umfang eine so starke Fixierungsflüssigkeit wie die von CARNOY verwenden. Obgleich sich hierbei kleinere Kontraktionen der Embryosäcke nicht vermeiden liessen, muss ich diese CARNOY-Fixierungen doch als überaus befriedigend ansehen. Um gute Resultate zu erzielen, war es indessen wichtig, reichlich Fixierungsflüssigkeit zu verwenden und dieselbe sorgfältig auszuwaschen; die Fixierungszeit konnte zwischen 1 und 24 Stunden variieren, ohne dass dies eine merkliche Rolle spielte. Ein Querschnitt durch die viersamigen Fruchtknoten zeigt eine mehr oder minder viereckige Form; um gut orientierte Schnitte durch die Samenanlagen zu erhalten, musste die Schnittfläche parallel zu einer diagonalen Längsfläche sein. Handelt es sich um *Cynoglosseae*, so ist es doch vorteilhafter, Querschnitte zu verfertigen.

### Die Staubblätter.

Die Blütenanlagen treten zuerst als kleine Höcker hervor, und auf diesen entstehen die Blattwirtel in zentripetaler Reihenfolge (Fig. 61). Die Blüten sitzen sehr dicht in charakteristischen Infloreszenzen, sog. Borragoiden, zusammengedrängt, deren morphologische Natur viel umstritten ist und welche Gegenstand einer grossen Anzahl Untersuchungen geworden sind (vgl. MÜLLER 1905 und die dort zitierte Literatur).

Bezüglich des Baues und der Entwicklung der Staubblätter begnüge ich mich mit einigen kurzen Mitteilungen, da die rein karyologischen Fragen ausserhalb des Rahmens meiner Untersuchung liegen. Die Wand der Pollensäcke besteht wie gewöhnlich aus vier Zellschichten, von denen die zwischen dem Endothecium und dem Pollentapetum belegene sehr bald degeneriert und absorbiert wird. Die Zellen des Tapetums können einkernig wie bei den *Cynoglosseae* oder — und das ist die Regel — mehrkernig sein. Wenigstens bei *Lycopsis arvensis* (Fig. 63) und *Echium plantagineum* habe ich konstatieren können, dass die Kernteilungen in den Tapetenzellen mitotischer Art sind, was wahrscheinlich das innerhalb der Familie Gewöhnliche ist. Die Anzahl der Kerne



wird jedoch nicht gross, gewöhnlich 3—4 (Fig. 66), nur bei *Anchusa sempervirens* steigt sie bisweilen bis auf 10. Die Zellen des Pollentapetums erfahren keine auffallenden Formveränderungen; sie sind parallelepipedisch und bilden eine plasmareiche Zellschicht um das fertile Antherengewebe. Periplasmodien werden nie gebildet. Vielleicht verdient das Aussehen der Tapetenzellen bei *Lycopsis* besonders erwähnt zu werden; sie sind langgestreckt, ziemlich gross und haben 2—4 Kerne. Im Plasma entsteht später eine (selten 2 bis mehrere) Vakuole, welche die Kerne auseinanderbringt, so dass je einer oder zwei in die Enden der Zellen zu liegen kommen. Durch diese Vakuolisierung und bipolare Verteilung der Kerne nehmen die Tapetenzellen eine überraschende Ähnlichkeit mit jungen Em-

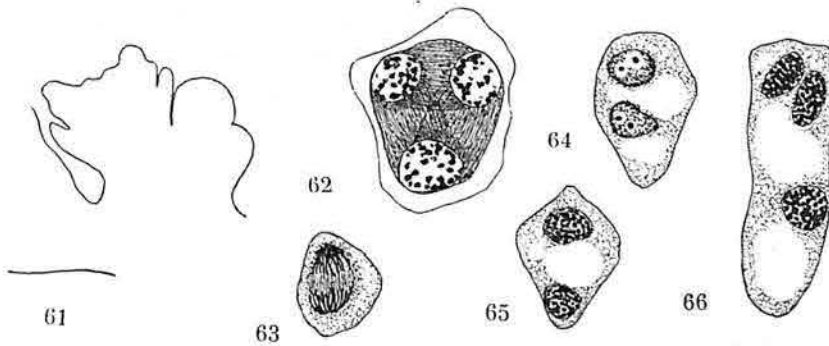


Fig. 61—66. *Lycopsis arvensis*. Fig. 61. Längsschnitt durch junge Blütenanlagen. Vergr. 50: 1. Fig. 62. Noch nicht fertige Pollentetrade. Vergr. 715: 1. Fig. 63—66. Zellen des Pollentapetums. Vergr. 530: 1; Fig. 66, 715: 1.

bryosäcken an (Fig. 64—66). Bekanntlich betrachtet ERNST (1908 a und b) die regelmässige Vakuolisierung und die Polarität der Embryosäcke als ein Argument für seine Auffassung über die verschiedenen Embryosacktypen und ihre Phylogenie, nach welcher die Embryosäcke unabhängig von ihrer Entstehungsweise völlig homologe Gebilde sein sollen. Abgesehen von den vielen anderen schwerwiegenden Einwänden, die gegen die Theorie von ERNST vorgebracht worden sind, scheint mir, dass das oben erwähnte Argument an Beweiskraft verliert, wenn man bedenkt, dass andere mehrkernige Zellen, wie die Tapetenzellen bei *Lycopsis*, oft eine bipolare embryosackähnliche Konstruktion annehmen. Die Bipolarität der Embryosäcke dürfte auch leicht mechanisch erklärt werden können. Da die Vakuolisierung gewöhnlich im Zentrum der oft etwas länglichen Embryosäcke und meist, nachdem die erste Kern-

teilung im Embryosack vorüber ist, beginnt, wird ja die Wahrscheinlichkeit einer regelmässigen bipolaren Verteilung der Kerne im Embryosack offenbar sehr gross. Hat die Hauptvakuole eine andere Lage oder ist der Zeitpunkt ihres Auftretens ein anderer, so kann die bipolare Verteilung leicht gestört werden. Es fehlt auch in der Literatur nicht an Angaben über »abnorme« Verteilung der Kerne im Embryosack.

Wenn die Pollentetraden fertig ausgebildet sind, beginnt die Degeneration der Tapetenzellen. Diese wird zuerst in den Kernen bemerkbar. Wir begegnen in diesen den Degenerationserscheinungen, die eine Karyorhexis kennzeichnen. Die chromatische Substanz ballt sich zu Klümpchen von verschiedenen Dimensionen zusammen. Diese Klümpchen ähneln oft den Chromosomen, und man gewinnt leicht die falsche Vorstellung, dass die Kerne in Teilung begriffen sind. Die folgenden Stadien der Kerndegeneration sind schwer zu verfolgen, da die ganze Plasmamasse der Tapetenzellen nun begierig Farbstoffe aufnimmt.

Die Reduktionsteilung der P.M.-Zellen scheint normal zu verlaufen und eilt immer der der E.M.-Zellen voraus. Bei *Lycopsis* sind z. B. die Mikrosporen schon gebildet, wenn die E.M.-Zellen sich in Prophasenstadien befinden. Die Pollenbildung geschieht nach dem simultanen Typ (Fig. 62). WILLE (1886) hat bei *Symphytum officinale* gefunden, dass eine P.M.-Zelle in abnormen Fällen fünf Pollenzellen bilden kann. Chromosomenzahlbestimmungen habe ich nur bei *Lycopsis arvensis* vorgenommen. In homotypischen Spindeln zählte ich bei dieser Art etwa 27 Chromosomen (haploid), was gut mit meinen Zählungen in Diakinesen der E.M.-Zellen übereinstimmt. WINGE (1917) gibt die Chromosomenzahl bei *Myosotis micrantha* zu 18—20, bei *M. versicolor* zu ca. 30 an. Die weitere Entwicklung der Pollenkörner habe ich nicht näher studiert. Die reifen Pollenkörner sind bei den *Borraginaceen* sehr klein, sphäroidisch mit zwei Durchbruchstellen für den Pollenschlauch.

### Entwicklung und Bau des Gynäceums. Gestalt und Orientierung der Samenanlagen.

Die Hauptzüge des Baues des charakteristischen *Borraginaceen*-Gynäceums — Arbeiten hierüber wurden von PAYER (1857), ROSANOFF (1866), EICHLER (1875), VAN TIEGHEM (1907) und

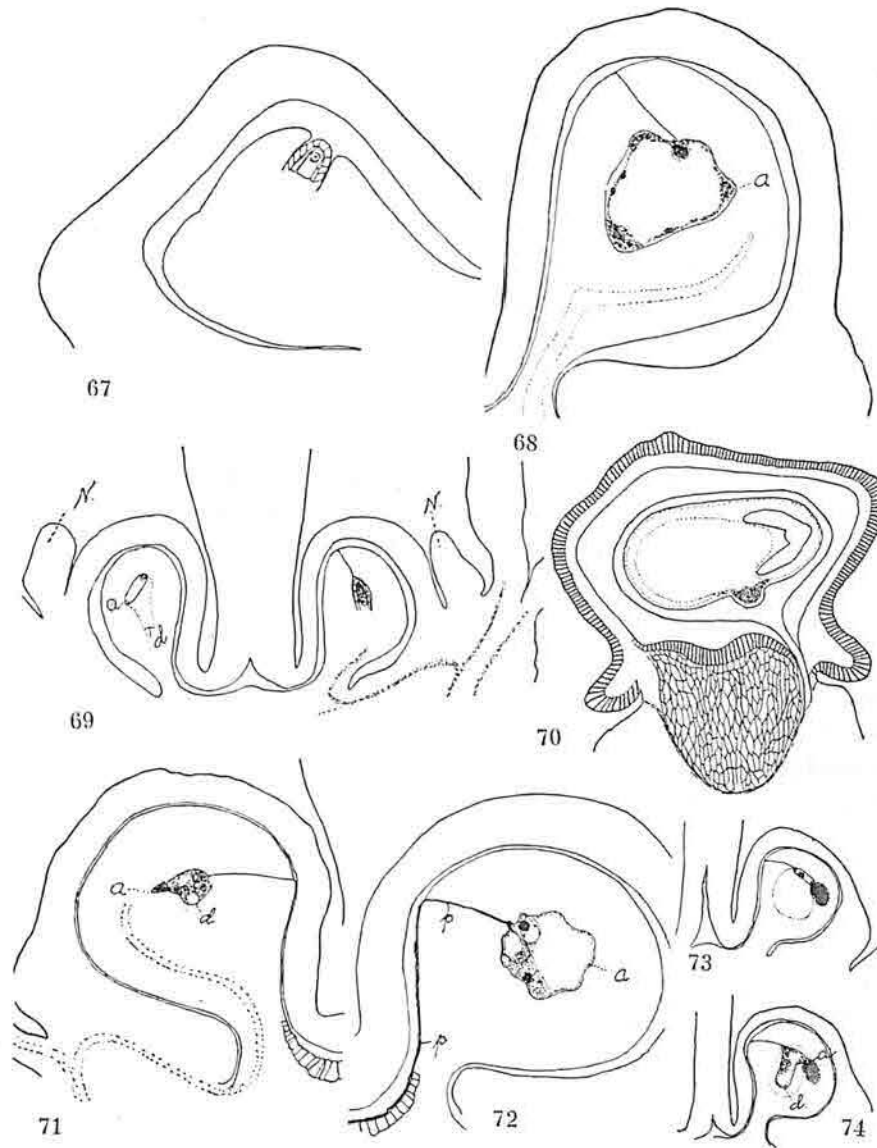


Fig. 67—68. *Borrago officinalis*. Mediane Schnitte durch die Klausen. Vergr. 40: 1. Fig. 69. *Pulmonaria officinalis*. Diagonaler Schnitt durch das Gynäceum mit Nektarien (N). Vergr. 65: 1. Fig. 70. *Nonnea nigricans*. Medianer Schnitt durch unreife Teilfrucht mit Pseudostrophiole. Vergr. 28: 1. Fig. 71—72. *Lycopsis arvensis*. Mediane Schnitte durch Klausen. Vergr. 85: 1. Fig. 73—74. *Symphytum officinale*. Schnitte durch Klausen. Vergr. 28: 1. [ $p$  = Pollenschlauch,  $a$  = Antipodenregion,  $d$  = Divertikelanlage.]

anderen ausgeführt — dürften dem Leser bekannt sein. Ich erinnere jedoch an Folgendes. Die Ränder der beiden medianen Fruchtblätter sind gegen das Zentrum des Gynäceums eingebogen und hier zusammengewachsen. Ursprünglich ist also der Fruchtknoten zweifächerig, aber sehr frühzeitig wird jedes Fach durch eine «falsche Scheidewand» in zwei geteilt. Diese entsteht dadurch, dass sich die mediane Partie der Karpellen gegen die Basis des Gynäceums einbuchtet. Gleichzeitig mit diesem Einfaltungsprozess wachsen die oberen Teile der Fruchtblätter, so dass die charakteristische, auf dem Diagonalschnitt S-förmige Umbiegung zustande kommt, wodurch die gynobasische Insertion des Griffels bedingt wird. Der Fruchtknoten wird also in vier Klausen eingeteilt, zwischen denen der Griffel sitzt. Jede Klausen entspricht ungefähr der einen Hälfte des Fruchtblattes. Bei der Gattung *Cerinthe* besteht der Fruchtknoten aus nur zwei Loben oder Klausen; dies beruht darauf, dass die falsche Scheidewand nicht durch einen Faltungsprozess entsteht, sondern als ein dünnes, seiner Konsistenz nach fast schwammiges Septum, das von der Rhachis der Fruchtblätter auswächst. Jede Lobe bei *Cerinthe* ist also zweifächerig. Nach VAN TIEGHEM (1907) und BRAND (1921) ist der Griffel bei den *Cynoglosseae* terminal. Diese Angaben haben sich jedoch als unrichtig erwiesen. Da die Klausen innerhalb dieser Gruppe niedrig und gewöhnlich abgeplattet sind und da ferner die Griffelbasis zu einem ungemein kräftigen kegelförmigen Gebilde, dem sogenannten Stylopodium, wird, mit welchem die Klausen eng vereinigt sind, so bekommt man leicht den Eindruck, dass der Griffel terminal sitzt. Die Entwicklungsgeschichte des Gynäceums bei den *Cynoglosseae* stimmt völlig mit der der übrigen *Borraginaceae* überein. Es erscheint mir ungereimt, von einem terminalen Griffel zu sprechen, wenn die Griffelbasis sogar mit der Blütenachse verwachsen ist. Wenn nun BRAND aus seiner unrichtigen Behauptung den Schluss zieht, dass die *Cynoglosseae* eine natürliche Anknüpfung an die *Heliotropioideae* darstellen, so liegt die Haltlosigkeit einer solchen Annahme auf der Hand. Bei *Cynoglosseae*, *Lithospermeae*, *Eritrichieae* und *Echium* ist das Mesophyll in zwei distinkte Gewebeschichten abgeteilt: eine äussere, kleinzellige mit zahlreichen Chloroplasten und eine innere grobmaschige ohne Chlorophyll. Eine Tendenz zu einer gleichartigen histologischen Differenzierung findet man

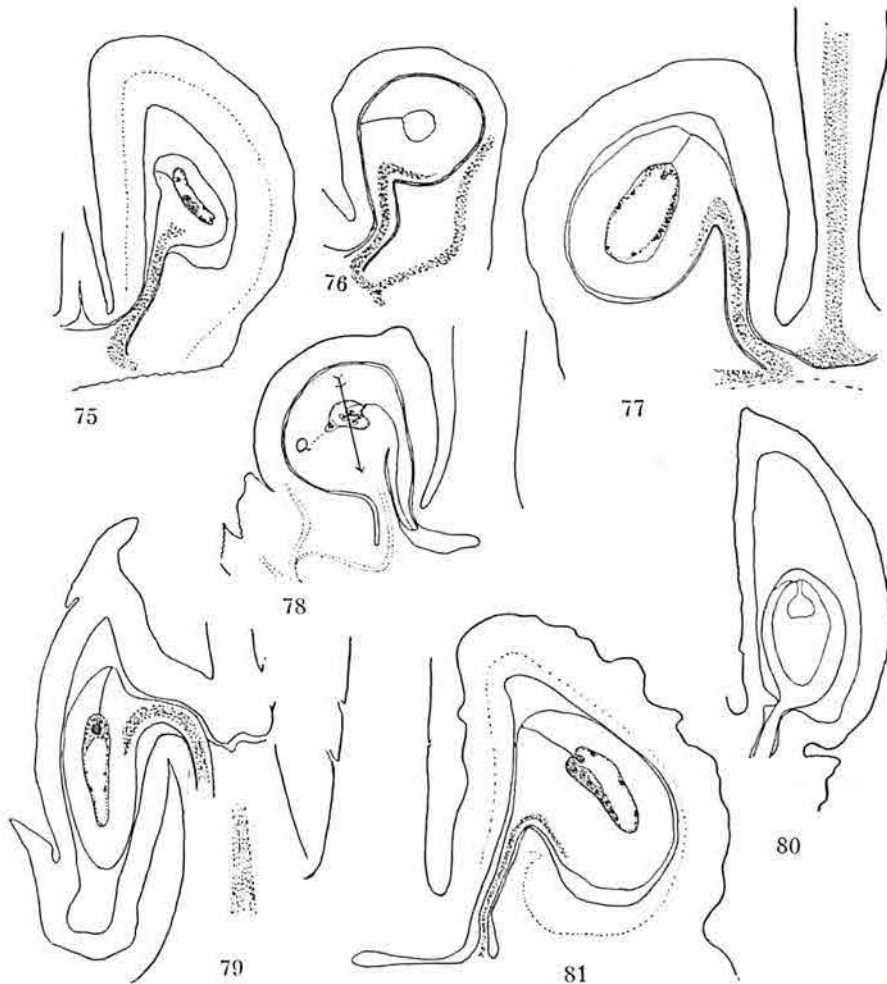


Fig. 75. *Lithospermum officinale*. Medianer Schnitt durch Klause. Vergr. 85: 1. Fig. 76–77. *Onosma echioides*. Fig. 76. Medianer Schnitt durch Klause zur Zeit der Befruchtung. Vergr. 40: 1. Fig. 77. Medianer Schnitt durch Klause. Der Embryosack mit Embryo und Endosperm. Vergr. 40: 1. Fig. 78. *Myosotis arvensis*. Medianer Schnitt durch Klause. Samenanlage mit befruchtungsreifem Embryosack. Integumentrostrum. Vergr. 85: 1. Fig. 79. *Lappula echinata*. Medianer Schnitt durch Klause. Vergr. 40: 1. Fig. 80. *Myosotis stricta*. Medianer Schnitt durch halbreife Teilfrucht. Vergr. 40: 1. Fig. 81. *Echium plantaginicum*. Medianer Schnitt durch Klause. Vergr. 40: 1.

auch bei den übrigen *Borraginaccen*, aber die Grenzzone ist dann immer sehr diffus.

Nektarien können fehlen oder sind kleine Diskusbildungen. Eine Ausnahme ist *Pulmonaria*, deren viergelappter Honigdiskus (Fig. 69 N) an die Anlage eines Blütenblattwirtels erinnert.

An der Basis jedes Fruchtblattrandes entwickelt sich eine Samenanlage. Jede der vier Klausen enthält eine Samenanlage. Fälle von Pleiomerie im Gynäceum kommen bisweilen vor. Bei *Lindlofia longiflora* und *Cynoglossum officinale* habe ich dreiblättrige resp. sechssamige Gynäcien gesehen. In diesem Zusammenhange will ich erwähnen, dass ich bei *Symphytum tuberosum* Blüten mit zwei gut entwickelten Gynäcien innerhalb einer gemeinsamen Hülle beobachtet habe; nach der Anzahl der Kronen- und Kelchblattzipfel zu urteilen, handelte es sich hier um Verwachsungen von zwei Blüten. Die Plazenten in den Gynäcien der *Borraginaceen* sind rudimentär (vgl. jedoch PAYER 1857), und es ist im übrigen nicht leicht, den genetischen Zusammenhang zwischen Samenanlage und Fruchtblatt festzustellen.

In den systematischen Handbüchern findet man die Angabe, dass die Samenanlagen der *Borraginaceen* anatrop oder hemianatrop mit gewöhnlich nach oben gerichteter Mikropyle sind. Bei der ganzen Gruppe *Cynoglosseae* sind die Samenanlagen anatrop, epitrop und liegend; die Mikropyle ist senkrecht gegen die Blütenachse gerichtet. Die Samenanlagen der *Anchuseen* können als hemianatrop oder hemitrop (vgl. GOEBEL 1923, S. 1721) mit gewöhnlich schräg auswärts-einwärts gerichteter Mikropyle bezeichnet werden (Fig. 68, 72, 73); bisweilen — so bei *Lycopsis* (Fig. 71) und *Symphytum* — ist die Mikropyle rechtwinklig zur Hauptachse der Blüte. Bei *Pulmonaria officinalis* (Fig. 69) zeigen die Samenanlagen eine Tendenz, orthotrop zu werden, worauf auch TULASNE (1855) hinweist. Dasselbe gilt für *Nonnea lutca*. Als hemitrop sind wohl die Samenanlagen bei *Lithospermum* (Fig. 75) zu betrachten. (GÜRKE's Figur in ENGLER-GILG's Syllabus ist nicht geglückt.)

Die Samenanlagen bei *Echium* (Fig. 81), *Cerithe* und *Onosma* (Fig. 76, 77) können nicht ohne weiteres als anatrop oder hemitrop rubriziert werden. Der Funiculus erreicht bei diesen Gattungen eine bemerkenswerte Länge und geht von dem vorderen Teil der hängenden Samenanlage aus. Anfänglich sind die Samenanlagen fast kugelförmig, wachsen aber nach der Befruchtung ansehnlich in ihrer morphologischen Längsrichtung. Dass der Funiculus bei den fraglichen Pflanzen eine so auffallende Länge erreicht, dürfte mit der Ausbildung einer wallförmigen Erhöhung (Fig. 77, 81) von der Basis der Fruchtblätter in Zusammenhang stehen. Eine gleichartige Orientierung wie bei den zuletzt genannten Gattungen

zeigen die Samenanlagen bei *Lappula* (Fig. 79), *Asperugo*, *Krynitzkya* und *Amsinckia*. Bei diesen Gattungen wird das Gynäceum von einer pfeilerförmigen Erhöhung der Blütenachse getragen (Fig. 79). Der Funiculus ist auch bei diesen Gattungen ziemlich lang, aber näher an der Mitte der hängenden Samenanlage befestigt. Das Aussehen der Samenanlagen bei *Myosotis* (Fig. 78) ist ziemlich abweichend, da das Integument rüsselförmig verlängert ist. Sie müssen aber doch als hemitrop bezeichnet werden. Die reifenden Samen wachsen in der Richtung, die der Pfeil auf Figur 78 angibt, und erhalten dadurch eine fast orthotrope Form (Fig. 80).

Im übrigen verweise ich auf meine schematischen Figuren, welche ein besseres Bild von der Gestalt und Orientierung der Samenanlagen geben als lange Beschreibungen. Von den bei den *Borraginaceen* vorkommenden Samenanlagetypen bin ich geneigt den anatropen als den primitivsten zu betrachten.

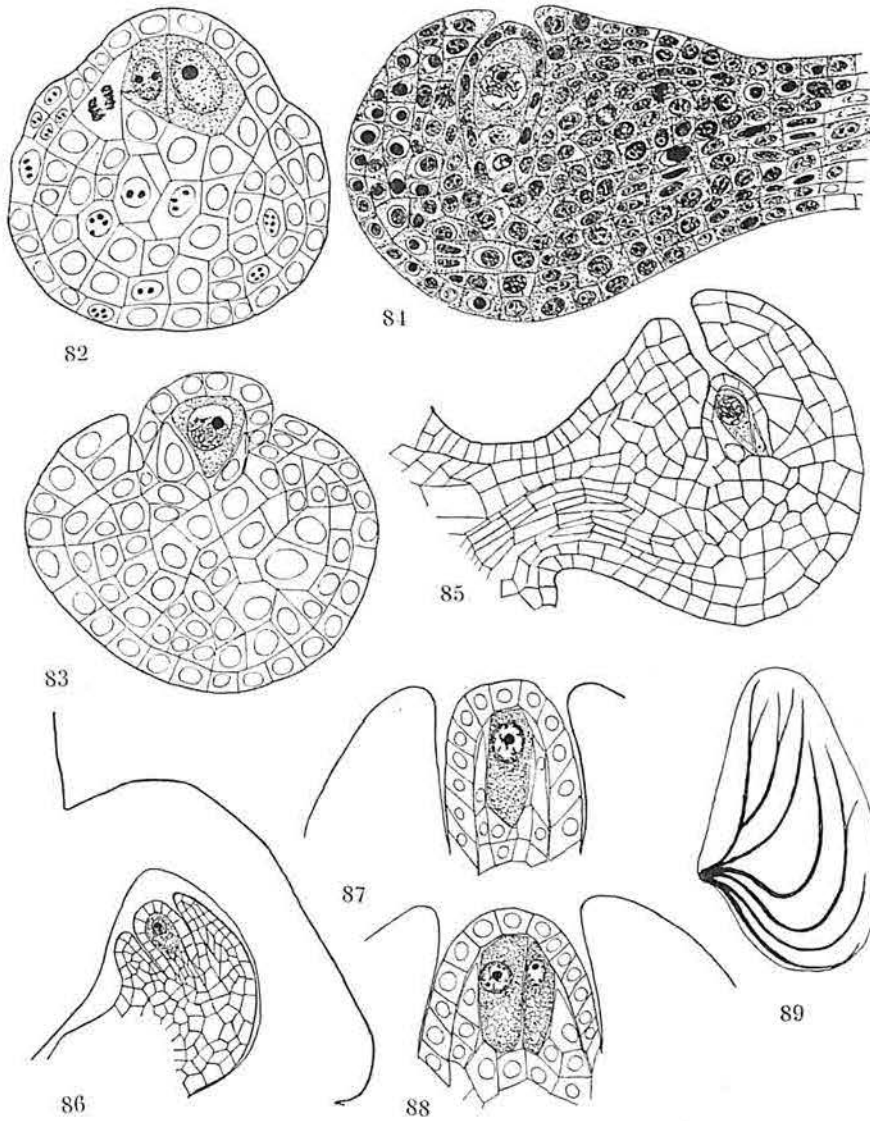
#### Entwicklung der Samenanlagen. Archespor, Nuzellus und Integument.

Die Samenanlagen treten zuerst als kleine Höcker an der Basis der Fruchtblattränder hervor. Sie verlängern sich und nehmen schnell an Wachstum zu. Frühzeitig erfahren sie eine bei verschiedenen Arten verschieden weit fortschreitende Krümmung, die bei den *Cynoglossean* in einer vollständigen Umbiegung resultiert. In der Spitze der Samenanlageknospe gibt nun eine subepidermale Zelle durch Grösse und Plasmareichtum ihre Archespornatur zu erkennen. Gleichzeitig kann man auch die Anlegung des einzigen Integuments beobachten. Wie gewöhnlich entsteht es durch perikline Teilungen in der Epidermis; wenigstens bei *Lycopsis arvensis* (Fig. 82, 83), *Borrago officinalis*, *Pulmonaria officinalis* und *Cynoglossum officinale* habe ich dies konstatiert. Die von dem Integument umgebene Gewebepartie verlängert sich und wird zum Nuzellus. Dieser gehört ausnahmslos dem tenuinuzellaten Typ an, was durch eine Anzahl beigefügter Figuren veranschaulicht wird (Fig. 82—88; 90—99). Nach einigen von CHATIN (1874) gegebenen Abbildungen zu urteilen hat *Borrago officinalis* einen Nuzellus von crassinuzellatem Typ, denn seine Figur 15, Taf. V zeigt, dass der Nuzelluspfeil oberhalb des Embryosackes aus mehreren Zellschichten

besteht, während das Integument nur zwei Zellschichten dick ist, und aus Fig. 16, Taf. V geht hervor, dass der Nuzellus noch persistiert, wenn der Embryosack einen mehrzelligen Embryo enthält. CHATIN's Figuren und Beobachtungen sind zweifellos fehlerhaft. Schon nach GUIGNARD's Figuren (1882, Taf. VI, Fig. 139; 1893) vermutete ich dies und konstatierte selbst mehrfach, dass die Samenanlagen typisch tenuinuzellat (Fig. 87, 88) und mit einem 10—15 Zellschichten dicken Integument versehen sind. Es ist nicht schwer, CHATIN's Irrtum zu erklären. In dem Integument von *Borrage* lassen sich zwei recht distinkte Schichten unterscheiden. Ich halte es für wahrscheinlich, dass CHATIN die Grenze zwischen diesen Integumentschichten als die Grenze zwischen Nuzellus und Integument betrachtet hat. WARMING's (1878, Taf. 13, Fig. 18—20) Figuren von *Symphytum orientale* und VESQUE's (1879, Taf. 21, Fig. 2) von *Trachystemon orientale* zeigen, dass diese beiden Arten tenuinuzellate Samenanlagen besitzen. Dass einzelne Epidermiszellen im Nuzellusgipfel in Ausnahmefällen eine perikline Teilung erfahren, ändert natürlich nichts an dem tenuinuzellaten Charakter der Samenanlagen.

Mit meiner Angabe, dass die Samenanlagen bei den *Borraginaceen* tenuinuzellat sind, habe ich indirekt gesagt, dass die Archesporzelle ohne irgend welche Teilung zur E.M.-Zelle wird. Diese wächst besonders in die Länge, und bald kann man im Kern die Vorbereitungen zu der Reduktionsteilung beobachten. In seltenen Ausnahmefällen kommen bei *Borrage officinalis* (Fig. 88) und *Lycopsis arvensis* (Fig. 82) zwei Archesporzellen vor. Einmal sah ich in einer Samenanlage von *Borrage officinalis* zwei Embryosäcke, einen einkernigen und einen zweikernigen, was zeigt, dass sich beide E.M.-Zellen weiterentwickeln können, mindestens bis zur Tetradenteilung einschliesslich. Unter der definitiven E.M.-Zelle bei *Lycopsis arvensis* findet man gewöhnlich einige grosse, plasmareiche Zellen, welche oft keilförmig zwischen die E.M.-Zelle und die Nuzellusepidermis vorspringen (Fig. 102—106). Vielleicht verdienen diese Zellen die Bezeichnung potentielle Archesporzellen. Bezüglich des Baues des Nuzellus will ich nur hinzufügen, dass die Nuzellusbasis bei verschiedenen Gattungen und Gruppen mehr oder weniger kräftig entwickelt sein kann. Bei *Echium* und den *Anchuseen* besteht die Nuzellusbasis nur aus einigen wenigen Zellen, welche, wie erwähnt, bei *Lycopsis* bisweilen den Charakter von





**Fig. 82—85.** *Lycopsis arvensis*. Fig. 82—83. »Tangentiale» Schnitte durch junge Samenanlagen. E.M.-Zellen. Anlegung des Integuments. Vergr. 500:1. Fig. 84. Junge Samenanlage. Integument, Nuzellus, E.M.-Zelle. Vergr. 220:1. Fig. 85. Etwas ältere Samenanlage. **Fig. 86.** *Lappula echinata*. Medianer Schnitt durch Fruchtknotenlobe mit junger Samenanlage. Vergr. 170:1. **Fig. 87—88.** *Borrage officinalis*. Fig. 87. Nuzellus mit einer E.M.-Zelle. Vergr. 400:1. Fig. 88. Zwei E.M.-Zellen. Vergr. 400:1. **Fig. 89.** *Nonnea rosea*. Verzweigte Gefästränge im Integument. Schematisch. Vergr. 18:1.

Archesporzellen annehmen. Die Seiten der Embryosackmutterzelle grenzen gewöhnlich unmittelbar an die Nuzellusepidermis. *Borrago officinalis* (Fig. 87, 88) bildet jedoch eine Ausnahme, denn die aus kleinzelligem Gewebe bestehende Nuzellusbasis ist bei dieser Art gut entwickelt, und an den Seiten ist die E.M.-Zelle durch mindestens eine Zellschicht von der Nuzellusepidermis getrennt. Abgesehen von kleineren Variationen verhalten sich die übrigen untersuchten *Borraginaceen* in dieser Hinsicht wie *Borrago*. Besonders die *Cynoglosseen* haben eine kräftige Nuzellusbasis (Fig. 91—94). Eine scharfe Grenze zwischen Nuzellus und Chalazagewebe besteht nicht.

Das einzige Integument wächst sehr schnell. Die Mikropyle ist schon geschlossen, ehe die heterotypische Teilung der E.M.-Zelle ausgeführt ist. Wenn der Tetradenteilungsprozess beendet ist, hat die Mikropyle ihre definitive Länge erreicht. Das Integument wird verhältnismässig dick und kräftig, was auch von HOFMEISTER (1858) und GUIGNARD (1882, 1893) hervorgehoben wird. Ich möchte hier betonen, dass eine Mantelschicht (Integument-tapetum) nie entwickelt wird; hierdurch weichen die *Borraginaceen* sowohl von den *Heliotropiaceen* als den *Hydrophyllaceen* ab. Das Integumentgewebe, das den Nuzellus oder später den Embryosack zunächst umgibt, besteht besonders auf der ventralen Seite der Samenanlage aus sehr grossen, unregelmässigen und plasmaarmen Zellen, die leicht von dem wachsenden Embryosack verdrängt und absorbiert werden, während das periphere Integumentgewebe kleinzelliger und plasmareicher ist. Gewöhnlich gehen diese Gewebeschichten ohne deutliche Grenzen ineinander über, aber bei den *Anchuseen* und besonders bei *Borrago* ist die fragliche Gewebedifferenzierung scharf ausgeprägt. Man kann wie GUIGNARD (1893) von einer externen und einer internen Integumentzone sprechen, von denen die erstere die Samenschale bildet, während die letztere verdrängt wird. Ich möchte auf eine interessante Organisation des Integumentes bei den *Cynoglosseen* und *Myosotis* hinweisen. Bei diesen ist der exostomale Teil des Integumentes in eine rüsselartige Verlängerung, ein Integumentrostrum, ausgezogen, die sich bis an die Griffelbasis erstreckt und besonders bei *Myosotis* (Fig. 78) eine imponierende Länge erreicht. Durch diesen Apparat können die Pollenschläuche, nachdem sie das Leitgewebe des Griffels verlassen haben, fast direkt in die Mikropyle hineinwachsen.

Von den Gefässträngen, die in die Kronen- und Staubblätter hinauslaufen, gehen auch Zweige in die Fruchtblätter und Samenanlagen hinein (Fig. 69, 71, 76—78, 79, 81). Der Gefässtrang, der den Funiculus durchzieht und dann bei verschiedenen Arten verschieden weit nach innen gegen die Chalaza vordringt, ist im Xylem mit feinen Spiralgefässen versehen. Bei *Lycopsis* und *Echium* ist der Gefässtrang schwach ausgebildet. Bemerkenswert ist, dass er sich in den Samenanlagen von *Borrago*, *Symphytum*, *Nonnea*, *Onosma*, *Cerithe* und den *Cynoglossen* in mehrere Zweige teilt, die in das Integument gehen. Über *Borrago* schreibt GUIGNARD (1893): »Lorsque l'ovule est parvenu adulte le faisceau conducteur du raphé se différencie et se ramifie avant d'atteindre la chalaze, en envoyant des branches dans la zone externe du tissu tégumentaire». Die Gefässtrangzweige verlaufen oberflächlich, unmittelbar unter der Epidermis des Integuments. Bei z. B. *Borrago* und *Lindelofia* kann man sieben Hauptzweige im Integument zählen, bei *Nonnea* sind es noch mehr. Fig. 89 von *Nonnea rosea* will das Gefässtrangsystem in der Samenanlage von der Seite gesehen zeigen. Um solche Bilder zu erhalten, verfuhr ich in folgender Weise. Soeben abgeschnittene Infloreszenzen liess ich Wasser aufsaugen, das intensiv mit Karmin gefärbt war. Nach einigen Stunden hatten auch die feinsten Gefässtrangverzweigungen der Samenanlagen den Farbstoff aufgenommen. An den auspräparierten Samenanlagen konnte dann das Gefässtrangsystem direkt beobachtet und schematisch abgebildet werden.

### Tetradenteilung und Embryosackbildung.

Aus einigen älteren Literaturangaben geht hervor, dass die E.M.-Zelle bei den *Borraginaceen* eine Tetradenteilung erfahren kann. Über *Borrago officinalis* schreibt VESQUE (1878, S. 256—257): »Le jeune sac embryonnaire du *Borrago officinalis* (Fig. 8, Pl. 13) est évidemment divisé en trois cellules». Es ist möglich, dass VESQUE eine aus drei Zellen bestehende »Tetrade» gesehen hat, aber die Figur, auf die er hinweist, scheint mir zweifelhaft, und seine Ausdrucksweise ist von der unrichtigen Auffassung beeinflusst, die er bezüglich der Entstehungsart des Embryosackes vertritt. Bei einer anderen von VESQUE (1879) untersuchten Art, *Trachystemon*

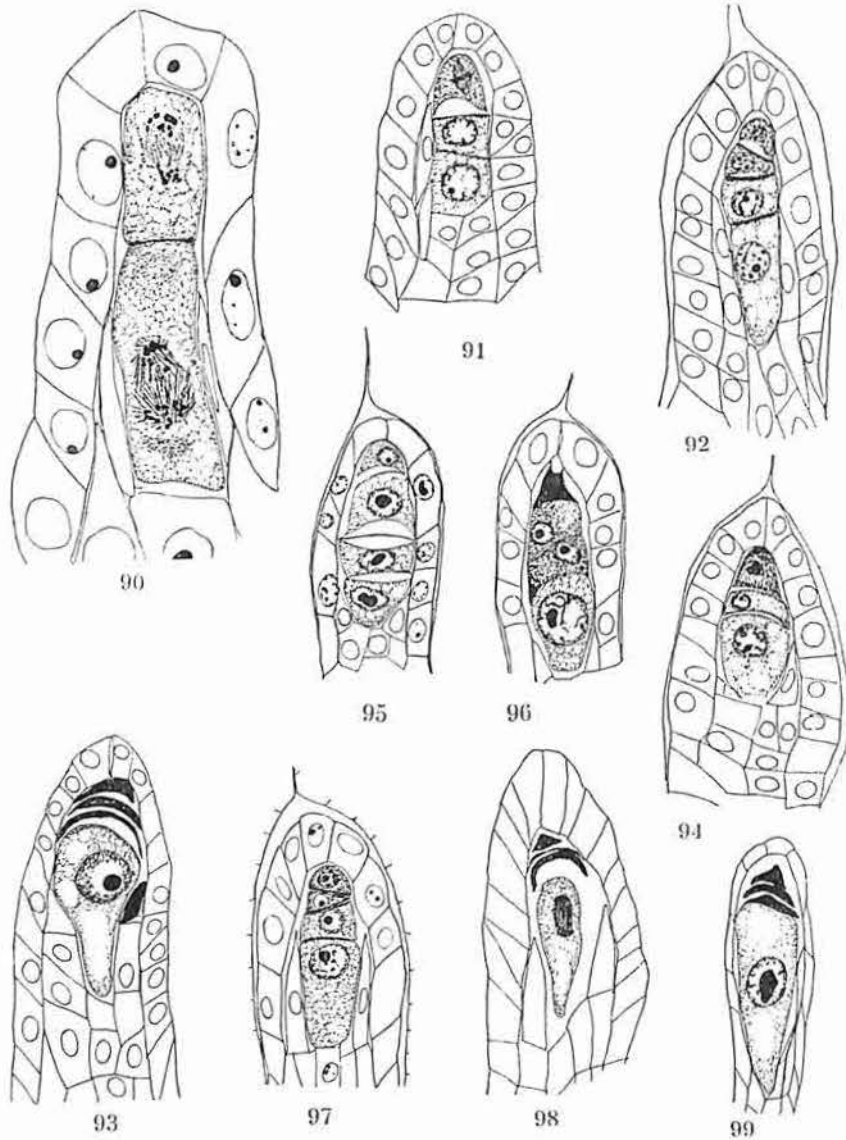


Fig. 90. *Nonnea lutea*. Nuzellus mit Dyadenkernen in Teilung. Vergr. 890: 1.  
 Fig. 91-94. *Cynoglossum officinale*. Nuzelli mit Makrosporentetraden. Fig. 91-92 Vergr. 715: 1. Fig. 93-94 Vergr. 640: 1. Fig. 95-96. *Pulmonaria officinalis*. Nuzelli mit Makrosporentetraden. Vergr. 400: 1. Fig. 97. *Lappula echinata*. Nuzellus mit Makrosporentetrade. Vergr. 890: 1. Fig. 98. *Lithospermum officinale*. Nuzellus. Obere Tetradenzellen degeneriert. Erste Teilung im Embryosack. Vergr. 715: 1. Fig. 99. *Alyosotis arvensis*. Nuzellus. Obere Tetradenzellen degeneriert. Einkerniger Embryosack. Vergr. 400: 1.

*orientale*. liegt die Sache klarer; aus seiner Fig. 2, Taf. 21 geht unzweifelhaft hervor, dass es sich hier um eine Makrosporentetrade handelt. Für *Borrago officinalis* konstatierte indessen GUIGNARD (1882, S. 173; Fig. 139) etwas später, dass die E.M.-Zelle geteilt wird »en deux cellules filles primaires, qui se partagent ensuite en quatre cellules filles secondaires (fig. 139). Parfois cependant la cellule fille primaire inférieure seule se subdivise: il n'y a alors que trois cellules superposées.« In einer späteren Arbeit (GUIGNARD 1893) bildet er auch eine Tetrade von *Borrago* ab. Bei der Mehrzahl der untersuchten *Borraginaceen* fand ich, dass beide meiotische Kernteilungen von Wandbildung begleitet sind und dass also die E.M.-Zelle in vier Tetradenzellen geteilt wird. Da der Tetradenteilungsprozess ganz regelmässig zu verlaufen scheint, dürfte es überflüssig sein, über die in meinen Präparaten vorkommenden Reduktionsteilungsstadien zu berichten. Bei folgenden Arten beobachtete ich normale Makrosporentetraden: *Symphytum officinale*, *Pulmonaria officinalis* (Fig. 95, 96), *Nonnea lutea* (Fig. 90), *Borrago officinalis*, *Lithospermum officinale* (Fig. 98), *Lappula echinata* (Fig. 97), *Myosotis arvensis* (Fig. 99), *Asperugo procumbens*, *Cerinthe major*, *Cynoglossum officinale* (Fig. 91—94). Die Makrosporen liegen gewöhnlich in einer Längsreihe geordnet; nur einmal fand ich bei *Cynoglossum officinale* eine sog. T-Tetrade. In seltenen Fällen, z. B. bei *Cynoglossum officinale* (Fig. 94), kann die obere Dyadenzelle ungeteilt bleiben. Die drei oberen Tetradenzellen fallen bald der Degeneration anheim, die chalazale dagegen nimmt an Wachstum zu und wird zum Embryosack. Im folgenden werden wir sehen, dass dieser in normaler Weise 8-kernig wird. Die meisten untersuchten *Borraginaceen* gehören, was die Embryosackentwicklung betrifft, dem sog. Normaltyp an. Die einzigen Ausnahmen bilden *Lycopsis arvensis* und *Anchusa officinalis*. Bei diesen beiden Arten verläuft die Embryosackbildung nach einem etwas abweichenden und abgekürzten Schema.

#### Tetradenteilung und Embryosackbildung bei *Lycopsis arvensis* und *Anchusa officinalis*.

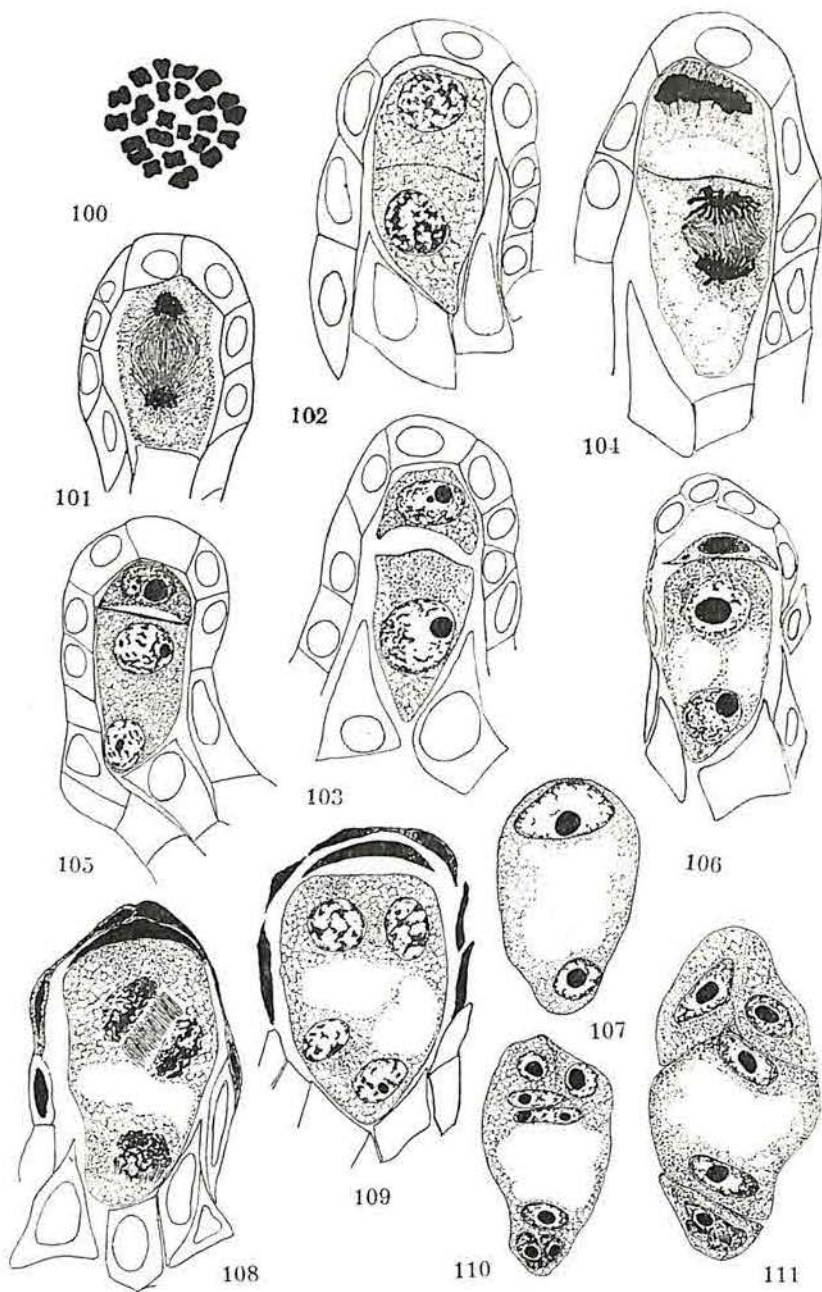
In einem Vortragsreferat (H. SVENSSON 1921, S. 137—138) habe ich bereits früher eine kurze Mitteilung über die Embryosackentwicklung bei *Lycopsis* gemacht.

Der Kern der langgestreckten, gewöhnlich gegen die Nuzellusbasis zugespitzten E.M.-Zelle erfährt ohne Zweifel eine normale heterotypische Teilung. Es ist nicht meine Absicht, näher auf die zytologischen Einzelheiten oder gar auf die karyologischen Streitfragen einzugehen; ich will in den folgenden Zeilen nur darauf hinweisen, dass ich bei *Lycopsis* mehrere für die heterotypische Teilung charakteristische Kernbilder beobachtet habe. Aus Gründen, die sich aus dem Folgenden ergeben, hielt ich es für wesentlich, bei *Lycopsis* den Charakter der Teilung der E.M.-Zelle zu untersuchen und zu prüfen, ob sie mit einer Chromosomenreduktion verbunden war oder nicht.

In sehr jungen E.M.-Zellen ist die chromatische Kernsubstanz in Form kleiner, runder oder länglicher Körner verteilt. Später trifft man Kerne, in denen das Chromatin in Gestalt unregelmässig verlaufender Fäden hervortritt, die stark tingierbare Verdickungen zeigen. Die folgenden präsynaptischen Stadien habe ich nicht beobachtet. Dagegen findet man sehr oft die charakteristische Synapsisphase, wo der stark kontrahierte und zusammengeballte Chromatinfaden — er scheint wenigstens kontinuierlich zu sein — auf der einen Seite der Kernmembran liegt. Auch wenn dieses Synapsisstadium seinen Höhepunkt erreicht hat, macht es in gut differenzierten Präparaten keine Schwierigkeit, die Fadenschlingen zu verfolgen. Die Kerne enthalten nur einen Nukleolus. Zahlreiche Präparate veranschaulichen schön die folgende Entwirrung des Synapsisknäuels, und das hierauf eintretende völlig ausgebildete Dolichonemastadium (Spirem) gehört neben dem Synapsisstadium zu den gewöhnlichsten Kernbildern. Später werden die Chromatinfäden deutlich doppelt. Auf Taf. I, Fig. 5 habe ich möglichst genau einen Kern in später Dolichonemaphase abgebildet; an einigen Stellen tritt die Doppelnatur des Chromatinfadens deutlich hervor. Die folgenden Stadien vor der Diakinese habe ich nicht gesehen. Das Diakinesenstadium dürfte von kurzer Dauer sein, denn es kommt in meinen Präparaten spärlich vor. Die Doppelchromosomen sind kurz und dick, bisweilen x-förmig. In Fig. 100 habe ich eine heterotypische Kernplatte abgebildet; alle Gemini waren in einem Schnitt gesammelt, und ich konnte ihre Anzahl zu 27 feststellen. In einigen anderen Metaphasenplatten habe ich gleichfalls gegen 27 Doppelchromosomen gezählt, und diese Zahl stimmt gut mit meinen Zählungen in homotypischen Kernplatten der Pollen-

mutterzellen überein. Bei meinen Versuchen, die Chromosomenzahl bei Teilungen von Nuzelluszellen zu bestimmen, konnte ich 40—50 Chromosomen zählen. Hierdurch scheint mir nachgewiesen zu sein, dass die Kernteilung der E.M.-Zelle mit einer Chromosomenreduktion verknüpft ist; die haploide Chromosomenzahl ist ungefähr 27.

Fig. 101 stellt ein heterotypisches Anaphasenstadium dar; mehrere der Spindelfäden enden blind im Zytoplasma. Auf die heterotypische Kernteilung folgt eine Teilung der E.M.-Zelle in zwei Dyadenzellen (Fig. 102, 103, Taf. III, Fig. 13, 14), die im Anfang ungefähr gleich gross sind. Die Querwand tritt zuerst als eine Zellplatte in einem Phragmoplasten auf. Die erstere wird besonders im Zentrum stark verdickt und intensiv von Lichtgrün gefärbt. Bis hierher stimmt die Entwicklung bei *Lycopsis* mit der bei den übrigen *Borraginaccen* überein, aber die Verschiedenheit zeigt sich nun darin, dass die untere Dyadenzelle ohne eine weitere Zellteilung den Embryosack konstituiert. Der untere Dyadenkern teilt sich (Fig. 104) — diese Teilung entspricht wohl einer homotypischen — aber eine Wand wird jetzt nicht gebildet. Bei *Smilacina racemosa* und *amplexicaulis*, bei denen gleichfalls eine Dyadenzelle direkt zum Embryosack auswächst, beobachtete MC. ALLISTER (1913 und 1914) nach der homotypischen Teilung Zellplatten, welche die Dyadenzellen temporär in Tetradenzellen teilen. Derartige ephemäre Zellplatten in der Dyade habe ich nicht bei *Lycopsis* gesehen. Die chalazale Dyadenzelle funktioniert nun als ein zweikerniger Embryosack, in welchem die beiden Kerne in einem noch unvakuolisierten Zytoplasma liegen (Fig. 105). Bald treten Vakuolen auf (Fig. 106), die gewöhnlich schon im Zweikernstadium des Embryosackes zu einem einzigen grossen zentralen Safttraum zusammenfliessen (Fig. 107). In zweikernigen Embryosäcken findet man oft eine augenscheinliche Grössendifferenz zwischen den beiden Kernen, und merkwürdig genug ist dann stets der mikropylare der grössere (Fig. 105, 107). Die obere Dyadenzelle zeigt früh Zeichen von Degeneration. Ihr Kern kann ausnahmsweise Ansätze zu einer Teilung machen (Fig. 104), gewöhnlich aber verbleibt er ungeteilt (Fig. 105, 106). Die ganze Zelle wird von dem schnell wachsenden Embryosack zusammengedrückt und verdrängt (Fig. 106; Taf. III, Fig. 15). Wenn der Embryosack vierkernig geworden ist, liegt diese Dyadenzelle als eine dunkelgefärbte, nekrotisierte Kalotte





**Fig. 100—111.** *Lycopsis arvensis*. Fig. 100. Heterotypische Kernplatte mit 27 Doppelchromosomen. Vergr. 1120:1. Fig. 101. Heterotypische Spindel in Anaphase. Vergr. 530:1. Fig. 102—103. Dyaden. Vergr. 715:1. Fig. 104. Dyadenkerne in Teilung. Vergr. 715:1. Fig. 105. Embryosack zweikernig, ohne Vakuole. Vergr. 530:1. Fig. 106. Embryosack zweikernig, mit Vakuolen. Die obere Dyadenzelle beginnt zu degenerieren. Vergr. 530:1. Fig. 107. Zweikerniger Embryosack mit verschiedengrossen Kernen. Vergr. 530:1. Fig. 108. Zweite Teilung im Embryosack. Die obere Dyadenzelle degeneriert. Vergr. 715:1. Fig. 109. Vierkerniger Embryosack. Die degenerierte Dyadenzelle noch sichtbar. Vergr. 715:1. Fig. 110. Achtkerniger Embryosack. Vergr. 400:1. Fig. 111. Die Zellbildung im Embryosack beendet. Vergr. 715:1.

über dem Sack (Fig. 108, 109). Später wird diese Kalotte ganz und gar verdrängt, und das gleiche Schicksal trifft die umgebende Nuzellusepidermis. Da der Embryosack achtkernig wird, folgt er bei seiner Entwicklung dem sog. *Scilla*-Typ (PALM 1915), der dadurch charakterisiert wird, dass zwei Makrosporenkerne, die aus einer heterotypischen Teilung hervorgegangen sind, an der Konstitution des Embryosackes teilnehmen und dass von der E.M.-Zelle bis zur Bildung des Eikerns vier Kernteilungen erforderlich sind.

Ausser bei *Lycopsis arvensis* entwickelt sich der Embryosack auch bei *Anchusa officinalis* nach dem *Scilla*-Schema. Zytologisch habe ich die letztgenannte Art nicht untersucht, aber dass der Embryosack aus der unteren Dyadenzelle hervorgeht und dass die obere degeneriert, ohne eine Kern- bzgl. Zellteilung durchzumachen, habe ich konstatieren können. Es besteht wohl kein Anlass zu der Annahme, dass die Kernteilung der E.M.-Zelle bei *Anchusa officinalis* von anderer Natur ist als bei *Lycopsis*.

Eine Embryosackentwicklung nach dem *Scilla*-Schema wurde zuerst von STRASBURGER (1879) bei *Allium fistulosum* beobachtet. Wegen der Entdeckungen der folgenden Jahre (von TREUB u. MELLINCK 1880, GUIGNARD 1882 u. s. w.) war man zu der Annahme geneigt, dass der *Scilla*-Typ hauptsächlich unter den Monokotylen verbreitet sei. Jetzt wissen wir, dass sich eine Embryosackentwicklung nach dem *Scilla*-Typ bei einer grossen Anzahl Pflanzenarten findet, die auf alle Hauptgruppen des Angiospermsystems verteilt sind. PALM (1915, S. 217—218) gibt in seiner Gradualabhandlung eine Zusammenstellung der hierher gehörigen Pflanzen, aber da diese Liste ziemlich unvollständig ist, halte ich es nicht für ganz unbegründet, wenn ich hier meine Aufzeichnungen über die Arten beifüge, die in ihrer Embryosackentwicklung dem *Scilla*-Schema folgen und der Kürze wegen als *Scilla*-Typen bezeichnet werden.

## Scilla-Typen.

*Compositae*: *Erigeron unalaschcensis*, *E. Coulteri*, *E. macranthus* (HOLMGREN 1919). [Innerhalb der Gattung *Erigeron* kommt der Normaltyp bei *E. bonariensis*, der *Peperomia*-Typ bei *E. crioccephalus* und *E. politus* (HOLMGREN 1919), der *Lilium*-Typ bei *E. dubius* (TAHARA 1921) vor.]; *Tanacetum vulgare* (PALM 1915); *Vittadinia triloba* (PALM 1922).

*Gesneriaceae*: *Rhytidophyllum crenulatum* (COOK 1907). [Nur in einem Falle fand COOK eine Entwicklung nach dem *Scilla*-Typ; gewöhnlich wird der Embryosack nach dem *Lilium*-Typ gebildet. Beide Angaben sind interessant und machen eine Kontrolluntersuchung wünschenswert.]

*Polemoniaceae*: *Polemonium coeruleum* (JÖNSSON 1880, S. 17).

*Verbenaceae*: *Avicennia officinalis* (TREUB 1883 b, S. 80).

*Borraginaceae*: *Lycopsis arvensis* (Verf.), *Achusa officinalis* (Verf.)

*Umbellatae*: *Bupleurum aurcum* (HÅKANSSON 1923). [Der letztgenannte Autor fand bei *Bupleurum junceum* und den meisten *Umbellaten* eine Entwicklung nach dem Normaltyp.]

*Leguminosae*: *Acacia rostellifolia*, *Lathyrus odoratus* (JÖNSSON 1880, S. 56), *Orobis* sp. bisweilen, *Cytisus laburnum* bisweilen, *Lupinus polyphyllus* bisweilen, *L. luteus* in der Regel (GUIGNARD 1881, S. 74 und 99) [Nach GUIGNARD'S Arbeit zu urteilen, gestaltet sich die Embryosackentwicklung unter den *Leguminosen* sehr verschieden.]

*Celastraceae*: *Euonymus latifolius* (JÖNSSON 1880, S. 36).

*Balsaminaceae*: *Impatiens sultani* (OTTLEV 1918, Taf. XIV, Fig. 8, 9) (JÖNSSON, 1880, fand drei Megasporen bei *Impatiens cristata*, vgl. jedoch Taf. IV, Fig. 3; RAITT, 1916, beobachtete vier Megasporen bei *Impatiens pallida*.)

*Datisceae*: *Datisca cannabina* (HIMMELBAUER 1909).

*Caryophyllaceae*: *Sabulina longifolia*? (FISCHER 1880, Taf. III, Fig. 21—23).

*Aizoaceae*: *Mesembryanthemum Ecklonis*, *M. bulbosum* (GUIGNARD 1882, S. 160) bisweilen?

*Chenopodiaceae*: *Chenopodium foetidum* (FISCHER 1880) bisweilen?

*Balanophoraceae*: *Balanophora elongata*? (ERNST 1913). Partiiell apogam.

*Loranthaceae*: *Viscum articulatum* (TREUB 1882), *Viscum album* (JOST 1888).

*Saururaceae*: *Saururus cernuus* (JOHNSON 1900 b).

*Salicaceae*: *Salix petiolaris*, *S. glaucophylla* und wahrscheinlich *S. discolor*, *S. tristis* und *S. cordata* (CHAMBERLAIN 1897). [JÖNSSON, 1880, fand eine Entwicklung nach dem Normaltyp bei einigen *Salix*-Arten. CHAMBERLAIN gibt an, dass die Embryosackentwicklung bei *Salix glaucophylla* und *discolor* wechseln kann: bisweilen *Lilium*-Typ und wahrscheinlich auch Normaltyp.]

*Orchidaceae*: *Gyrostachys gracilis*, *G. cernua* (PACE 1914) bisweilen. *Epipactis pubescens* (BROWN u. SHARP 1911) bisweilen. [Die Verhältnisse bei diesen Arten wechseln in überaus interessanter Weise. Der Embryosack scheint sich nämlich sowohl nach dem Normaltyp als nach dem *Scilla*- und *Lilium*-Typ entwickeln zu können.] *Epidendrum variegatum* (SHARP 1912, S. 374) bisweilen; gewöhnlich Normaltyp.

*Burmanniaceae*: *Burmannia candida* (ERNST u. BERNARD 1912 a), *Burmannia coelestis*: (ERNST 1909, ERNST u. BERNARD 1912 b) bisweilen? gewöhnlich apogam. [*Burmannia Championii* (ERNST u. BERNARD 1912 a) und *B. javanica* (JOHOW 1889; BERNARD u. ERNST 1909) bilden Tetraden.]

*Araceae*: *Atherurus attenuatus*, *Arum maculatum* (JÖNSSON, 1880), *Arisaema triphyllum*? (MOTTIER 1892) [PICKET, 1913, beschreibt jedoch eine voll ausgebildete Tetrade bei derselben Art. Die Spindeln in den Dyadenzellen können transversal liegen, so dass »we might expect the formation of two parallel rows of two megaspores each«. Nach GOW's, 1908, Angaben lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, welchem Typ *Arisaema triphyllum* angehört]. *Nephtythis Gravenreuthii*? (GOW 1908). [Über diese Art schreibt GOW, S. 36: »The hypodermal cell usually gives rise to two sporogenous cells; and one case of three sporogenous cells was discovered. In every case when observation was possible, the outer sporogenous cell developed the embryo-sac«. *Nephtythis Daraquiniana* bildet Tetraden.] *Homalonema argentea*? (GOW 1913). *Dieffenbachia seguine* (CAMPBELL 1900). [Ich weise hier auf die ungemein variablen Verhältnisse bei *Aglaonema commutatum* (CAMPBELL 1900, 1903) hin. Vermutlich kann die Entwicklung des Embryosackes bei dieser Art nach dem *Scilla*-Schema verlaufen. Die *Araccen* erfordern eine weitere Untersuchung.]

*Lemnaceae*: *Lemna trisulca* (JÖNSSON 1880) [CALDWELL, 1899, hält es für wahrscheinlich, dass die Embryosackentwicklung bei *Lemna minor* dem *Lilium*-Typ folgt].

*Palmaceae*: *Chamaedorca latifolia*: (JÖNSSON 1880).

*Commelinaceae*: *Commelina stricta* (GUIGNARD 1882).

*Liliaceae*: *Allium fistulosum* (STRASBURGER 1879); *Allium odorum* (SCHÜRHOFF 1922); *Agraphis patula* (TREUB u. MELLINK 1880); *A. campanulata*, *A. nutans* (GUIGNARD 1882), *Convallaria majalis*? (WIEGAND 1900, vgl. SCHNIEWIND-THIES 1900), *Galtonia candicans* (SCHNIEWIND-THIES 1900) bisweilen, gewöhnlich Normaltyp; *Ornithogalum pyrenaicum* (GUIGNARD 1882); *Paris quadrifolia* (ERNST 1902); *Scilla sibirica* (SCHNIEWIND-THIES 1900), *S. campanulata*, *S. hyacinthoides* var. *coerulea* (MC. KENNEY 1904), *Smilacina racemosa* (MC. ALLISTER 1913), *S. amplexicaulis* (MC. ALLISTER 1914). [Bei *Smilacina stellata* und *sessifolia* hat MC. ALLISTER (1909, 1914) einen eigentümlichen und interessanten *Lilium*-Typ beschrieben]. *Streptopus roseus* (MC. ALLISTER 1914) gewöhnlich, bisw. Normaltyp. *Trillium grandiflorum* (ERNST 1902), *T. cernuum* (HEATLEY 1916). [Nach CHAMBERLAIN, 1898, soll *T. recurvatum* Tetraden bilden. Doch wird diese Angabe mit Recht von HEATLEY bezweifelt].

[Unter den *Scilla*-Typen führt PALM, 1915, auch *Tulipa* (SCHNIEWIND-THIES 1900) an. Dies muss jedoch auf einem Irrtum beruhen, denn sowohl SCHNIEWIND-THIES als früher GUIGNARD, 1900, und ERNST, 1901, haben einen *Lilium*-Typ bei *Tulipa*-Arten konstatiert.]

*Amaryllidaceae*: *Narcissus Tacetta* [TREUB u. MELLINK 1880, GUIGNARD 1882], *N. micranthus* (GUIGNARD 1882), *Crinum latifolium* (nach Mitteilung von lic. phil. H. STENAR).

*Gramineae*: *Melica nutans*, *M. altissima* (FISCHER 1880), *Cornucopiae nocturnum* (GUIGNARD 1882).

In mein Verzeichnis, das gleichfalls keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen kann, habe ich auch Arten aufgenommen, betreffs deren eine gewisse Unsicherheit herrscht, ob sie hierher gehören oder nicht. Dies dürfte besonders für die Arten gelten, welche nicht nach modernen mikrotomtechnischen Methoden untersucht wurden. Doch möchte ich hervorheben, dass sich die Angaben von Forschern wie GUIGNARD und JÖNSSON durch erstaunliche Korrektheit auszeichnen, obgleich ihnen bei ihren in den achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts ausgeführten Untersuchungen die verbesserten Hilfsmittel einer späteren Zeit fehlten. Einige

Angaben jüngeren Datums erscheinen ebenfalls unwahrscheinlich. Doch dürfen sie nicht ohne schwerwiegende Gründe ausgeschlossen werden, und solche Gründe können in diesem Falle wohl nur erneute, sorgfältige Kontrolluntersuchungen liefern. Dass man aus diesen indes nur vorsichtige Schlüsse ziehen darf, geht daraus hervor, dass der Embryosacktyp zweifellos nicht nur innerhalb derselben Familie oder Gattung, sondern bei ein und derselben Art wechseln kann.

Wie soll man sich nun die phylogenetische Entstehung eines solchen Embryosacktyps, wie ich ihn bei *Lycopsis* und *Anchusa* gefunden habe, vorstellen? Darüber, dass er nicht als primitiv betrachtet werden kann, dürften die Meinungen nicht geteilt sein, und dass der *Scilla*-Typ aus dem Normaltyp hergeleitet werden muss, ist wohl auch sehr wahrscheinlich. Aber wie man den Übergang zwischen diesen beiden Typen auffassen und erklären soll, darüber sind sich die Forscher nicht einig. Es würde zu weit führen, dieses Problem hier eingehend zu erörtern, besonders da es eng mit einem anderen grösseren zusammenhängt, nämlich der Frage, wie die von dem Normaltyp abweichenden Embryosacktypen überhaupt zu deuten sind. Hier stehen sich hauptsächlich zwei Auffassungen und Erklärungshypothesen gegenüber, von denen die eine besonders an den Namen von ERNST (1908 a und b u. s. w.), die andere an den von COULTER (1908) geknüpft ist. Dem embryologisch geschulten Leser hat nicht entgehen können, dass ich mich bei der Beschreibung der Embryosackentwicklung bei *Lycopsis* der COULTER'schen Auffassung genähert habe. Diese erscheint mir nämlich als am besten begründet, und die letzten Ergebnisse der Embryologie stehen zweifellos mit ihr am besten in Einklang. Es liegt nicht innerhalb des Rahmens dieser Abhandlung, diese in der Literatur so oft behandelten Streitfragen näher zu erörtern. Ich verweise hierfür auf den allgemeinen Teil in PALM's (1915) Abhandlung. Zuletzt hat RUTGERS (1923) diese Fragen eingehend behandelt und auch einige neue Anregungen gegeben, deren Wert mir jedoch überaus problematisch erscheint. Ich hoffe, in einer anderen Arbeit hierauf zurückkommen zu können.

Ich will hier darauf hinweisen, dass man bei mehreren apogamen Pflanzen — HOLMGREN (1919) fasst sie zu der sog. *Taraxacum*-Gruppe zusammen — wie *Chondrilla juncea* (ROSENBERG 1912), *Taraxacum officinale* (JUEL 1905, SCHIKORPATOW 1910), *T. al-*

*bidum* (OSAWA 1913 a), *Hieracium flagellare*, *H. excellens* bisweilen (ROSENBERG 1907), *Wikstroemia indica* (STRASBURGER 1909) eine Embryosackentwicklung findet, die grosse Übereinstimmungen mit dem *Scilla*-Typ zeigt. Auch bei diesen Pflanzen werden durch die Teilung der E.M.-Zelle zwei Zellen gebildet, von denen sich die eine zu einem achtkernigen Embryosack entwickelt. Der grosse Unterschied liegt indessen darin, dass die Kernteilung der E.M.-Zelle bei diesen nicht mit einer Chromosomenreduktion verbunden ist, wie es bei einer Entwicklung nach dem *Scilla*-Schema der Fall sein muss. Jetzt ist klar, weshalb ich Wert darauf gelegt habe, den Charakter der Kernteilung der E. M.-Zelle bei *Lycopsis* zu untersuchen. Es ist zu bemerken, dass von den oben als »*Scilla*-Typen» angeführten Pflanzen nur eine geringe Anzahl bezüglich der Kernteilung der E.M.-Zelle zytologisch untersucht wurde. Dies geschah nur bei *Burmammia candida*, *Paris quadrifolia*, *Trillium grandiflorum*, *Smilacina racemosa*, *Scilla sibirica*, *campanulata*, *hyacinthoides* var. *coerulea* und *Convallaria majalis*. Bezüglich der übrigen besteht jedoch kein Grund zu der Annahme, dass sie keinen normalen Kernphasenwechsel haben.

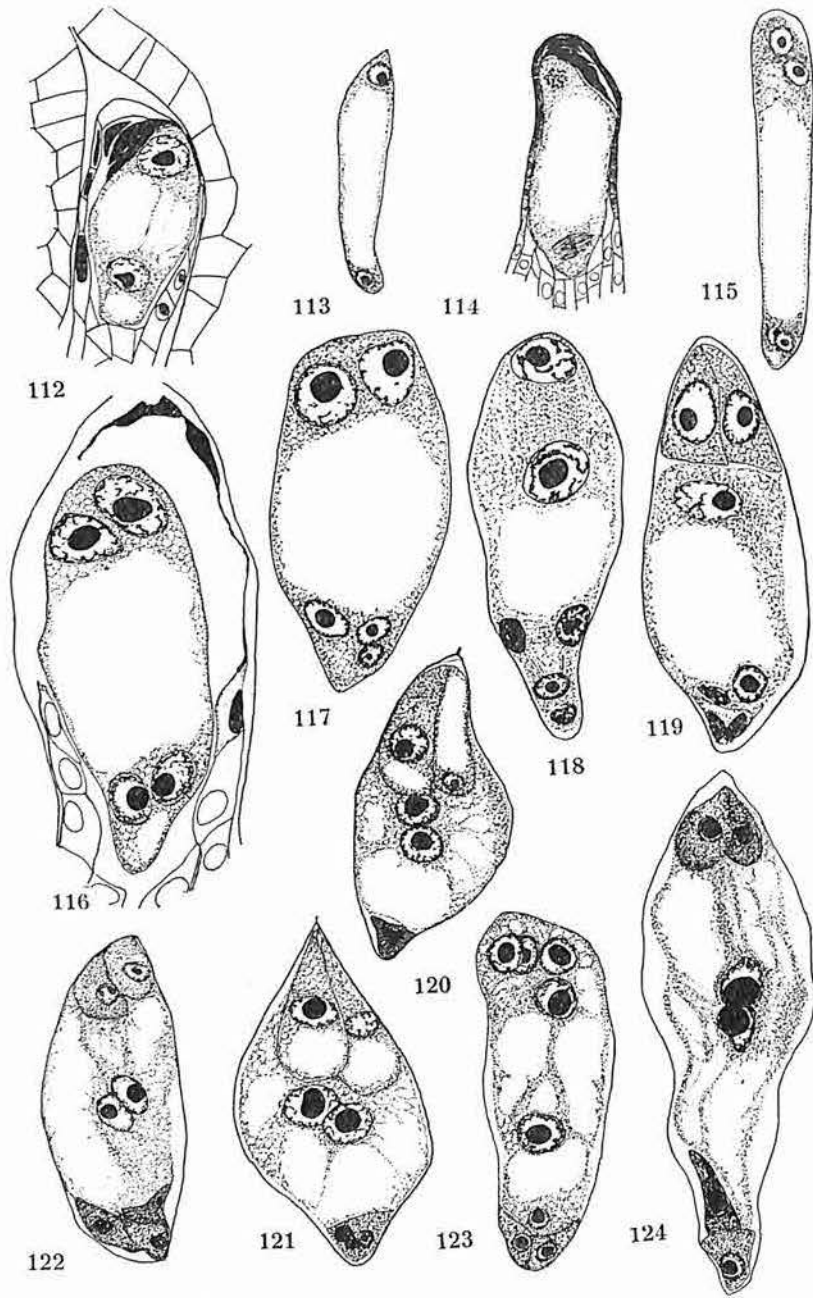
Die Ursache und die Erklärung für den Entwicklungsverlauf des Embryosackes bei den zur *Taraxacum*-Gruppe gehörenden Pflanzen hat man gewöhnlich im Ausbleiben der Reduktionsteilung suchen wollen (vgl. HOLMGREN 1919, S. 93). Eine solche Annahme ist jedoch nicht notwendig. Eine andere mögliche und als Arbeitshypothese brauchbare Erklärung liegt in der Annahme, dass schon die sexuellen Stammformen der fraglichen apogamen Pflanzen eine Embryosackentwicklung nach dem *Scilla*-Typ besaßen. Als aus irgend einem Grunde die Chromosomenreduktion ausblieb, die wohl die Apogamie ermöglichte, beeinflussten diese Veränderungen in dem Kernteilungsprozess der E.M.-Zelle nicht den Embryosacktypus im übrigen. Eine gleichartige Erklärungshypothese kann man bezüglich der Embryosacktypen aufstellen, die man bei den apogamen Pflanzen der *Alchemilla*- und *Antennaria*-Gruppe (HOLMGREN 1919) findet und denen bei sexuellen Pflanzen der Normal- bzgl. *Lilium*-Typus entspricht. Ich weiss, dass sich gegen diese Erklärungsversuche viele Einwände erheben lassen. Es wäre zweifellos eine Stütze für meine Hypothesen, wenn man innerhalb der Gattungen mit sowohl apogamen als sexuellen Arten entsprechende Embryosacktypen fände. Unsere bisherige Erfahrung zeigt, dass dies meist

nicht der Fall ist. Doch muss zugegeben werden, dass unsere Kenntnis der Embryosackentwicklung innerhalb solcher Gattungen sehr gering ist. Indes dürften die Verhältnisse bei den *Eualchemillen* (MURBECK 1901, STRASBURGER 1904), *Thalictrum purpurascens* (OVERTON 1904) und *Houttuynia cordata* (SHIBATA u. MIYAKE 1908) zeigen, dass das Ausbleiben der Reduktionsteilung nicht notwendig den Embryosacktyp zu beeinflussen braucht. Es ist hier von Interesse, darauf hinzuweisen, dass innerhalb der Gattung *Erigeron* sowohl der *Antennaria*-Typ (*E. cfr. annuus*: HOLMGREN 1919) als der *Lilium*-Typ (*E. dubius*: TAHARA 1921) vertreten sind.

### Die weitere Entwicklung des Embryosackes bis zur Befruchtungsreife.

Wie bereits bemerkt, wird der Embryosack in gewöhnlicher Weise durch drei sukzessive Kernteilungen achtkernig, mag er nun aus der chalazalen Tetradenzelle, wie bei der Mehrzahl der untersuchten *Borraginaceen*, oder aus der unteren Dyadenzelle, wie bei *Lycopsis* und *Anchusa*, entstehen. Eine kurze, aber richtige Beschreibung des Embryosackes und seiner Entwicklung bei *Borrigo officinalis* hat GUIGNARD (1882) gegeben. Andere Forscher, die sich mit dem Bau des Embryosackes bei den *Borraginaceen* beschäftigt haben, sind HOFMEISTER (1858), ROSANOFF (1866), VESQUE (1878, 1879), JÖNSSON (1880) und LÖTSCHER (1905). Wie wir sehen werden, sind ihre kurzen] Notizen zum grossen Teil fehlerhaft. VESQUE's Beobachtungen sind durch seine unrichtige Auffassung beeinflusst, dass sämtliche Tetradenzellen (cellules-mères spéciales) an der Bildung des Embryosackes teilnehmen.

Über die früheste Entwicklung des Embryosackes bei *Lycopsis arvensis* und *Anchusa officinalis* habe ich schon berichtet. Die homotypische Kernteilung bei diesen ist gleichzeitig die erste Teilung im Embryosack. Die Figuren 108—110 zeigen die weitere Entwicklung desselben bei *Lycopsis* bis zum Achtkernstadium einschliesslich. Der Embryosack ist ziemlich plasmareich. Die Verhältnisse bei *Anchusa* sind völlig gleichartig; wie bei *Lycopsis* kann man bei dieser Art konstatieren, dass die mikropylaren Kerne die chalazalen an Grösse übertreffen (Fig. 116). Die obere Dyadenzelle wird früher absorbiert als bei *Lycopsis*. Im achtkernigen Sack tritt sehr schnell Zellbildung ein (Fig. 111).

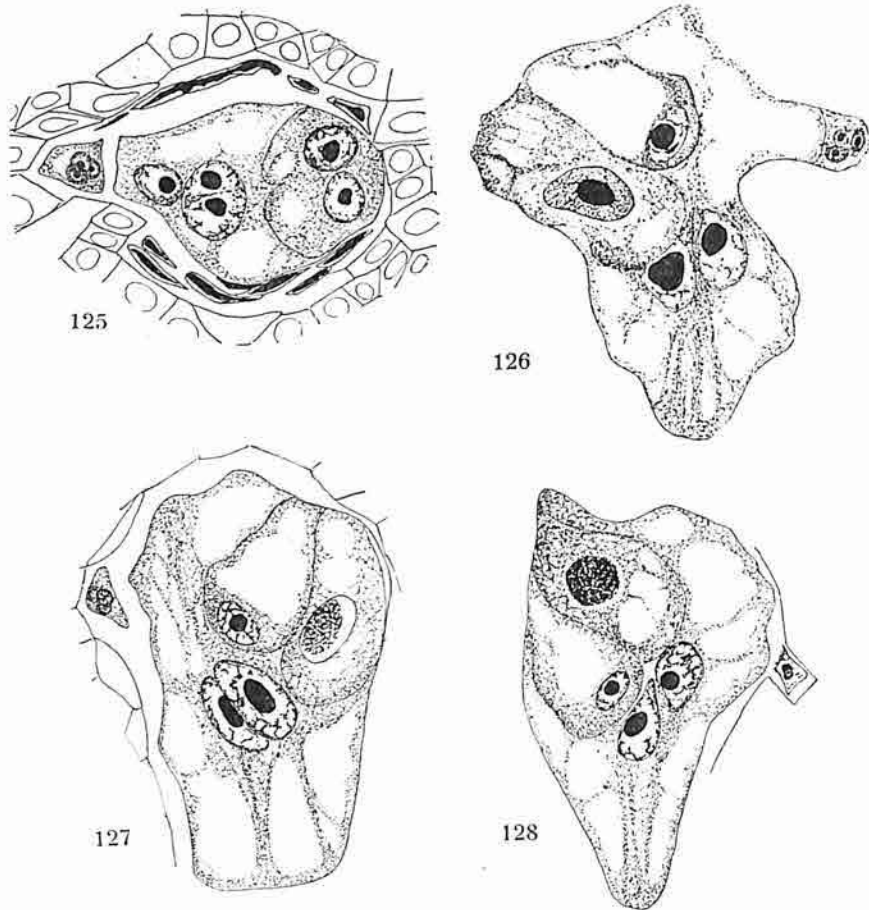




**Fig. 112.** *Myosotis arvensis*. Zweikerniger Embryosack. Vergr. 715: 1. **Fig. 113—114.** *Symphytum officinale*. Fig. 113. Zweikerniger Embryosack. Vergr. 260: 1. Fig. 114. Zweite Kernteilung im Embryosack. Vergr. 450: 1. **Fig. 115.** *Asperugo procumbens*. Vierkerniger Embryosack. Vergr. 715: 1. **Fig. 116.** *Anchusa officinalis*. Vierkerniger Embryosack. Vergr. 625: 1. **Fig. 117—119.** *Echium plantagineum*. Fig. 117. Junger Embryosack mit fünf Kernen. Fig. 118. Junger Embryosack mit sechs Kernen. Fig. 119. Die Zellbildung im Embryosack beendet. Vergr. 825: 1. **Fig. 120—121.** *Echium creticum*. Embryosäcke mit Antipodenzellen. Vergr. 530: 1. **Fig. 122.** *Myosotis arvensis*. Embryosack mit Antipoden. Vergr. 715: 1. **Fig. 123—124.** *Lithospermum officinale*. Vergr. 715: 1. Fig. 123. Junger achtkerniger Embryosack. Fig. 124. Etwas älteres Stadium.

Ehe ich zu einer Beschreibung des fertigen Embryosackes übergehe, will ich mit einigen Worten die früheren Entwicklungsstadien bei den zum Normaltyp gehörenden Arten berühren. Bei diesen gibt die unterste Makrospore bald ihre Embryosacknatur zu erkennen. Sie wächst schnell, besonders in die Länge, und die Vakuolenbildung tritt ein, wenn die erste Kernteilung abgeschlossen ist (Fig. 112, 113). Bisweilen treten schon früher kleine, diffuse Vakuolen auf, aber sie fliessen später mit dem grossen zentralen Safttraum zusammen, der die beiden primären Kerne trennt. Die drei oberen Tetradenzellen sind unterdessen degeneriert und zusammengedrückt worden, das gleiche Schicksal trifft nun auch die äussere Zellschicht des Nuzellus. Bisweilen durchbricht der Embryosack den Nuzellus an der Seite (Fig. 112, 116). Die folgenden Kernteilungen verlaufen im allgemeinen simultan (Fig. 114). Eine Ausnahme von dieser Regel bildet *Echium plantagineum*, bei dem die Kernteilungen in der mikropylaren Region des Embryosackes wesentlich verspätet sind (Fig. 117, 118). Dies hängt vielleicht damit zusammen, dass die mikropylaren Kerne 10—20-mal grösser sind als die chalazalen. Handgreifliche Grössendifferenzen zwischen den Kernen in den beiden Polen des Sackes habe ich auch bei *Asperugo procumbens* (Fig. 115) und *Lithospermum officinale* gefunden. Wenn das Stadium mit acht freien Kernen erreicht ist, sind nicht nur alle Reste des Nuzellus und der drei apikalen Tetradenzellen spurlos verschwunden, sondern es hat auch die Absorption des umgebenden Integumentgewebes begonnen. Das Zytoplasma ist besonders im oberen Teil der Embryosäcke angehäuft, und hier werden bald die drei Zellen des Eiapparates gebildet, unter denen der obere Polkern liegen bleibt. In der Antipodalregion weicht der untere Polkern bald durch zunehmende Grösse von den drei übrigen diffus gefärbten Antipodenkernen ab.

*Der Eiapparat:* Nach HOFMEISTER (1858) und ROSANOFF (1866) kommen nur zwei «Keimbläschen» im Gipfel des Embryosackes vor, eine Angabe, die jedoch unrichtig ist. Wie gewöhnlich besteht der Eiapparat aus drei Zellen, die anfänglich gleich,



**Fig. 125–128.** *Lycopsis arvensis*. Fig. 125. Embryosack mit Anlage des Seitendivertikels. Vergr. 520:1. Fig. 126. Späteres Embryosackstadium mit grossem Divertikel. Vergr. 500:1. Fig. 127–128. Befruchtungsreife Embryosäcke. Vergr. 500:1.

fast isodiametrisch oder schwach gegen die Mikropyle zugespitzt und mit einem dichten, nicht vakuolisierten Plasma gefüllt sind (Fig. 111, 119, 122, 124). Bald tritt eine Differenzierung in eine Eizelle und zwei Synergiden ein.

Die Eizelle nimmt das gewöhnliche Aussehen an; sie besitzt

eine apikale Vakuole, der Kern ist in das basal angehäuften Plasma eingebettet (Fig. 120, 121, 126—128, 130 u. a.) Eine andere Gestalt zeigt die Eizelle in dem in Fig. 144 abgebildeten, schon befruchteten Embryosack von *Nomica nigricans*; der Kern liegt hier zentral in der mit mehreren Vakuolen versehenen Eizelle. Die Kerndimensionen der Eizelle und der Synergiden sind gewöhnlich ungefähr gleich. Bei *Echium creticum* (Fig. 120), *Lycopsis* (Fig.

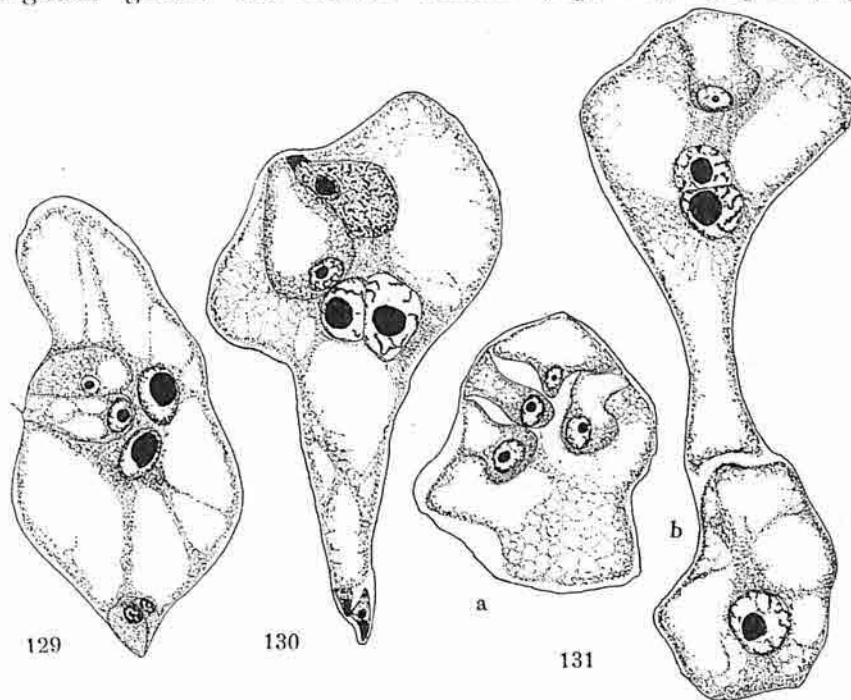


Fig. 129. *Borrago officinalis*. Embryosack mit Antipoden. Vergr. 260: 1. Fig. 130. *Cynoglossum officinale*. Embryosack. Vergr. 505: 1. Fig. 131. a. und b. *Lindlofia longiflora*. Abnormer Embryosack mit fünf »Eizellen« und einem Riesenantipoden. Vergr. 505: 1.

126—128) und *Nomica* (Fig. 144) ist der Eikern jedoch auffallend kleiner als die Synergidenkerne, bei den *Cynoglossen* (Fig. 130), *Borrago officinalis* (Fig. 129) und *Myosotis arvensis* (Fig. 171) verhält es sich umgekehrt.

Das Aussehen der Synergiden kann bei verschiedenen Gattungen und Arten in bezug auf Grösse, Form und Vakuolisierung wechseln. Synergiden von der typischen, birnenförmigen Gestalt mit einer grossen basalen Vakuole und dem Kern in der plasma-reichen Spitze findet man z. B. bei den Gattungen *Echium* (Fig.

120—121), *Symphytum*, *Pulmonaria* und *Myosotis*. Bei *Cynoglossum* (Fig. 130), *Lindelofia* und *Omphalodes* haben die Synergiden eine mehr stumpfe Form und entweder überhaupt keine Vakuolen oder, wenn solche entstehen, nur kleine und diffuse. Das Plasma in der Spitze ist anfänglich dicht und chromophil, wird aber bald homogen und stark lichtbrechend und wird dann leicht von Lichtgrün gefärbt. Eine streifige Struktur lässt sich nicht beobachten. Wahrscheinlich hat sich das Plasma der Synergidenspitze in einen zelluloseartigen Stoff verwandelt. Derartige Differenzierungen nennt STRASBURGER (1878 u. a.) Synergidenkappen (s. unten S. 140). Einen echten Fadenapparat habe ich jedoch in den stark zugespitzten Synergiden bei *Anchusa officinalis* gefunden. Doch ist zu bemerken, dass die Synergidenspitze sich auch bei dieser Art allmählich in eine homogene Synergidenkappe verwandelt. Dieser Prozess scheint von der Spitze nach der Basis zu verlaufen; unter der homogenen Synergidenspitze sieht man deshalb oft gleichzeitig eine streifige Zone. Für *Borrago officinalis* gibt GUIGNARD (1882) an, dass die Synergiden keine Vakuolen haben. Dies ist auch gewöhnlich der Fall, aber bisweilen bildet sich bei dieser Art doch eine kleine Vakuole in den gerundeten oder etwas unregelmässig geformten Synergiden (Fig. 129). Das Aussehen der Synergiden bei *Cerintho major* und *Lappula echinata* gleicht am meisten dem bei *Borrago*. Eine besonders mächtige Ausbildung erreichen die Synergiden bei *Lycopsis arvensis*. Ihre etwas variierende Form wird durch die Textfiguren 126—128 veranschaulicht. Aus diesen geht auch hervor, dass die Synergiden bedeutend grösser sind als die Eizelle und oft tiefer in den Sack hinabhängen als diese. Sie sind plasmareich und mit mehreren kleinen, gewöhnlich nicht scharf begrenzten Vakuolen versehen, die sowohl eine apikale als eine basale Lage einnehmen können. Die Kerne der Synergiden machen früh den Eindruck, dass sie hypertrophiert sind. Die bei der Befruchtung intakte Synergide persistiert ziemlich lange (Fig. 140—141), erfährt aber allmählich eine deutliche Veränderung. Der reiche zytoplasmatische Inhalt verschwindet, und die grosse Synergidenzelle, die nun die Form einer gerundeten Blase angenommen hat, füllt sich statt dessen mit Zellsaft. In Fig. 11, Taf. II ist dieser Prozess ziemlich weit fortgeschritten. Der Kern degeneriert und erscheint als ein grosser, farbenabsorbierender Klumpen im oberen Teil der Blase. Nach den ersten Teilungen im Embryo schrumpft die Synergide schnell zu-

sammen und verschwindet. Es ist wohl nicht ausgeschlossen, dass die intakte Synergide bei *Lycopsis* eine spezielle Rolle spielt; vielleicht kann der wachsende Embryo den reichen Inhalt der Synergide mehr direkt aufsaugen und sich zunutze machen. Dass die intakten Synergiden bei den *Nonnea*-Arten (*N. rosca*, *lutca*, *nigricans*) eine nutritive Aufgabe haben, halte ich für noch wahrschein-

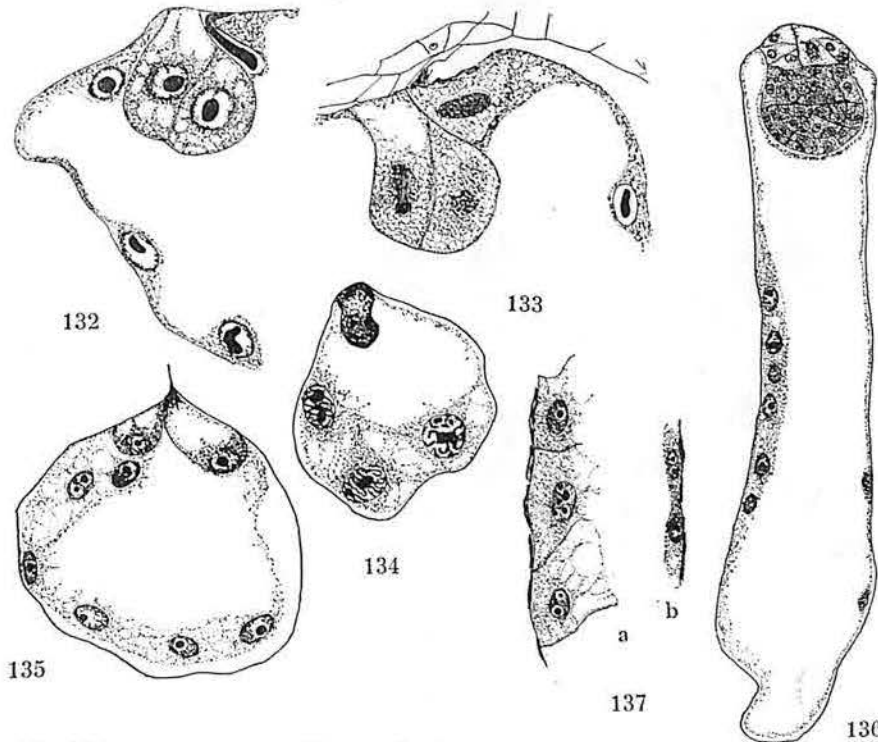


Fig. 132—133. *Borrago officinalis*. Freie Endospermkerne und vierzelliger Embryo. Vergr. 400: 1. Fig. 134—137. *Onosma echioides*. Fig. 134. Vier Endospermkerne im Embryosack, drei sichtbar. Vergr. 170: 1. Fig. 135. Endosperm 16-kernig. Vergr. 320: 1. Fig. 136. Embryosack mit Embryo und freien Endospermkernen. Vergr. 170: 1. Fig. 137 a. Die funikulare Seite eines Sackes mit Endospermzellen; b. die entgegengesetzte Seite desselben Sackes mit freien Kernen. Vergr. 170: 1.

licher. Anfänglich haben die Synergiden bei diesen Arten das typische Aussehen; sie sind birnenförmig, ihre Spitze ist in einen schmalen Schnabel ausgezogen, der jedoch in eine Zellulosekappe verwandelt wird. Die basale Vakuole ist gross und distinkt. Nachdem die Befruchtung erfolgt ist, zeigt die intakte Synergide ein ganz anderes Aussehen. Sie ist nun sehr gross, abgerundet und fast völlig mit einem körnigen Plasma und kleinen Proteinkörpern

vollgepfropft (Fig. 144, 145). In Fig. 144 von *Nonnea nigricans* beachte man Gestalt und Grösse der nicht zerstörten Synergide im Vergleich mit der Eizelle, und aus Fig. 145 von *Nonnea lutca* sieht man, dass die an Inhalt bemerkenswert reiche Synergide

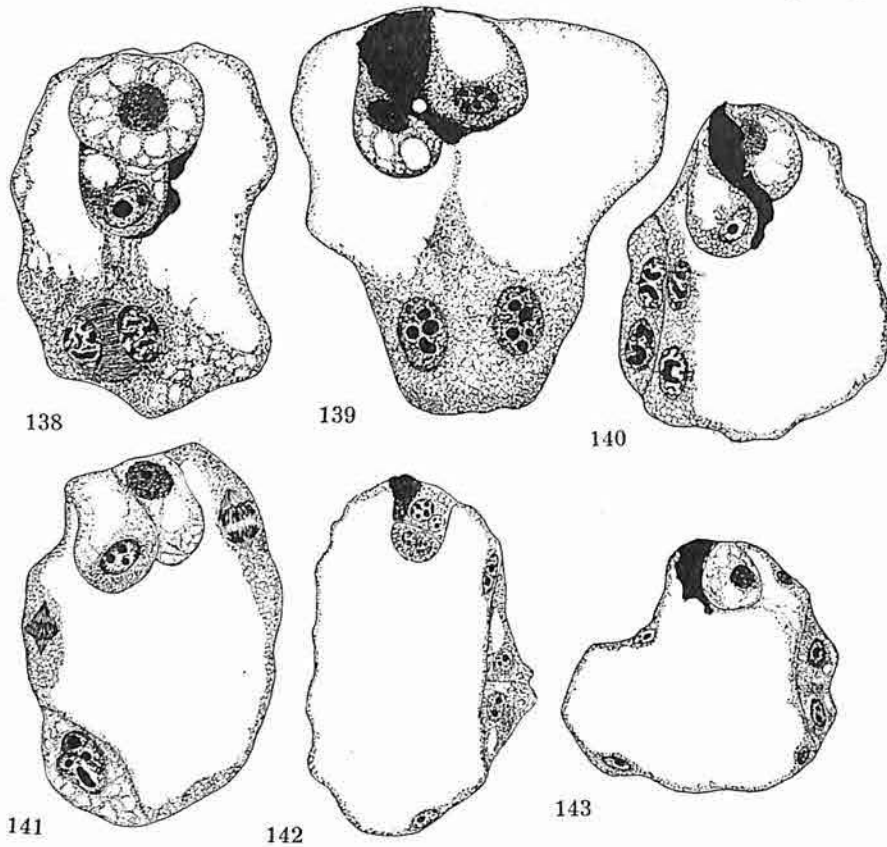


Fig. 138–143. *Lycopsis arvensis*. Endospermstadien. Fig. 138. Teilung des Zentralkerns in Anaphase. Vergr. 320: 1. Fig. 139. Zweikerniges Endosperm. Vergr. 350: 1. Fig. 140. Vierkerniges Endosperm. Die laterale Endospermzelle schon abgeschnitten. Vergr. 320: 1. Fig. 141. Die erste Kernteilung im zentralen Endosperm. Die laterale Endospermzelle noch ungeteilt. Vergr. 320: 1. Fig. 142 u. 143. Etwas spätere Stadien; das laterale Endosperm ist in vier Zellen geteilt, das zentrale ca. achtkernig. Vergr. 225: 1.

grösser ist als der zweizellige Embryo. Erst wenn sich eine mehrzellige Embryokugel gebildet hat, ist die Synergide zerstört. Ich bin der Ansicht, dass die intakten Synergiden bei *Nonnea* als nahrungsspeichernde Organe fungieren, welche anfangs die jungen Embryonen mit Nahrung versehen. Bei den übrigen *Borraginaceen*

erfahren die Synergiden keine solchen postfecundalen Veränderungen wie bei *Lycopsis* und *Nonnea*.

*Die Polkerne:* Der obere Polkern bleibt im Plasma unter dem Eiapparat liegen. Hierher wandert auch der untere Polkern längs des plasmatischen Wandbelegs des Embryosackes oder, wie es bisweilen bei *Echium* und *Lithospermum* der Fall ist, in einem zentralen Plasmastrang. Die Verschiedenheiten in den Dimensionen der Polkerne (Fig. 119, 125), die man in jüngeren Säcken oft findet, — der obere ist dann stets grösser — sind temporärer Natur. In den befruchtungsreifen Säcken sind die Polkerne morphologisch gleichwertig; sie sind gross, oft etwas langgestreckt (Fig. 124, 127, 128) und mit einem grossen Nukleolus versehen. Sie liegen dicht aneinander, doch gilt ausnahmslos die Regel, dass sie nie vor der Befruchtung verschmelzen. Diese Einzelheit kann bedeutungslos erscheinen, ist aber in Wirklichkeit ein für die *Borraginaceen* sehr charakteristischer Zug. In dieser Beziehung weichen sie von den *Hydrophyllaceen* und *Heliotropiaceen* wie überhaupt — soweit mir bekannt ist — von anderen *Tubifloren* ab. Der von GUIGNARD (1882, Fig. 140, Taf. 6) abgebildete Embryosack von *Borrigo officinalis* ist nicht vollreif, und doch spricht G. bei der Beschreibung desselben von einem sekundären Embryosackkern, in dem die Nukleolen der verschmolzenen Polkerne noch sichtbar seien. In diesem Punkte hat sich GUIGNARD zweifellos geirrt, ein Zentralkern wird bei *Borrigo* vor der Befruchtung ebensowenig gebildet wie bei irgend einer anderen *Borraginacee*.

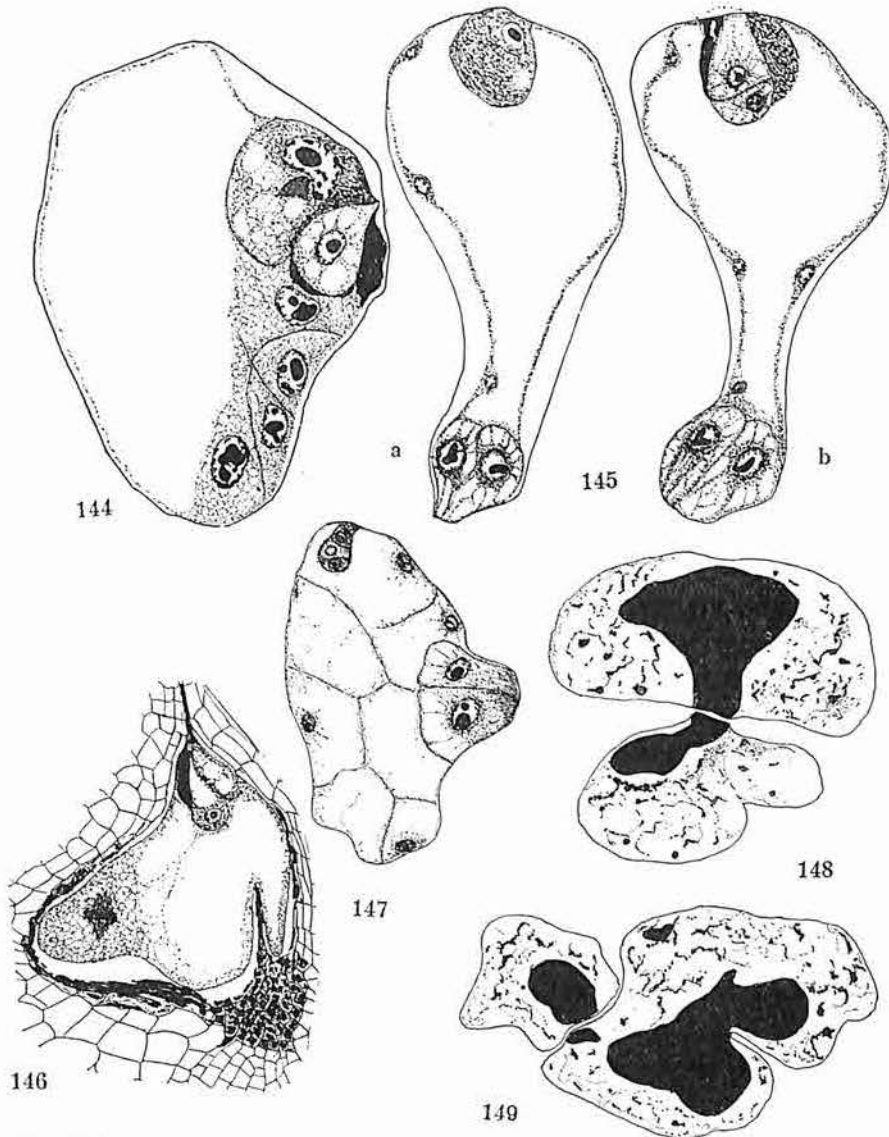
*Die Antipoden:* In der Literatur findet man einige teilweise widersprechende Angaben über die Antipoden der *Borraginacen*. HOFMEISTER (1858), dessen Notizen sich auf *Borrigo officinalis*, *Fulmonaria officinalis* und *Cynoglossum officinale* beziehen, gibt an, dass Gegenfüssler fehlen. Zu einem anderen Resultat gelangte ROSANOFF (1866). Aus seiner Arbeit gebe ich folgende Zeilen wieder: »In dem Chalazaende befinden sich mehrere grosse Gegenfüsslerzellen, wie ich sie z. B. bei *Nonnea violacea*, *Cerinthe major* und *Omphalodes linifolia* gesehen habe«. Drei relativ kleine Antipodenzellen kommen nach GUIGNARD (1882, Fig. 140, Taf. 6) bei *Borrigo officinalis* vor. HEGELMAIER (1886) bildet drei relativ kleine Antipoden bei *Symphytum officinale* ab. Nach LÖTSCHER (1905, S. 254, Taf. II, Fig. 35—39) dagegen sind die Antipoden bei der letztgenannten Art und auch bei *Pulmonaria officinalis* sehr gross — sie werden

mit den Riesenantipoden gewisser *Ranunculaceen* (*Aconitum*, *Anemone*) verglichen — und liegen seitlich im Embryosack über der Hilumregion, wo der Gefässtrang eintritt und sich verzweigt. Ausserdem persistieren sie ungewöhnlich lange, werden aber schliesslich von dem Embryo verdrängt. Aus diesen Literaturangaben könnte man vielleicht den Schluss ziehen, dass die Antipodenverhältnisse innerhalb der Familie in hohem Grade variieren. Aber wie soll man die Divergenzen in HEGELMAIER's und LÖTSCHER's Beobachtungen erklären, oder was ist die Ursache dafür, dass HOFMEISTER bei *Pulmonaria officinalis* überhaupt keine Antipoden wahrnehmen konnte, während LÖTSCHER bei derselben Art fand, dass sie Riesendimensionen hatten? Ehe ich diese Fragen zu beantworten suche, ist es wohl am zweckmässigsten, meine eigenen Beobachtungen über die Antipoden mitzuteilen.

Wie bereits bemerkt, wächst einer der vier freien chalazalen Kerne schnell und wird zum unteren Polkern, die drei übrigen bleiben klein und stellen Antipodenkerne dar. Wie verläuft nun der Prozess in der Antipodalregion weiter? Bei *Symphytum officinale* und »*uplandicum*» unterbleibt die Zellbildung in diesem Teil des Embryosackes gänzlich. Es werden also keine Antipodenzellen gebildet, sondern die Antipodenkerne degenerieren und verschwinden sehr schnell. HEGELMAIER's Angabe, dass drei kleine Antipodenzellen entstehen, dürfte nicht richtig sein. Wenn die Zellen des Eiapparates eben gebildet sind, ist der Embryosack bei den *Symphytum*-Arten lang und sehr schmal (Fig 73), und der Antipodenabschnitt ist von einem charakteristischen, kleinzelligen Chalazageewebe umgeben (in der Figur gestrichelt). Vor der Befruchtung erfährt indes der Embryosack bei *Symphytum* ebenso wie bei den *Anchuseen* eine sehr auffallende Formveränderung, auf die ich unten näher eingehen werde. Ich bemerke hier jedoch, dass der Embryosack eine voluminöse Seitenausbuchtung in der Richtung auf den Funiculus bildet. Zur Zeit der Befruchtung hat der Sack bei *Symphytum* eine Form wie in Fig. 146 angenommen. Der antipodale Abschnitt erscheint als eine schmale Tasche, aber die Antipodenkerne sind dann schon verschwunden. *Symphytum* hat also keine Antipodenzellen, und von den Antipodenkernen sieht man in dem befruchtungsreifen Embryosack nichts.

Diese Beobachtungen stehen ja im schärfsten Gegensatz zu denen von LÖTSCHER. Was sind das also für grosse Zellen, die





**Fig. 144.** *Nonnea nigricans*. Junges Endospermstadium. Das laterale Endosperm vierzellig, das zentrale achtkernig. Die intakte Synergide sehr gross. Vergr. 320: 1. **Fig. 145 a u. b.** *Nonnea lutea*. Junges Endospermstadium mit vier antipodenartigen, lateralen Endospermzellen und einigen freien Kernen im zentralen Endosperm. Embryo zweizellig. Die intakte Synergide gross und reich an Nährstoff. Vergr. 225: 1. **Fig. 146–149.** *Symphytum officinale*. **Fig. 146.** Teilung des Zentralkerns im lateralen Divertikel. Antipodentasche und Hypostase. Vergr. 225: 1. **Fig. 147.** Zellen im lateralen und zentralen Endosperm. Vergr. 85: 1. **Fig. 148 u. 149.** Amitotische Teilungsstadien lateraler Endospermzellkerne. Vergr. 715: 1.

LÖTSCHER unter dem Namen von Antipoden abgebildet und beschrieben hat? Die Antwort auf diese Frage findet man, wenn man die frühzeitigere Entwicklung des Endosperms studiert. In einem späteren Kapitel werde ich zeigen, dass die von LÖTSCHER beschriebenen antipodenartigen Zellen endospermatischer Natur sind und mit dem Endospermzellenkomplex identifiziert werden müssen, den ich mit dem Namen laterales Endosperm bezeichnet habe.

Ein Antipodenapparat von ein oder drei Zellen kommt bei den meisten *Borraginaceen* vor. Bei *Lycopsis arvensis* (Fig. 111, 125—128, Taf. II, Fig. 7, 9), *Anchusa officinalis*, *Pulmonaria officinalis*, *Nonnea lutea* und *Echium creticum* (Fig. 120, 121) wird in dem jungen Embryosack durch eine dünne Plasmahaut eine einzige kleine, aber plasmareiche Zelle abgetrennt, welche die drei Antipodenkerne enthält. Diese Antipodenzelle ist von kurzer Beständigkeit, gewöhnlich wird sie vor der Befruchtung aufgelöst. Bei *Echium plantagineum* (Fig. 119) habe ich einen Sack mit einer zweikernigen Antipodenzelle gesehen, der dritte Antipodenkern lag frei neben dem unteren Polkern. Drei kleine Antipodenzellen fand ich bei *Borrago officinalis* (Fig. 129), *Lithospermum officinale* (Fig. 124), *Cerinthe major*, *Myosotis arvensis* (Fig. 122, 171), *Lindlofia longiflora* und *Cynoglossum officinale*; dieselben verschwinden sehr schnell. Die Zellen im Eiapparat werden gleichzeitig oder etwas früher als die des Antipodenapparates' gebildet. Ein entgegengesetztes Verhalten beobachtete ich zufällig bei *Lithospermum officinale*. In dem auf Fig. 123 abgebildeten Sack sieht man zwei Antipodenzellen, aber die mikropylaren Kerne sind noch frei. *Eupatorium cannabinum* verhält sich nach HOLMGREN (1919, S. 55) auf gleiche Weise; derselbe Autor gibt auch einige andere Beispiele. Diesen können *Centranthus ruber*, *Valeriana alliariifolia* (ASPLUND 1920, S. 33), *Erythraea Centaurium* und *Gentiana campestris* (STOLT 1921, S. 15) hinzugefügt werden. Wahrscheinlich finden sich noch viele andere Beispiele, wenn man in der Literatur nachforscht.

Die Antipoden der *Borraginaceen* lassen sich offenbar als unansehnliche, ephemäre Bildungen charakterisieren. Bei *Symphytum* werden keine Zellen gebildet. Es ist daher leicht erklärlich, dass sie von HOFMEISTER übersehen wurden. Die von ROSANOFF, VESQUE und LÖTSCHER als Antipoden beschriebenen Zellen bei den Gattungen *Nonnea*, *Pulmonaria* und *Cerinthe* haben ganz sicher nichts mit Antipoden zu tun, vielmehr handelt es sich hier bei

diesen wie bei *Symphytum* ohne Zweifel um die antipodenartigen lateralen Endospermzellen (s. u.). Ein solcher Irrtum ist auch sehr verzeihlich. Ehe ich die Entstehung der lateralen Endospermzellen bei *Lycopsis*, der ersten von mir untersuchten Art mit lateralem Endosperm, studiert hatte, hielt ich die fraglichen Zellen gleichfalls für Antipoden. ROSANOFF's Angabe über das Vorkommen mehrerer, grosser Antipoden bei *Omphalodes limifolia* ist schwerer zu verstehen. Diese Art bildet keine lateralen Endospermzellen, und auch in befruchtungsreifen Embryosäcken konnte ich keine Spur von Antipoden finden. Die jüngeren Stadien habe ich nicht untersucht. Andere *Cynoglosseen*, wie *Lindelofia longiflora* und *Cynoglossum officinale*, haben ja drei ganz kleine, ephemäre Antipoden, und ich halte es für unwahrscheinlich, dass sich *Omphalodes* anders verhalten sollte. Ich glaube, dass sich ROSANOFF geirrt oder einen abnormen Embryosack gesehen hat.

Ich will mich nun etwas mit den Formveränderungen beschäftigen, welche die Embryosäcke bei verschiedenen Repräsentanten der Familie erfahren. Bei den untersuchten *Eritrichieen* und ausserdem bei *Mertensia*, *Lithospermum* und *Cerithe* wächst der anfänglich lange und sehr schmale Embryosack mehr in die Breite, wobei die grossen, plasmareichen Zellen in der inneren Integumentzone verdrängt und absorbiert werden. Die befruchtungsreifen Embryosäcke nehmen hierdurch eine regelmässige sphäroidische Form an, sind jedoch gewöhnlich etwas gegen die Mikropyle zugespitzt. Bei *Onosma echioides* (Fig. 76) ist der Embryosack zur Zeit der Befruchtung fast kugelförmig, wird aber während der weiteren Entwicklung langgestreckt sphäroidisch (Fig. 77 u. a.). Eine solche Gestalt hat der Embryosack bei *Echium* (Fig. 119—121) während seiner ganzen Entwicklung. Die Embryosäcke der *Cynoglosseen* sind dadurch charakterisiert, dass die mikropylare Hälfte oder der dritte Teil stark erweitert ist (Fig. 130, 131 b). Während der fortschreitenden Entwicklung des Endosperms gleicht sich indes der Breitenunterschied zwischen den Enden des Embryosackes allmählich aus. Schliesslich ist eher die chalazale Partie breiter und kräftiger entwickelt (Fig. 167).

Der junge Embryosack bei *Myosotis* hat eine gewöhnliche, sphäroidische Form (Fig. 122), erweitert sich aber und buchtet sich gegen den Funiculus aus, so dass er zur Zeit der Befruchtung eine Gestalt wie in Figur 171 annimmt. Ich mache darauf aufmerksam, dass die Antipoden noch wahrnehmbar und dass die Zellen des

Eiapparates überaus voluminös sind; sie füllen zusammen mit den grossen Polkernen einen grossen Teil des plasmareichen Embryosackraumes aus. Später wird der Sack noch mehr abgerundet (Fig. 174—177), wächst aber dann in die Hilusregion hinab. Diese Wachstumsrichtung fällt nicht mit der ursprünglichen Längsrichtung des Embryosackes zusammen, sondern ist fast rechtwinklig zu ihr. Die definitive Form des Sackes ergibt sich aus Figur 178. JÖNSSON (1880) hat kein einseitiges Wachstum des Embryosackes bei *Myosotis palustris* gesehen. Dies beruht ganz sicher, wie er selbst bemerkt, darauf, dass er keine völlig reifen Säcke untersucht hat.

Es bleibt nun noch übrig, von den interessanten Formveränderungen zu sprechen, welche die Embryosäcke bei den *Anchuseen* erfahren. Für *Borrago officinalis* gibt GUIGNARD (1882, S. 173) an, dass »le sac embryonnaire prend souvent une form assez irrégulière«, ohne näher zu erklären, wie diese unregelmässige Form entsteht. Über dieselbe Art schreibt VESQUE (1878, S. 257): »tout le sac embryonnaire prend une form ellipsoïde régulière, qu'il doit échanger bientôt contre une profil triangulaire [fig. 9 (pl. 13)], grâce à un long prolongement caecal qu'il produit sur le côté«. In gleicher Weise verhält sich nach demselben Autor (VESQUE 1879, S. 364) der Embryosack bei *Trachystemon orientale*. Ich zitiere folgende Zeilen: ». . . le contour de la cavité elle-même subit de profondes modifications. Outre qu'elle s'agrandit beaucoup, relativement aux cellules 3 et 4, elle donne naissance latéralement (sur le côté tourné vers le funicule) à un vaste caecum qui pénètre profondément dans le tissu du tégument [fig. 6 et 7 (pl. 21)]«. Auch aus HEGELMAIER's (1886) Fig. 20, Taf. IV ist deutlich ersichtlich, dass er eine Seitenausbuchtung des Embryosackes bei *Symphytum officinale* beobachtet hat, obgleich er im Text nichts davon erwähnt. Bei sämtlichen von mir untersuchten *Anchuseen* stellte ich fest, dass die Formveränderungen, welche die Embryosäcke erfahren, in Zusammenhang mit der Ausbildung eines lateralen Divertikels stehen, der stets dem Funiculus zugekehrt ist, also wie es VESQUE bei *Borrago* und *Trachystemon* skizziert hat. Um besser zu veranschaulichen, wie die betreffenden Prozesse verlaufen, gebe ich eine genauere Beschreibung derselben bei einer Art, *Lycopsis arvensis*.

Unmittelbar nach der Zellbildung im Embryosack zeigt dieser ein regelmässiges ovales Profil (Fig. 111). Die Längsachse des Sackes ist rechtwinklig zum Funiculus. Anfangs wächst der Sack

gleichmässig in die Breite, aber es dauert nicht lange, so kann man beobachten, dass sich seine Ventralseite (die dem Funiculus zugekehrte) kräftiger ausbuchtet (Fig. 125; Taf. II, Fig 7). Dies ist die erste Anlage zu dem ventralen Embryosackdivertikel. Die dreikernige Antipodenzelle gibt die Lage der Chalaza an. Der laterale Divertikel vergrössert sich schnell, wobei die Zellen der inneren Integumentzone leicht verdrängt werden, und bald zeigt der plasmareiche Embryosack auf diagonalen Längsschnitten ein trianguläres Profil (Taf. II, Fig. 8, 9). In der mikropylaren Ecke liegen die Zellen des Eiapparates, in der chalazalen die noch persistierende Antipodenzelle. Figur 126 zeigt ein etwas späteres Stadium. Der Divertikel hat weiter an Grösse zugenommen. Der Antipode liegt gleichsam in einer kleinen Tasche im Chalazagewebe, und zwischen diese Antipodentasche und den Divertikel schiebt sich ein Gewebezapfen ein (Taf. II, Fig 10), der jedoch allmählich wegdenudiert wird. Die Antipodenzelle degeneriert nun gewöhnlich; bei den in Fig. 127 und 128 abgebildeten Säcken persistiert sie noch und gibt die Lage der Chalaza an.

Der laterale Divertikel bildet nun das Hauptvolumen des Embryosackes und kehrt sein anfangs spitziges, später mehr und mehr abgerundetes Ende dem Funiculus zu. Die voluminösen Zellen des Eiapparates dringen nun ziemlich tief in die Divertikelpartie hinab (Fig. 127, 128). Von der Plasmaanhäufung unter dem Eiapparat führt eine kräftige, zentrale Plasmabrücke (Fig. 126—128) in den Divertikel hinab, und ausserdem werden zahlreiche feinere Plasmastränge gebildet, welche die Vakuolen in verschiedenen Richtungen durchlaufen. Zur Zeit der Befruchtung zeigt der Embryosack auf sagittalen Längsschnitten gewöhnlich eine Form wie in Fig. 10, Taf. II. Der Sack ist jetzt mehr abgerundet, aber der Gewebeausläufer, der die Grenze zwischen der Antipodentasche und dem Divertikel bezeichnet, kann noch leicht wahrgenommen werden. In anderen Fällen rundet sich der Sack noch mehr ab, ja wird fast kugelförmig (Fig. 11, Taf. II), und es ist dann nicht immer so leicht, die Lage der Chalaza anzugeben. Aus dieser Beschreibung geht klar und deutlich hervor — ich möchte dies besonders hervorheben — dass der funikulare Teil des Sackes nicht seiner chalazalen Abteilung, sondern der lateralen Divertikelpartie entspricht. In den reifenden Samen beginnen die Embryosäcke wie die ganzen Samenanlagen in der ursprünglichen Längs-

richtung weiter zu wachsen, und nehmen dadurch aufs neue die regelmässige sphäroidische Gestalt an (Fig. 12, Taf. II). Es deutet dann nichts darauf hin, dass der Embryosack so eigentümliche Formveränderungen erfahren hat, wie sie soeben beschrieben wurden.

Bei den übrigen *Anchuscen*, die ich nach dieser Richtung hin untersucht habe, nämlich *Borrago officinalis*, *Nonnea lutca, rosca*, *Pulmonaria officinalis*, *Symphytum officinale*, *Anchusa officinalis, italica*, sind die Verhältnisse ganz gleichgeartet wie bei *Lycopsis*. Ich füge deshalb nur einige Einzelheiten hinzu. So wird z. B. der Divertikel bei *Borrago* von der mikropylaren Partie des Embryosackes gebildet (Fig. 129), und diese buchtet sich anfänglich nicht gegen den Funiculus, sondern nach innen in der Richtung auf die Blütenachse aus. Erst später erweitert sich der ventrale Teil des Embryosackes mehr und mehr, wobei das grosszellige, auf der Funiculusseite gelegene, innere Integumentgewebe schnell verdrängt und absorbiert wird. Der Sack erhält deshalb erst in einem späteren Stadium — wenn das Endosperm mehrkernig geworden ist (Fig. 68) — das trianguläre Profil, das bei *Lycopsis* schon vor der Befruchtung erreicht wird. Wegen der primären Wachstumsrichtung des Divertikels kommt auch der Embryo nicht in die eine Ecke des auf dem Diagonalschnitt triangulären Sackes zu liegen, sondern ungefähr in die Mitte der Dorsalseite des Sackes. Später wird der Embryosack wie bei *Lycopsis* abgerundet und schliesslich sphäroidisch.

Von den beiden schematischen Figuren 73 und 74 von *Symphytum officinale* veranschaulicht die erstere die ursprüngliche, schmale und langgestreckte Form des Embryosackes, die letztere gibt ein Bild von der Ausdehnung des ventralen Divertikels zur Zeit der Befruchtung. Die punktierten Linien geben die Grenze zwischen den beiden Zonen der Integumente an, die bei *Symphytum* überaus distinkt sind. Die karierten Teile zeigen den Umfang eines Gewebes, das den antipodalen Teil des Embryosackes umschliesst und eine von dem übrigen Chalazagewebe abweichende histologische Struktur hat (Fig. 146). Die Zellen dieses Gewebes sind viel kleiner als die der umgebenden Gewebe, die Zellwände sind etwas verdickt, und der Zellinhalt lässt sich leicht mit Hämatoxylin färben. Durch seine Lage und sein Aussehen erinnert dieses Gewebe an eine sog. Hypostase (VAN TIEGHEM 1901). Nach VAN TIEGHEM sollen die Wände der Hypostasenzellen lignifiziert sein;

ob dies bei dem fraglichen Gewebekomplex der Fall ist, kann ich nicht sagen. Es scheint jedoch üblich geworden zu sein, für solche chalazal gelegene Gewebe den Ausdruck Hypostase anzuwenden, ohne Rücksicht auf die chemische Beschaffenheit der Wandverdickungen (vgl. SCHNEIDER 1917). Bei *Anchusa italica*, *Nonnea*- und *Cerithie*-Arten kommen gleichfalls derartige Hypostasenbildungen vor. VAN TIEGHEM schreibt der Hypostase die Aufgabe zu, das Hinabwachsen des Embryosackes in die Chalazaregion zu verhindern oder zu verzögern. Dass den Hypostasebildungen bei den hier erwähnten Pflanzen eine solche Rolle zukommt, ist nicht unwahrscheinlich. In Wirklichkeit persistiert die Hypostase bei *Symphytum* ziemlich lange, und dies hat zur Folge, dass die Antipodentasche (Fig. 146) noch einige Zeit nach der Befruchtung wahrnehmbar ist. Die späteren Gestaltveränderungen des Embryosackes bei *Symphytum* verlaufen wie bei *Lycopsis*.

Wegen des orthotropen Types der Samenanlagen entwickelt sich der Divertikel (D in Fig. 69) bei *Pulmonaria* und *Nonnea* nicht rechtwinklig zur Längsachse des Sackes, sondern schräg abwärts nach dem Funiculus zu. Bei *Nonnea lutea* verlängert sich der Divertikel zu einem schmalen Caecum (Fig. 145), bei *N. nigricans* rundet sich der Sack gleich nach der Befruchtung ab (Fig. 144).

Meine Beobachtungen berechtigen mich zu der Annahme, dass die Bildung lateraler Embryosackdivertikel eine für die *Anchuseen* charakteristische Eigenschaft ist. Ein deutliches Gegenstück zu den eben erwähnten Formveränderungen des Embryosackes bei den *Anchuseen* ist mir nur bei *Veltheimia viridiflora* (HOFMEISTER 1861, Taf. XVIII, Fig. 3, 8, 9) bekannt. Nach HEGELMAIER (1885, S. 63—65; Taf. VI: 1—11) bilden sich bei *Agrostemma githago* und *Stellaria holostea* von der Seite des Embryosackes aus schlauchförmige Divertikel, die das kräftige Perisperm durchbohren und wohl wahrscheinlich als Haustorien fungieren. Bei *Stellaria* entwickelt sich der Divertikel indes nach der Befruchtung. Eine andere Abweichung von den Verhältnissen bei den *Anchuseen* besteht darin, dass die Divertikel bei *Agrostemma* und *Stellaria* klein bleiben und schliesslich obliterieren. Bei den *Anchuseen* sind die Divertikelbildungen wohl nicht ohne Bedeutung für die Erleichterung der Nahrungsaufnahme des Embryosackes. Hierfür spricht der Umstand, dass der Divertikel immer nach der Stelle wächst, wo die Nahrungszufuhr in die Samenanlage am reichlichsten ist,

d. h. nach der Funiculusgegend, und dass, wie wir sehen werden, die lateralen Endospermzellen, denen ich eine nahrungsphysiologische Rolle zuzuschreiben geneigt bin, stets in der Spitze des Divertikels angelegt werden. Kleinere laterale Ausbuchtungen des Embryosackes kommen z. B. bei *Dorstenia dracana* (MODILEWSKI 1908, Fig. 59, 60) und *Pimpinella saxifraga* (HÅKANSSON 1923, Fig. 11 f.) vor. Gewöhnlich werden haustorielle Divertikel in der antipodalen Region der Embryosäcke gebildet oder treten in Verbindung mit der Entwicklung des Endosperms als Endospermhaustorien auf.

Schliesslich will ich einige Anomalien erwähnen, die ich in den Samenanlagen beobachtet habe. Es ist eine wohlbekannte Tatsache, dass sich nicht immer sämtliche Klausen einer Blüte bei *Borraginaceae* zu reifen Teilfrüchten entwickeln. Gewöhnlich dürfte dies wohl darauf beruhen, dass nicht alle Samenanlagen eines Gynäceums befruchtet werden. Bisweilen kann die Ursache jedoch eine andere sein. Bei *Borrago officinalis*, *Lindlofia longiflora* und *Cynoglossum officinale* fand ich nämlich, dass die Embryosäcke sehr früh degenerieren können; sie erscheinen dann in den Präparaten als schmale, nekrotisierte Massen. Es kann sich hier nicht um missglückte Fixierungen handeln, denn in den anderen Samenanlagen desselben Gynäceums waren die Säcke völlig frisch. Die sterilen Samenanlagen setzen ihr Wachstum fort und werden ebenso gross wie die befruchtungsreifen normalen. Dass die Embryosäcke bei dem hybridogenen *Symphytum »uplandicum»* sehr oft degenerieren, ist weniger bemerkenswert. Ich habe oben bei *Nemophila insignis* auf gleichartige Degenerationserscheinungen aufmerksam gemacht. In diesem Zusammenhang ist der Hinweis von Interesse, dass sich bei *Harpagonella* ebenso wie bei den *Cordioideen* und *Ehretioideen* gewöhnlich nur ein oder zwei Samen entwickeln. Man kann vielleicht in den oben als abnorm betrachteten Verhältnissen eine Tendenz zu weiterer Reduktion in den Gynäcieen der *Borraginaceen* erblicken.

In Figur 131 a und b habe ich einen abnormen Embryosack von *Lindlofia longiflora* abgebildet. Der Sack hat eine für die *Cynoglosseae* typische Form. Der Eiapparat besteht aus nicht weniger als fünf Zellen, die sämtlich den Charakter von Eizellen angenommen haben. Sie sind mit grossen Ansatzflächen an der Embryosackwand festgewachsen. Typische Synergiden fehlen also



in diesem Sack. Die Polkerne sind normal. In der Chalazaregion sieht man einen mit grossem Kern versehenen Riesenantipoden. Ich stelle mir vor, dass dieser abnorme Sack auf folgende Weise entstanden ist. Im Vierkernstadium sind die Kerne so verteilt, dass drei im oberen Teil des Sackes und nur einer im antipodalen befindlich sind. Nach erfolgter Teilung muss also die Anzahl Kerne in den beiden Polen sechs bzgl. zwei sein. Um fünf der mikropylaren Kerne wurden Zellen gebildet, die aus irgend einem Grunde eizellartig wurden, der sechste Kern stellte den oberen Polkern dar. Die beiden basalen Kerne wurden zum unteren Pol- bzgl. Antipodenkern.

Bei *Lindlofia* werden in normaler Weise drei kleine, ephemäre Antipodenzellen gebildet. Einmal beobachtete ich indes in einem sonst normalen Sack eine einzige sehr grosse, langgestreckte Antipodenzelle mit drei Kernen, welche ansehnliche Dimensionen besaßen und Polkernen glichen.

Einen Embryosack mit umgekehrter Polarität sah ich bei *Lindlofia*. Der Eiapparat lag also im chalazalen Teil des Sackes. Im entgegengesetzten Pole waren keine Zellen zu entdecken; sie waren wahrscheinlich schon verschwunden. Auch in den Fällen, wo Antipoden ganz fehlen, wie in den vierkernigen Embryosäcken der *Onagraccen*, ist bisweilen eine umgekehrte Polarität im Embryosack beobachtet worden. So beschreibt TÄCKHOLM (1915) bei der *Fuchsia*-Form »*Marinka*» und *Fuchsia procumbens* Fälle, wo der Zellkomplex, der wohl als ein Eiapparat zu betrachten ist, in der chalazalen Region des Embryosackes lag.

Bei *Lindlofia* geschieht es bisweilen, dass der Eiapparat weit vom Endostom entfernt an der Seite des Embryosackes liegt.

### Die Befruchtung und mit ihr verbundene Umstände.

Eine Untersuchung der Pollination und der Blüteneinrichtungen, die mit ihr zusammenhängen, liegt ja ausserhalb des Rahmens meiner Arbeit. Angaben hierüber findet man in der blütenbiologischen Literatur (s. z. B. JORDAN 1892, KNUTH 1898, TALIEW 1900, NILSSON 1924 u. s. w.). Ich weise jedoch hier darauf hin, dass sowohl heterostyle als gynodiöcische Arten vorkommen (FRITSCH 1901). Bei der heterostylen *Pulmonaria officinalis* besteht kein solcher

Unterschied zwischen brevistylen und longistylen Individuen in bezug auf die Grösse der Pollenkörner, wie ihn z. B. DAHLGREN (1916) bei *Primula officinalis* gefunden hat.

Durch mehrere Versuche habe ich festgestellt, dass *Lycopsis arvensis* auch nach Selbstpollination reife Teilfrüchte entwickelt. Meine Versuchsanordnungen waren sehr einfach. Teile von Blütenständen, in denen sich die Blüten noch nicht geöffnet hatten, wurden mit sog. Pergamintüten umgeben, wodurch Kreuzpollination verhindert wurde. Dessenungeachtet waren Pollenschläuche in die Embryosäcke der isolierten Blüten eingedrungen, und der Fruchtsatz war reichlich. Wahrscheinlich werden die Narben durch Pollen von derselben Blüte befruchtet. Ich nehme an, dass die Krümmung, welche die Kronenröhre bei *Lycopsis* macht, mit der Autogamie in Zusammenhang steht. Auch bei anderen Repräsentanten der Familie, z. B. *Lithospermum* und den *Myosotis*-Arten (vgl. KNUTH 1898) kommt Autogamie vor.

Das Aussehen der Narbe und der Narbenpapillen hat GUÉGUEN (1901) bei einigen Arten beschrieben. Derselbe Autor macht auch Angaben über das Leitgewebe im Griffel bei *Cynoglossum officinale* und *Symphytum officinale*. Den Verlauf der Pollenschläuche hat GUÉGUEN jedoch nicht verfolgt.

In anatomischer Beziehung zeigt der Griffel bei den von mir untersuchten Arten einen in der Hauptsache übereinstimmenden Bau. Auf einem Griffelquerschnitt wird die zentrale Partie immer von dem Leitgewebe eingenommen, dessen Zellen kräftig verdickt sind. Es ist nicht ganz zutreffend, wenn GUÉGUEN die Zellen des Leitgewebes bei *Cynoglossum officinale* als kollenchymatisch bezeichnet, denn sowohl bei dieser als bei den übrigen untersuchten Arten sind die Wände dieser Zellen gleichmässig verdickt. Sie geben eine deutliche Zellulosereaktion. Ein Griffelkanal fehlt oder ist eng. Das parenchymatische Gewebe, welches das zentrale Leitgewebe umgibt, besteht aus langgestreckten Zellen und wird von den beiden medianen Gefässbündeln durchzogen. Die Narbenpapillen zeigen oft eigentümliche Membranverdickungen (vgl. GUÉGUEN). Den Verlauf der Pollenschläuche habe ich am genauesten bei *Lycopsis arvensis* und *Lindelofia longiflora* studiert und gebe nun zunächst eine Beschreibung desselben für die erstere Art.

Die Narbe erscheint bei *Lycopsis* als eine kleine, schwach zweigelappte Anschwellung mit Papillen von dem eigentümlichen

flaschenartigen Typus, den GUÉGUEN bei *Achusa italica* beschrieben hat. Nachdem die Pollenkörner auf der Narbe gekeimt haben, dringen die sehr schmalen Pollenschläuche in das Narbengewebe ein und erreichen bald das Leitgewebe, das bei *Lycopsis* aus isodiametrischen, auf dem Längsschnitt polygonalen Zellen mit stark verdickten Wänden besteht. Die Pollenschläuche wachsen nun endotrop, aber interzellulär in dem leitenden Griffelgewebe bis an die Basis des Griffels. Ich benutze die Gelegenheit, hier eine falsche Angabe richtigzustellen, die ich in einem Vortragsreferat (H. SVENSSON 1922, S. 138) gemacht habe; ich schrieb in diesem, dass die Pollenschläuche ektotrop in dem Leitgewebe wüchsen. Mit dieser fehlerhaften Ausdrucksweise wollte ich nur den interzellulären Verlauf hervorheben. Nachdem die Pollenschläuche den Griffel verlassen haben, gehen sie zu ektotropem Wachstum über. Die Griffelbasis ist teilweise mit dem Blütenboden verwachsen, aber längs Zonen, die von jeder Funiculusbasis nach dem Mittelpunkt der Griffelbasis gehen, erfolgt keine Verwachsung, und es entstehen hier also offene Kanäle, in welche die Pollenschläuche nun hineinwachsen. Die Epidermiszellen, welche die Unterseite dieser Kanäle bekleiden, sind fast palissadenförmig verlängert (Fig. 71, 72), aber ihre Länge nimmt kontinuierlich nach den Samenanlagen hin ab; die Aussenwände sind beträchtlich verdickt. Die Pollenschläuche kriechen auf der Oberfläche dieser Epidermiszellen hin, die eine Substanz, wahrscheinlich einen Schleim, ausscheiden, der wohl den Pollenschläuchen als Nahrung dient. Die halbschematische Figur 71 zeigt, dass die Pollenschläuche ektotrop auf dem Teil der Oberfläche der Samenanlage weiterwachsen, welcher nach innen gegen den Griffel gerichtet ist. Die Pollenschläuche wählen mit anderen Worten den kürzesten Weg zur äusseren Mündung der Mikropyle. Die Epidermiszellen an diesem Teil der Samenanlage zeigen keine spezielle Organisation, welche vermuten lässt, dass sie eine pollenschlauchleitende Funktion besitzen. Der Pollenschlauch dringt hierauf durch die Mikropyle nach dem Embryosack. Wir können bei *Lycopsis* in bezug auf den Weg der Pollenschläuche zwei Phasen unterscheiden, eine endotrope und eine ektotrope.

Wegen der Ausbreitung der Leitgewebe und auf Grund verstreuter Beobachtungen habe ich Anlass zu der Annahme, dass sich der Pollenschlauchverlauf bei anderen *Borraginaceen* ungefähr ebenso wie bei *Lycopsis* gestaltet. Bei *Nonnea lutea*, *Symphytum*

*officinale*, *Lappula echinata*, *Echium plantagineum* und *Lindelofia longiflora* sah ich Pollenschläuche in der Mikropyle. Porogamie dürfte daher für *Borraginaceae* charakteristisch sein.

Bei *Lindelofia* begegnet man einer Modifikation des Pollenschlauchverlaufes, die in Zusammenhang mit der Ausbildung des Integumentrostrums steht. Die endotrop in dem leitenden Griffelgewebe wachsenden Pollenschläuche sind sehr schmal und schwer wahrnehmbar. Nachdem sie den Griffel verlassen hatten, konnten sie leichter beobachtet werden, da sie leicht Lichtgrün aufnahmen; nur die etwas angeschwollenen Schlauchspitzen waren von Hämatoxylin dunkel gefärbt. Ich konnte feststellen, dass die Pollenschläuche das Integumentrostrum aufsuchten und auf ihm umherkrochen, ehe sie in die Mikropyle eindrangen. Durch die Ausbildung eines Integumentrostrums wird die ektotrope Leitbahn offensichtlich sehr verkürzt. Es scheint mir höchst wahrscheinlich, dass der Pollenschlauchverlauf bei anderen Arten mit Integumentrostrum, *Cynoglossum* und *Myosotis*, gleichartig ist.

Mit den feineren Einzelheiten des Befruchtungsprozesses habe ich mich bloss nebenbei beschäftigt. Die *Borraginaceen* dürften für solche Studien wenig geeignete Objekte sein. Ich kann deshalb nur einige wenige Angaben über die Befruchtungsverhältnisse machen.

Nachdem der Pollenschlauch in den Embryosack eingedrungen ist, ergiesst er seinen Inhalt in die eine Synergide, die darauf desorganisiert wird und sich durch ihr grosses Tinktionsvermögen auszeichnet. Von der zerstörten Synergide geht ein stark chromophiler Plasmastrom aus, der längs der Eizelle bis an die Polkerne kriecht. (Fig. 139, 140, 159 u. a., Taf. II, Fig. 10.) Solche Plasmaströme sind bei mehreren Pflanzen beobachtet worden. Man schreibt ihnen die Funktion zu, die Spermkerne näher an den Eikern und die Polkerne bzgl. den Zentralkern zu bringen.

Nur in einigen Fällen sah ich bei den *Borraginaceen* Spermkerne im Embryosack. In einem Sack von *Lappula echinata*, der in Figur 159 abgebildet ist, waren beide Spermkerne wahrnehmbar. Der eine stand schon in Kontakt mit dem Eikern und hatte wohl dadurch seine längliche, gebogene Form erhalten. Der andere war rund und lag sehr nahe bei dem einen Polkern. Es dürfte höchst wahrscheinlich sein, dass dieser Spermkern auf dem Wege zu einem Polkern war, um mit ihm zu kopulieren. Bei *Lithospermum*

*officinale* fand ich einen Spermakern in Kontakt mit einem Polkern. In einem Präparat von *Myosotis arvensis* sah ich einen Spermakern dicht an dem Kern der Eizelle liegen (Fig. 172); das Endosperm in diesem Sack war da zweizellig. Wenn auch meine Beobachtungen über die Befruchtung sehr fragmentarisch sind, so sprechen sie doch am ehesten für das Vorkommen einer Doppelbefruchtung bei den *Borraginaceen*.

### Das Endosperm.

Wie bei den *Hydrophyllaceen* ergaben meine Untersuchungen über die Endospermbildung auch bei den *Borraginaceen* mehrere überraschende Resultate. Schon dadurch, dass ich das Vorkommen mehrerer, verschiedener Endospermtypen innerhalb dieser zweifellos homogenen Familie festgestellt habe, können meine Ergebnisse Anspruch auf ein gewisses Interesse machen. Nicht nur »typisch« nukleare und zellulare Endospermtypen finden sich in der Familie vertreten, sondern auch eine Reihe Modifikationstypen, die meiner Ansicht nach die Kluft zwischen den beiden extremen Endospermtypen verkleinern und wohl auch einen Fingerzeig geben, wie man sich den phylogenetischen Zusammenhang zwischen diesen zu denken hat. Meine Beobachtungen über das Endosperm der *Borraginaceen* scheinen mir deshalb eine gewisse prinzipielle Bedeutung für die Diskussion einiger teilweise aktueller Endospermprobleme zu haben, nämlich der Frage nach dem entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang zwischen verschiedenen Endospermtypen und der hiermit eng zusammenhängenden nach dem Werte der Endospermcharaktere als systematischer Hilfsmittel.

Ehe ich zu der Beschreibung meiner Beobachtungen übergehe, will ich die Angaben erwähnen, die in der Literatur über das Endosperm der *Borraginaceen* vorkommen. Sie sind sämtlich kurz und fragmentarisch, aber alle Autoren, die Angaben hierüber gemacht haben, nämlich HOFMEISTER (1858, S. 119—120), ROSANOFF (1866, S. 76), STRASBURGER (1880, S. 203), SOLTWEDEL (1882, S. 360), HEGELMAIER (1886, S. 554—555; 561; 563), WENT (1887, S. 254), GUIGNARD (1893, S. 207 u. 211) und DAHLGREN (1922, S. 81), sind in dem einen Punkte einig, dass das Endosperm durch freie Zellbildung entsteht und anfangs nuklear ist. Die Ursache

hierfür ist wohl in dem Umstande zu suchen, dass nur *Anchuseen* und *Cynoglosse* untersucht wurden, denn bei diesen fand ich Endospermtypen, die dem »typisch« nuklearen sehr nahe kommen, deren wahre Natur aber nur genaue entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen klarlegen können. Hierzu kommt, dass die wiederholt untersuchte Art *Borrago officinalis* ein normales nukleares Endosperm besitzt. Bisher herrschte also die Vorstellung und fand in der Literatur Ausdruck, dass sich die *Borraginaceae* (in dem hier gemeinten Sinne) durch ein nukleares Endosperm auszeichnen, und dadurch ist der Familie nebst den *Polemoniaceen* (BILLINGS 1901, SCHNARF 1921, DAHLGREN 1922) und einer *Solanacee*, *Schizanthus pinnatus* (vgl. SAMUELSSON 1913, S. 141) bezüglich des Endospermtyps eine Ausnahmestellung innerhalb der Ordnung *Tubiflorae* zuerkannt worden, für welche die Endospermbildung durch freie Zellteilung als überaus charakteristisch galt.

Wir wollen nun die Endospermtypen, die ich innerhalb der Familie gefunden habe, näher kennen lernen. Man gruppiert sie zweckmässig in fünf Typen, die mit den Namen *Borrago*-, *Lycopsis*-, *Echium*-, *Lappula*- und *Myosotis*-Typ belegt worden sind. Über diese Endospermtypen habe ich früher in Form von Vortragsreferaten einige kurze, vorläufige Mitteilungen gemacht (H. SVENSSON 1922, S. 137—138; 1923, S. 387—388; 390). Trotz sehr zeitraubender Arbeit sowie einer Unzahl von Fixierungen und Präparaten sind meine Beobachtungen in mehreren Beziehungen unvollständig. Jeder, der sich mit derartigen Arbeiten beschäftigt hat, weiss, wie schwer und heikel es sein kann, die allerfrühesten Endospermstadien und besonders die Kernteilungsfiguren bei Teilung des Zentralkernes zu erhalten. Ausserdem gehören die *Borraginaceen* nicht zu den technisch leichtesten Objekten. Von einigen Arten habe ich dennoch ziemlich vollständige Entwicklungsserien gehabt. Auf das Studium älterer Endospermstadien habe ich weniger Gewicht gelegt.

#### Der *Borrago*-Typ.

(Arten mit »typisch« nuklearem Endosperm).

Ein nukleares Endosperm von gewöhnlichem Typ habe ich mit Sicherheit nur bei zwei Arten, nämlich der *Anchusee Borrago officinalis* und der früher nicht untersuchten *Onosma echioides* festgestellt, welche der Gruppe *Lithospermeae* angehört.

Über das Endosperm bei *Borrago* liegen mehrere Angaben vor. Schon HOFMEISTER (1858) gibt an, dass das Endosperm bei dieser Art durch freie Zellbildung entstehe, und fügt hinzu, dass Wände im Endosperm erst in der Chalazaregion aufträten. HEGELMAIER's und WENT's Beobachtungen über das Endosperm bei *Borrago* stimmen vollständig miteinander überein und lassen sich, wie mir scheint, in folgendem Zitat zusammenfassen: »ein Wandbeleg von Kernen, der durch Zellwände in mehrkernige Zellen geteilt wird, dazwischen oft inselartige Stücke, die ganz ungeteilt geblieben sind, wo die Zellwände der umliegenden Zellen somit blind endigen«. (WENT 1887, S. 254.) Die vollständigste Beschreibung des Endosperms bei *Borrago officinalis* finden wir bei GUIGNARD. Ich gebe folgende Zeilen aus seiner Arbeit wieder (GUIGNARD 1893, S. 207): »Les noyaux de l'albumen tapissent toute la surface interne du sac et restent assez longtemps libres dans le protoplasme pariétal«, und etwas später (S. 208) heisst es: »le tissu de l'albumen n'atteigne jamais le centre du sac, toujours occupé par une liquide«. Freie Kerne im Endosperm bei *Borrago officinalis* hat auch DAHLGREN (1922, S. 81) konstatiert.

In der Hauptsache konnte ich die in der Literatur vorkommenden Angaben bestätigen und darf mich deshalb hier darauf beschränken, eine in den angeführten Arbeiten nicht erwähnte Einzelheit hervorzuheben, die im Hinblick auf die Verhältnisse beim Endosperm vom *Lycopsis*-Typ von Interesse ist. Anfänglich sind die freien Endospermkerne ziemlich gleichförmig im Wandplasma des Embryosackes verteilt. Frühzeitig tritt jedoch eine deutliche Anhäufung von Plasma in den Ecken des auf dem sagittalen Längsschnitt nun triangulären Sackes (Fig. 68) auf, und besonders reichlich sammelt sich das Plasma in der Spitze des gegen den Funiculus gerichteten Embryosackdivertikels. In diesen Plasmaanhäufungen liegen die Kerne dichter zusammen. Es ist auch eine bemerkenswerte Tatsache, dass die Wandbildung im lateralen Divertikel und nicht, wie HOFMEISTER angibt, im chalazalen Teile des Embryosackes beginnt. Hierdurch entsteht ziemlich früh in der Spitze des Divertikels ein kleiner Zellkomplex, dessen Kerne deutlich grösser sind als die Kerne im Wandplasma. In den zwei anderen Plasmaanhäufungen entstehen später Zellen. Im übrigen tritt die Zellbildung im Endosperm sehr spät auf, und letzteres ist in dem Sinne reduziert, dass der Embryosack nie von einem geschlossenen Endo-

spermgewebe gefüllt wird, sondern dieses die Innenseite des Sackes nur mit einigen wenigen Zellschichten bekleidet. Der Embryo wächst indes schnell und füllt allmählich die Embryosackhöhle aus. In den reifen Samen ist nach GUIGNARD nur eine Zellschicht vom Endosperm übrig.

*Onosma echinoides* zeichnet sich gleichfalls durch ein nukleares Endosperm aus. Ein junges Stadium habe ich in Fig. 134 abgebildet: in dem gerundeten Embryosack lagen vier freie Kerne, von denen jedoch nur drei in die Figur eingezeichnet sind. Die Endospermkerne teilen sich rasch; Fig. 135 stellt ein späteres Stadium dar, wo der Sack ungefähr 16 freie Endospermkerne in dem ziemlich reichlichen Wandplasma enthielt. Etwa zu diesem Zeitpunkt beginnt der bisher fast kugelige Embryosack stark in die Länge zu wachsen, und während dieser Wachstumsperiode kann man eine Differenzierung des Endosperms beobachten. Bei der fraglichen Art erfolgt ja keine Divertikelbildung, aber auf der Seite des Embryosackes, die gegen den Funiculus gerichtet ist, findet sich dichtes Plasma angehäuft, und die zahlreichen Kerne in dieser Region sind nicht unbedeutend grösser als die in der übrigen, dünnen parietalen Plasmaschicht spärlicher verstreuten Endospermkerne. Fig. 136 veranschaulicht diese Verhältnisse (vgl. auch Fig. 77). Die Wandbildung im Endosperm beginnt immer beträchtlich früher in dem funikularen Teil des Embryosackes, nämlich zwischen den Kernen in der ebenerwähnten Plasmaanhäufung. Die Detailfiguren 137 a und b zeigen die verschiedene Ausbildung des Endosperms in der funikularen Region des Embryosackes und der der letzteren gegenüber liegenden. Zwischen den grossen, etwas hypertrophierten Kernen in der ersteren sind schon Wände gebildet worden, wodurch alveolenartige, gegen die Embryosackhöhle offene, plasmareiche Zellen entstanden sind (Fig. 137 a); auf der entgegengesetzten Seite des Embryosackes fand sich keine Andeutung von Wänden zwischen den Kernen (Fig. 137 b). Ältere Endospermstadien habe ich nicht bei *Onosma* studiert.

Die Annahme liegt nahe, dass die gegen den Funiculus gelegenen, besonders ausgebildeten Embryosack- und Endospermportionen eine lebhaft nahrungsabsorbierende Wirksamkeit ausüben. Sie lassen sich mit den als Haustorien bezeichneten Differenzierungen im nuklearen Endosperm bei *Phacelia tanacetifolia* und anderen Arten vergleichen (vgl. S. 28). Für den Vergleich mit den folgenden Endo-



spermtypen halten wir daran fest, dass die Zellbildung im Endosperm bei *Borrago* und *Onosma* in dem an die Hilusregion grenzenden, plasmareichen Teil des Embryosackes beginnt. Eine weitere beschleunigte Zellbildung in dieser Endospermartie und eine damit verbundene Differenzierung des Endosperms finden wir bei folgendem Endospermtyp.

#### Der *Lycopsis*-Typ.

*Lycopsis arvensis* war diejenige Art der Familie, die ich zuerst zum Gegenstande einer embryologischen Untersuchung machte. Es dauerte ziemlich lange, ehe ich zu einer richtigen Vorstellung über das Endosperm und seine Entstehung gelangte. Ich war anfänglich von der Vorstellung beeinflusst, dass das Endosperm bei dieser Art in Übereinstimmung mit den Angaben in der Literatur über andere nahestehende Arten nuklear sein müsse. In dem befruchteten Embryosack wurde ich durch das Vorkommen einiger grosser Zellen überrascht, die ich wegen ihres Aussehens zunächst für grosse Antipoden hielt. Nachdem ich Aussehen und Lage der wirklichen Antipodenzelle bei *Lycopsis* kennen gelernt und gefunden hatte, dass dieselbe fast stets vor der Befruchtung verschwindet, wurde es mir klar, dass die fraglichen Zellen endospermatischer Natur sein mussten. Das nähere Studium der Entwicklung des Endosperms bei *Lycopsis* ergab, dass diese nach einem eigentümlichen, früher nicht bekannten Schema erfolgte. Für diesen Endospermtyp habe ich die Benennung *Lycopsis*-Typ eingeführt, der, wenn man so will, als eine Modifikation eines nuklearen Endosperms betrachtet werden kann. Ehe ich die Merkmale aufzähle, die ein Endosperm von *Lycopsis*-Typ auszeichnen, dürfte es zweckmässig sein, die Entwicklung des Endosperms bei *Lycopsis arvensis* zu schildern.

*Lycopsis arvensis*. Nach der Befruchtung werden die beiden Polkerne von dem breiten Plasmastrang, welcher die Eizelle mit der Plasmamasse in der Spitze des Divertikels verbindet, in den lateralen Divertikel hinabtransportiert. Erst hier verschmelzen die Polkerne zu einem sekundären Embryosackkern (Taf. II, Fig. 10). In den ungewöhnlichen Fällen, wo der Embryosack bereits zur Zeit der Befruchtung eine gerundete Form angenommen hat, kann sich die laterale Plasmaanhäufung bis an die Eizelle heran erstrecken (Taf. II, Fig. 11). Gewöhnlich hat jedoch der Embryosack zu diesem Zeitpunkt eine Form, wie sie Taf. II, Fig. 10 zeigt, aber später rundet

sich der Sack durch Verengung des umgebenden Integumentgewebes ab und verlängert sich in seiner ursprünglichen Längsrichtung, wodurch er eine regelmässige, sphäroidische Form erhält. Der sekundäre Embryosackkern teilt sich nun (Taf. II, Fig. 11; Fig. 138), und die Richtung der Kernteilungsfigur ist dabei rechtwinklig zur Symmetrieebene des Sackes; der Schnitt durch den in Fig. 138 (u. 139) abgebildeten Embryosack trifft diese Symmetrieebene rechtwinklig. Der oben erwähnte Plasmastrang verschwindet bald nach der Teilung des sekundären Embryosackkerns. Zwischen den beiden ersten Endospermkernen sieht man anfangs eine phragmoplastartige Figur (Fig. 138), aber eine Zellplatte oder Wandbildung in dieser habe ich nicht beobachtet. Die Fadenstruktur zwischen den Kernen verschwindet, und in einem etwas späteren Stadium liegen also zwei vollkommen freie Kerne im Divertikelplasma (Fig. 139). Diese teilen sich von neuem, und auf diese Kernteilung folgt eine Zellteilung. Zwischen den vier Endospermkernen entsteht eine Plasmahaut, die schliesslich sehr distinkt wird und den Embryosackraum sowie das Endosperm in zwei Zellen abteilt, eine kleinere laterale mit zwei Endospermkernen und eine grössere zentrale, die auch anfangs zwei Endospermkerne enthält (Fig. 140). Diese beiden Abteilungen des Endosperms verhalten sich während der folgenden Entwicklung ganz verschieden und werden im nachstehenden als laterales und zentrales Endosperm bezeichnet. Darüber, wie die Wand zwischen diesen Endospermteilen entsteht, kann ich leider keine eingehenden Angaben machen. Ich konstatiere nur die Tatsache, dass die Teilung der primären Endospermzelle nicht nach der ersten, sondern nach der zweiten Kernteilung im Endosperm eintritt.

Die innere Wand der lateralen Endospermzelle biegt sich schwach nach innen gegen die zentrale Endospermhöhle und nimmt dadurch die Form einer bikonvexen Linse an (Fig. 140; 141). Sie ist mit einem dichten Plasma gefüllt, ihre beiden Kerne sind relativ gross und enthalten zwei bis mehrere, oft unregelmässig geformte Nukleolen. Die Kerne in dem lateralen Endosperm erfahren weiterhin nur noch eine Teilung, so dass die Endospermabteilung also nur vier, in einer Ebene angeordnete Kerne enthält. Zwischen diesen entstehen dünne Plasmawände. Das laterale Endosperm besteht nun aus einem vierzelligen, linsen- oder scheibenförmigen Komplex. In einigen Fällen habe ich 6—8 Kerne bzgl. Zellen in dem lateralen

Endosperm gezählt. Der Kürze wegen bezeichne ich diese Zellen als laterale Endospermzellen. Diese vergrössern sich nun durch Wachstum, die Innenwände biegen sich oft gegen die zentrale Endospermzelle ein. Gleichzeitig entstehen Vakuolen in ihnen (Fig. 142; Taf. II, Fig. 12). In den an das Integumentgewebe grenzenden, oft mehr oder minder zugespitzten Teilen der lateralen Endospermzellen ist das Plasma indessen sehr dicht und nicht vakuolisiert. Während der folgenden Entwicklung werden die vier Zellen des lateralen Endosperms sehr gross, sie runden sich ab, und die Vakuolisierung tritt zurück. Das Plasma, das sie erfüllt, bekommt eine retikuläre Struktur, und die Kerne werden sehr gross und hypertrophiert. Die Chromatinmenge in diesen nimmt beträchtlich zu, die Nukleolen nehmen unregelmässige Form an und zerfallen in mehrere kleinere. Überhaupt gleichen die lateralen Endospermzellen nun in mehreren Beziehungen den grossen Antipodenzellen, die mehrere *Ranunculaceen*, *Berberidaceen* und *Papaveraceen* kennzeichnen (vgl. WESTERMAIER 1890; OSTERWALDER 1898; LÖTSCHER 1905; HUSS 1906). Die lateralen Endospermzellen bei *Lycopsis* werden jedoch niemals mehrkernig.

Wir wollen nun unsere Aufmerksamkeit auf die Entwicklungsprozesse in der zentralen Endospermzelle richten, die ja den Hauptteil des ursprünglichen Embryosackraumes einnimmt und ziemlich plasmaarm ist (Fig. 140—143). Die beiden primären Kerne in dem zentralen Endosperm wandern im Wandplasma näher an die Eizelle und teilen sich früher als die beiden primären Kerne im lateralen Endosperm (Fig. 141). Hierauf folgen mehrere sukzessive, freie Kernteilungen in der zentralen Endospermzelle. Wenn letztere 8—16 Endospermkerne enthält, ist die Zellteilung in der lateralen Endospermzelle vollendet. In den auf Fig. 142 u. 143 sowie Taf. II, Fig. 12 abgebildeten Schnitten sind ja nur einige wenige Kerne in dem zentralen Endosperm sichtbar, die übrigen lagen natürlich in den angrenzenden Schnitten. Unterdessen hat sich der Embryosack abgerundet und ist danach in seiner ursprünglichen Längsrichtung weitergewachsen. Der laterale Divertikel ist infolgedessen verschwunden, aber die Lage der lateralen Endospermzellen gerade vor dem Funiculus ist unverändert beibehalten worden.

Erst in einem viel späteren Stadium, wenn das zentrale Endosperm eine sehr grosse Anzahl freier Endospermkerne enthält, beginnt die Zellbildung in dieser Endospermpartie. Dieselbe wird

schliesslich von Endospermgewebe gefüllt, dessen periphere Zellen klein und ziemlich plasmareich sind, im Gegensatz zu den sehr grossen und äusserst inhaltsarmen inneren Zellen. In diesen letzteren wird keine Nahrung abgelagert, sondern dieses grobmaschige Parenchymgewebe wird von dem schnell auswachsenden Embryo verdrängt.

Wir können nun die Eigenschaften zusammenfassen, die ein Endosperm von *Lycopsis*-Typ auszeichnen. Es sind folgende: 1. Durch die Teilung des sekundären Embryosackkernes, die lateral im Embryosack, gewöhnlich in einer gegen den Funiculus gerichteten Seitenausbuchtung stattfindet, entstehen zwei freie Kerne; 2. die zweite Kernteilung im Endosperm ist von einer Zellteilung begleitet, durch welche die Endospermutterzelle in eine kleinere laterale (laterales Endosperm) und eine grössere zentrale Zelle (zentrales Endosperm) abgeteilt wird; 3. aus dem lateralen Endosperm entstehen gewöhnlich vier antipodenartige, hypertrophierte Endospermzellen; 4. das zentrale Endosperm verhält sich wie ein typisches nukleares Endosperm, d. h. es tritt eine Gewebebildung ein, nachdem eine sehr grosse Anzahl freier Endospermkerne gebildet worden ist. — Man kann während der Entwicklung des Endosperms bei *Lycopsis* vier Phasen unterscheiden: erst eine freie Kernteilung, dann Zellteilung, dann abermals freie Kernteilungen und schliesslich Zellbildung.

Es liegt nahe, das *Lycopsis*-Endosperm mit dem sog. helobialen Endospermtyp zu vergleichen (DAHLGREN 1923, S. 17). Diese Endospermtypen zeichnen sich beide durch eine frühe Aufteilung des Endosperms in zwei ungleichwertige Kammern aus. Der prinzipielle Unterschied liegt darin, dass beim *Helobiac*-Typ die Teilung der primären Endospermzelle nach der ersten Kernteilung im Endosperm, beim *Lycopsis*-Typ nach der zweiten eintritt. Wegen dieser anscheinend unbedeutenden Verschiedenheit ist man nach der jetzt üblichen Terminologie genötigt, das *Helobiac*-Endosperm zu den zellularen und das *Lycopsis*-Endosperm zu den nuklearen Endospermformen zu rechnen. Hierzu kommt indessen eine Ungleichheit in der Lage der beiden ersten Endospermkammern zueinander; im *Helobiac*-Endosperm wird durch eine transversale Wandbildung eine untere chalazale Zelle (basales Endosperm) abgeteilt, während bei dem *Lycopsis*-Typ eine laterale Endospermzelle durch eine im Verhältnis zur Längsachse des Embryosackes longitudinale Plasmawand abgetrennt wird.

Die grösste Übereinstimmung mit dem *Lycopsis*-Typ zeigt das Endosperm bei einer *Burmanniacee*, *Thismia javanica*, welche von BERNARD u. ERNST (1909) untersucht wurde. Das Endosperm bei *Thismia javanica* kommt auch dem *Helobiac*-Typ sehr nahe, aber aus den Figuren und der Beschreibung, welche die eben genannten Autoren über die Endospermentwicklung bei dieser Art gegeben haben, geht mit voller Deutlichkeit hervor, dass die Abtrennung der basalen Endospermzelle erst nach der zweiten Kernteilung im Endosperm erfolgt. Ich zitiere folgendes aus ihrer Arbeit (S. 56—57): »Der ungefähr in der Mitte des Embryosackes liegende sekundäre Embryosackkern (Taf. XV, Fig. 5) teilt sich (Taf. XV, Fig. 6); der eine der beiden Tochterkerne verbleibt im Zentrum des Sackes (Taf. XV, Fig. 7, 9), während der andere später in der Nähe der Antipoden zu finden ist (Taf. XV, Fig. 7). Beide teilen sich bald wieder. Die Nachkommen des zentral gelagerten Kernes verbleiben in verschiedener Stellung in der Mitte des Embryosackes, während die Achse der Spindelfigur am basalen Ende des Embryosackes stets senkrecht zur Längsachse des Embryosackes verläuft (Taf. XV, Fig. 8—10) und die beiden Kerne neben einander zu liegen kommen. Von dichtem und stark färbbarem Plasma umgeben, verbleiben sie in ihrer Lage unmittelbar über den Antipoden. Sie werden bald von einander und vom oberen Teil des Embryosackes durch Wände getrennt.» Dies stellt eine deutliche und interessante Abweichung von dem helobialen Endospermtyp dar, und es ist daher nicht ganz berechtigt, wenn SAMUELSSON (1913, S. 130) und PALM (1915, S. 29) *Thismia javanica* in ihre Listen über Arten mit helobialem Endosperm aufnehmen. Der wesentliche Unterschied zwischen dem Endosperm von *Thismia javanica* und dem *Lycopsis*-Endosperm liegt in der verschiedenartigen Lage der ersten Endospermzellen. Es ist in diesem Zusammenhang von Interesse, darauf hinzuweisen, dass ein echtes helobiales Endosperm bei anderen *Burmanniaceen* (*Burmannia*- und *Thismia*-Arten) vorkommt.

Eine frühzeitige Differenzierung des Endosperms in ein zentrales und ein laterales kommt ausser bei *Lycopsis arvensis* bei folgenden *Borraginaceen* vor: *Pulmonaria officinalis*, *mollissima*; *Nonnea rosea*, *lutea*, *nigricans*; *Anchusa officinalis*, *sempervirens*, *italica*; *Symphytum officinale*, »*uplandicum*»; *Cerithe major*, *alpina*; *Lithospermum officinale*, also bei 10 *Anchuseen* und 3 *Lithospermeen*.

Allerdings habe ich nicht die jüngsten Endospermstadien bei allen diesen Arten gesehen, doch halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass die Endospermentwicklung bei sämtlichen dem *Lycopsis*-Schema folgt. Die Gleichheit mit dem *Lycopsis*-Endosperm ist frappant; bei allen werden vier antipodenartige, laterale Endospermzellen gebildet, und in dem zentralen Endosperm entsteht eine grosse Anzahl freie Kerne in einem dünnen Wandplasma.

*Nonnea*. Wie bei *Lycopsis* wandern bei den *Nonnea*-Arten die Polkerne nach der Befruchtung nach unten und verschmelzen in dem lateralen Divertikel. Die Hauptmasse des Plasmas ist dann in diesem funikularen Teil des Embryosackraumes gesammelt. Das jüngste Endospermstadium habe ich bei *Nonnea nigricans* (Fig. 144) gesehen, das Endosperm enthielt acht Kerne. In diesem Stadium war nicht nur das laterale Endosperm deutlich durch eine Wand von dem zentralen abgegrenzt, sondern es war bereits in vier plasmagefüllte laterale Endospermzellen abgeteilt. Das zentrale Endosperm enthielt vier freie Kerne. In dem auf Fig. 144 abgebildeten Sack streckte sich die laterale Plasmaanhäufung bis an den Eiapparat hinauf. Später verteilt sich das Plasma gleichförmig längs der Innenwänden des zentralen Endosperms, und durch sukzessive Kernteilungen entsteht eine grosse Anzahl Endospermkerne in dem zentralen Endospermabschnitt. In Fig. 145 a und b sehen wir ein relativ junges Endosperm von *Nonnea lutea*. Das zentrale Endosperm ist eine vielkernige Zelle geworden. Das Aussehen der lateralen Endospermzellen ergibt sich besser aus den Figuren als aus einer Beschreibung. Sie liegen in der Spitze des bei *Nonnea lutea* besonders schmalen Divertikels. Die lateralen Endospermzellen nehmen ansehnlich an Wachstum zu, werden plasmaärmer und schliesslich von Zellulosebalken durchsetzt; ihre Innenwände sind kuppelförmig gegen das zentrale Endosperm eingebogen (Taf. III, Fig. 17). Das Zellgewebe um das laterale Endosperm erinnert an eine Hypostase und besteht aus grossen, mit stark verdickten Wänden versehenen Zellen. *Nonnea rosca* gleicht bezüglich des Endosperms völlig *Nonnea lutea*. Die Zellbildung in dem zentralen Endosperm beginnt sehr spät; es werden nur einige wenige periphere Zellschichten gebildet. Der zentrale Endospermraum wird also bei den *Nonnea*-Arten nicht vollständig von Endospermgewebe gefüllt. In der schematischen Fig. 70, die einen Schnitt durch eine halbreife Teilfrucht von *Nonnea nigricans* darstellt, geben

die punktierten Linien die Grenzen des Endospermgewebes in dem zentralen Endosperm an; das laterale Endosperm ist dicht punktiert.

Die grossen Zellen, die VESQUE (1878, S. 257) bei *Nonnea flavescens* als »vésicules anticlines» beschrieben hat, sind offenbar laterale Endospermzellen. Dies wird durch seine Fig. 10, Taf. 13, bestätigt, welche völlig meiner Fig. 145 von *Nonnea lutea* entspricht. Diese »vésicules anticlines» haben also eine ganz andere Entstehungsart und Lage als VESQUE annimmt. Er vermutet, dass sie zwei chalazalen Tetradenzellen entsprechen. ROSANOFF's (1866—67) Angabe über grosse Antipoden bei *Nonnea violacea* beruht ohne Zweifel auch auf einer Verwechslung mit lateralen Endospermzellen.

Die *Pulmonaria*-Arten gleichen bezüglich des Endosperms fast völlig *Nonnea lutea* und *rosca*. Wie bei diesen ist der laterale Divertikel bei *Pulmonaria* lang und schmal. Wie oben bemerkt, hat LÖTSCHER (1905, S. 254; Fig. 39) zweifellos die lateralen Endospermzellen bei *Pulmonaria officinalis* mit Antipoden verwechselt. Er schreibt: »Bei *Pulmonaria officinalis* liegen die mehr allmählich als plötzlich in den stumpfen Stiel zulaufenden Antipoden in dem schmalen Teil des Embryosackes, unter welchem das Gefässbündel eintritt (Fig. 39). Diese dem Embryo diametral gegenüberliegende Anheftungsstelle behalten sie bei, da der Embryosack nicht einseitig herabwächst.» Nach der letzten Behauptung ist es mir klar, dass LÖTSCHER keine jüngeren Entwicklungsstadien des Embryosackes untersucht hat. Hätte er befruchtungsreife, aber nicht befruchtete Embryosäcke studiert, so würde er keinerlei Zellen »in dem schmalen Teil des Embryosackes» gefunden haben. Dieser entspricht auch nicht dem Chalazateil des Embryosackes, sondern ist gerade durch ein einseitiges Wachstum des letzteren entstanden, wie ich oben geschildert habe. Die lateralen Endospermzellen sind anfänglich sehr plasmareich, werden aber früh vakuolisiert und von Balken durchzogen, die sich leicht mit Lichtgrün färben und wahrscheinlich aus Zellulose bestehen. Es ist keine ungewöhnliche Erscheinung, dass Zellulosebalken in Endospermhaustorien vorkommen; hierbei soll es sich um eine »Umwandlung von Plasma in Zellulose» handeln (vgl. SCHMID 1906, S. 285—286). Wie bei *Nonnea* verbleiben die lateralen Endospermzellen bei den zwei untersuchten *Pulmonaria*-Arten einkernig. Im Vorbeigehen bemerkt STRASBURGER (1880, S. 203), dass die jüngsten Endospermzellen

bei *Pulmonaria officinalis* vorübergehend mehrkernig sind; offenbar handelt es sich hier um die ersten Zellen in dem zentralen Endosperm.

*Symphytum officinale*. Die Endospermentwicklung bei dieser Art stimmt in grossen Zügen mit der bei den vorigen Arten überein, weicht aber in einigen Einzelheiten ab, nämlich darin, dass die lateralen Endospermzellen mehrkernig werden und das zentrale Endosperm sehr früh von Gewebe gefüllt wird. In Fig. 146 von *Symphytum officinale* ist der sekundäre Embryosackkern im Begriff, sich in dem dichten Divertikelplasma zu teilen. In der Antipodentasche, welche in das Hypostasengewebe hineinragt, sind die Antipodenkerne spurlos verschwunden. Die folgende Entwicklung im Endosperm bei *Symphytum* habe ich nicht im einzelnen verfolgen können. Doch werden sehr früh laterale Endospermzellen im Divertikel gebildet, und es ist wahrscheinlich, dass sie ebenso wie bei *Lycopsis* entstehen. Ihr Aussehen in frühem Stadium ist aus Fig. 147 ersichtlich. Kennzeichnend für *Symphytum* ist, wie erwähnt, dass die Zellbildung in dem zentralen Endosperm sehr zeitig beginnt (Fig. 147). Diese Endospermkammer wird sehr schnell von grobmaschigem, plasmaarmem Endospermgewebe gefüllt. Die peripheren Zellen sowie diejenigen, welche den Embryo und das laterale Endosperm zunächst umgeben, werden kleiner und plasmareicher (Taf. III, Fig. 16). Als eine andere Eigentümlichkeit für *Symphytum* hebe ich hervor, dass sich die Kerne in den lateralen Endospermzellen amitotisch teilen. Die lateralen Endospermzellen erhalten überhaupt ein sehr auffallendes Aussehen bei der fraglichen Art. Sie werden sehr gross, biegen sich tief in das zentrale Endosperm hinein und sind mit einem dichten Plasma von streifiger Struktur gefüllt; wenn Vakuolen vorkommen, haben sie eine sehr scharfe Begrenzung (Taf. III, Fig. 16). Die Kerne zeigen früh Zeichen von Hypertrophie. Die Nukleolen nehmen phantastische Formen an. Nun beginnt der Fragmentationsprozess der Kerne. Dieser wird damit eingeleitet, dass die Kerne zipfelig oder gelappt werden (Fig. 149); allmählich werden die Lappen abgeschnürt (Fig. 148 u. 149) und zu Tochterkernen. Mit jedem Lappen und Tochterkern wird auch ein Teil des Nukleolus abgetrennt. Die übrige chromatische Substanz ist während der Amitose gleichförmig in Form von Körnern, Klumpen und Bändern im Kern verteilt (Fig. 148—149). Die abgeschnürten Tochterkerne



können sehr wechselnde Grösse haben. Oft werden gleichzeitig von dem primären Kerne mehrere kleinere Fragmentationskerne abgetrennt. Infolge dieser amitotischen Teilungen enthalten die lateralen Endospermzellen eine wechselnde Anzahl Kerne, mehr als sechs habe ich jedoch nie gezählt.

Es hat sich gezeigt, dass amitotische Kernteilungen weit seltener sind, als man früher angenommen hat, und vieles, was in der älteren Literatur als Amitosen beschrieben wurde, hat sich als Missdeutungen herausgestellt (vgl. TISCHLER 1921, S. 457—461). Echte Amitosen kommen hauptsächlich in Endospermhaustorien, hypertrophierten Antipoden und Pollentapetenzellen vor. Davon, dass es sich bei den lateralen Endospermzellen bei *Symphytum* nicht um »Pseudo-Amitosen« oder Kernfusionen handelt, habe ich mich überzeugen können. In den zahlreichen Präparaten, die ich durchmustert habe, sah ich die verschiedenen Stadien des Fragmentationsprozesses.

Dass die von LÖTSCHER (1905, S. 254) als Antipoden beschriebenen Zellen im Embryosack von *Symphytum officinale* als laterale Endospermzellen zu identifizieren sind, glaube ich mit voller Evidenz bewiesen zu haben. Bei dieser Art werden keine Antipodenzellen, sondern nur drei kleine Antipodenkerne gebildet, welche sehr frühzeitig verschwinden. Dass LÖTSCHER wirklich laterale Endospermzellen und nicht Antipoden beobachtet hat, geht aus der Lage dieser Zellen »über der Einmündung des Funiculusbündels« und ihrer Persistenz hervor. Sie sind »immer noch ohne Spuren des Zerfalles vorhanden, wenn der grosse, ovale Embryo schon Anfänge der Samenlappen zeigt«. LÖTSCHER wird auch von der unrichtigen Vorstellung beherrscht, dass die fraglichen Zellen eine chalazale Lage einnehmen.

Mit grösster Wahrscheinlichkeit sind auch die »vésicules antipodes bien franchement collatérales«, die VESQUE (1878, S. 257) bei *Symphytum tuberosum* gesehen hat, derartige laterale Endospermzellen.

Die Endospermbildung bei *Symphytum officinale* ist auch von HEGEMAIER (1886, S. 552—554) studiert worden. Aus seiner Arbeit zitiere ich folgendes (S. 555): »In der der Insertion des Funiculus gegenüberliegenden Region des Endosperms zeichnet sich eine Gruppe besonders derbwandig werdender Zellen aus; diese nehmen an dem Endospermwachstum unter Zellvermehrung

keinen weiteren Antheil, dagegen fand ich in der Folge die Kerne der einen oder anderen von ihnen fragmentiert. Dieser durch seinen eigenthümlichen Habitus stets in die Augen fallende Zellenkomplex gleicht alsdann den nachträglich sich vergrößernden Antipodenzellen mancher Pflanzen», und später »wird das Endosperm zu einem viel- und weitmaschigen, dünnwandigen, inhaltsarmen, ziemlich unregelmässigen Parenchym, welches bald von dem auf kurzem Suspensor sich entwickelnden, anfangs allseitig von ihm umschlossenen Keim wieder verdrängt wird». Diese Beschreibung ist teilweise überaus treffend. Schon HEGELMAIER war es offenbar klar, dass die auffallenden, grossen antipodenförmigen Zellen im Embryosack bei *Symphytum officinale* endospermatischen Ursprung haben; dass sie besonders dickwandig sind, ist jedoch nicht richtig. Verwundernswert ist, dass HEGELMAIER sogar die Fragmentation der Zellkerne gesehen hat.

In einem Embryosack von *Symphytum »uplandicum»* fand ich einmal einen mehrzelligen Embryo, aber die Endospermbildung hatte nicht begonnen, ja, die Polkerne waren nicht verschmolzen. Dieses abnorme Verhalten kann darauf beruhen, dass nur die Eizelle, aber keiner der Polkerne mit einem Spermakern verschmolzen war und also nur die Embryo-, nicht dagegen die Endospermbildung ausgelöst war. Auch bei *Symphytum »uplandicum»*, diesem in der Gegend von Upsala so gewöhnlichen Hybrid, habe ich laterale Endospermzellen beobachtet.

*Anchusa.* Um Wiederholungen zu vermeiden, mag es genügen, darauf hinzuweisen, dass alle Endospermstadien, die ich von den untersuchten *Anchusa*-Arten gesehen habe, vollständig den entsprechenden Stadien bei *Lycopsis* glichen. Die ersten Teilungen im Endosperm habe ich bei keiner *Anchusa*-Art wahrgenommen und kann also nicht sagen, auf welche Art das laterale Endosperm entsteht.

*Cerithe und Lithospermum.* Zum *Lycopsis*-Typ muss das Endosperm bei einigen Arten der zur Gruppe *Lithospermeae* gehörenden Gattungen *Cerithe* und *Lithospermum* gerechnet werden. Bei diesen Gattungen bildet der Embryosack keinen lateralen Divertikel, wie bei den oben behandelten *Anchuseen*. Doch sehen wir das Plasma im Embryosack nach der Befruchtung lateral angehäuft, näher bestimmt, gerade vor der Insertion des Funiculus. Hier finden die ersten Teilungen im Endosperm statt. Sowohl bei

*Cerinth* *major* als bei *Lithospermum officinale* hatte ich Gelegenheit, einige sehr junge Endospermstadien zu sehen und konnte konstatieren, dass das Resultat der Teilung des sekundären Embryosackkerns zwei freie Endospermkerne wie bei *Lycopsis* sind. Wenn das Endosperm vier Kerne enthält, ist die Kammerung in ein laterales und ein zentrales Endosperm durchgeführt. Ersteres teilt sich sehr früh in zwei laterale Endospermzellen. Diese sind anfangs sehr klein, dünn scheibenförmig, nehmen aber schnell an Wachstum zu und biegen sich gegen die grosse zentrale Endospermhöhle ein. Jede der primären lateralen Endospermzellen teilt

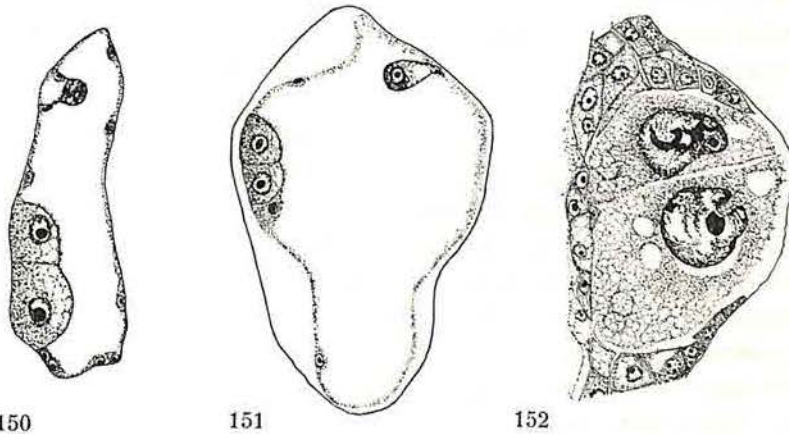


Fig. 150. *Lithospermum officinale*. Junger Embryo und Endospermstadium mit lateralen Endospermzellen. Vergr. 135: 1. Fig. 151—152. *Cerinth* *major*. Fig. 151. Junges Endospermstadium mit lateralen Endospermzellen. Vergr. 260: 1. Fig. 152. Die lateralen Endospermzellen auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung. Vergr. 260: 1.

sich in zwei Zellen. Das laterale Endosperm bei *Cerinth* und *Lithospermum* wird also gleichfalls vierzellig. In Fig. 150 von *Lithospermum officinale* und Fig. 151 von *Cerinth* *major* besteht der laterale Endospermkomplex bereits aus vier Zellen, von denen jedoch nur zwei sichtbar sind; in dem dünnen Wandplasma der zentralen Endospermkammer lagen in diesem Stadium mehrere freie Kerne zerstreut. Wenn die lateralen Endospermzellen den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht haben, besitzen sie bei *Cerinth* *major* das Aussehen, das Fig. 152 zeigt. Die zentrale Endospermkammer ist dann mit einem aus 3—5 Zellschichten bestehenden Endospermgewebe bekleidet. Fig. 152 gibt auch ein gutes Bild von der Grösse der hypertrophierten Kerne der lateralen Endo-

spermzellen im Verhältnis zu den Kernen des zentralen Endosperms und zeigt ferner, dass die lateralen Endospermzellen nicht von deutlichen Wänden umgeben sind, sondern sich am ehesten als nackte Zellen bezeichnen lassen. Wenn ROSANOFF (1866) bei *Cerintho major* von mehreren grossen Antipoden spricht, so halte ich es für wahrscheinlich, dass es sich nicht um Antipoden, sondern um die lateralen Endospermzellen handelt. Bei *Cerintho alpina* werden auch laterale Endospermzellen von gleichem Aussehen wie bei *C. major* gebildet.

Sehr charakteristisch für den Endospermtyp, mit dem wir uns jetzt beschäftigt haben, ist die zeitige Aufteilung des Endosperms in zwei morphologisch sehr verschiedene Abteilungen. Man möchte gern eine teleologische Erklärung für diese Differenzierung geben. Da liegt es nahe anzunehmen, dass die Organisation, welche das *Lycopsis*-Endosperm auszeichnet, eine Arbeitsteilung im Endosperm ermöglicht und mit ihr verknüpft ist. Ich habe bereits wiederholt betont, dass die lateralen Endospermzellen in mehreren Beziehungen Ähnlichkeit mit den grossen Antipoden aufweisen, die man bei vielen *Ranunculaceen* u. s. w. trifft, ja, mehrere Autoren haben sie sogar als kräftig entwickelte Antipoden aufgefasst. Es ist eine allgemein verbreitete Ansicht, dass besonders grosse Antipodenzellen eine nahrungsphysiologische Rolle spielen (vgl. WESTERMAIER 1890, LÖTSCHER 1905; STOLT 1922, S. 24—25), die wohl hauptsächlich darin bestehen würde, dass sie die zur Chalaza geleitete Nahrung aufnehmen, umbilden und in geeigneterer Form an das Endosperm und den Embryo weitergeben. Bei allen *Borraginaceen* mit einem Endosperm von *Lycopsis*-Typ ist der Antipodenapparat sehr unbedeutend und unbeständig, weshalb ich es kaum für wahrscheinlich halte, dass er eine nennenswerte nahrungsphysiologische Bedeutung hat. Man könnte nun annehmen, dass die Zellen des lateralen Endospermkomplexes die Funktion der Antipoden übernommen haben, dass es sich hier also mit anderen Worten um einen Funktionswechsel handelt. Ich bin jedoch nicht geneigt, die Sache so auszudrücken. Allerdings bin ich der Ansicht, dass den lateralen Endospermzellen eine nahrungsphysiologische Funktion gleicher Art wie bei grossen Antipoden zuzuschreiben ist. Ich betrachte also das laterale Endosperm als ein spezifisches Organ, das die durch den Funiculus in die Samenanlage transportierte Nahrung aufnimmt und chemisch umbildet. Für diese Nahrungs-

aufnahme besitzen die lateralen Endospermzellen ja die günstigste Lage, da sie sich stets dem Insertionspunkt des Funiculus so nahe wie möglich befinden. Dagegen dürfte das laterale Endosperm das angrenzende Integumentgewebe nicht in höherem Grade zerstören und absorbieren als andere Teile der Oberfläche des Embryosackes. Wenn also die lateralen Endospermzellen wahrscheinlich eine Funktion haben, die zu der Benennung »physiologische Antipoden« berechtigt, so will ich damit nicht sagen, dass sie die Rolle der wirklichen Antipoden übernommen hätten. Es ist ja keineswegs sicher, ja kaum wahrscheinlich, dass der kleine ephemäre Antipodenapparat, der bei den betreffenden *Borraginaceen* vorkommt, jemals eine Bedeutung für die Nutrition des Endosperms und Embryos gehabt hat. Bei *Onosma* und *Borrago*, wo eine Differenzierung im Endosperm in bedeutend späterem Stadium und in anderer Weise eintritt, zeigen die Antipoden weder kräftigere Ausbildung noch grössere Persistenz; sie sind ja gewöhnlich zur Zeit der Befruchtung verschwunden. Ich bin zu der Ansicht gelangt, dass die Ausbildung von lateralen Endospermzellen unabhängig davon war, ob die Antipoden vorher eine physiologische Funktion besessen hatten oder nicht. Die Stammformen von Arten, die ein Endosperm von *Lycopsis*-Typ besitzen, haben meiner Meinung nach ein normales nukleares Endosperm gehabt, aber eine Entwicklungsrichtung eingeschlagen, die zu dem erstgenannten Endospermtyp führte. Ich komme später auf diese Frage zurück. Mit der morphologischen Organisation ging eine physiologische Arbeitsverteilung im Endosperm Hand in Hand. Wie bekannt, hat HUSS (1906) auch den grossen hypertrophierten Antipodenzellen jede nahrungsphysiologische Bedeutung für den Embryosack aberkennen wollen; sie seien lediglich als Hypertrophien zu betrachten. Gegen diese Auffassung erhebt JUEL (1907, S. 28) den berechtigten Einwand, dass sie eine Funktion haben können, auch wenn sie hypertrophiert sind. Analog hiermit dürfte der Umstand, dass die lateralen Endospermzellen und ihre Kerne stets hypertrophiert werden, kein Hindernis für meine Ansicht über ihre Funktion bilden. Im Gegenteil finde ich es wahrscheinlich, dass die Hypertrophierung durch die reichliche Ablagerung von Nahrungsstoffen bedingt ist. Die zentrale Endospermkammer ist der Raum, in welchem sich der Embryo entwickelt. Eine wichtige nahrungsspeichernde Aufgabe dürfte diese Endospermabteilung kaum besitzen. In den Fällen, wo, wie bei *Lycopsis* und

*Symphytum*, die zentrale Endospermkammer mit Endospermgewebe gefüllt wird, sind die Zellen des letzteren immer sehr arm an Inhalt; gewöhnlich, z. B. bei *Nonnea*, *Pulmonaria*. *Cerinth* wird nur eine dünne, periphere Gewebeschicht in dieser Endospermabteilung gebildet. Vielleicht stehen diese Tatsachen in Zusammenhang mit dem schnellen Wachstum des Embryos, der schliesslich das Gewebe des zentralen Endosperms fast vollständig verdrängt.

Eine gleichartige physiologische Funktion, wie sie meiner Ansicht nach dem lateralen Endosperm zukommt, wird in vielen Fällen der basalen Endospermabteilung eines helobialen Endosperms zugeschrieben. Diese, die sehr ungleich ausgebildet sein kann, zeigt oft in Lage und Aussehen eine frappante Ähnlichkeit mit einem Antipodenapparat. Bei einer Reihe Arten, z. B. *Sagittaria variabilis* (SCHAFFNER 1897), *Ruppia rostellata* (MURBECK 1902) und *Limnocharis emarginata* (HALL 1902) verbleibt die basale Kammer ungeteilt und erinnert durch ihren Plasmareichtum und ihre grossen hypertrophierten Kerne an einen Riesenantipoden. In Wirklichkeit hat man auch die basale Endospermzelle in einem *Helobiae*-Endosperm mit Antipoden verwechselt. Der grosse akzessorische Antipode, der nach LAURENT (1904) bei der Gattung *Juncus* vorkommt, hat sich bei BRENNER's (1922) Untersuchungen als eine basale Endospermzelle herausgestellt. Auch der Riesenantipode, den LÖTSCHER (1905, Taf. II, Fig. 31—32) bei *Tofieldia calyculata* beschrieben und abgebildet hat, wurde von SEELIEB (1924) als ein basales Endosperm nachgewiesen. Auf gleiche Weise sind wohl auch WYLIE's (1904) Angaben über den Antipodenapparat bei *Elodea canadensis* umzudeuten (vgl. PALM 1915, S. 8—12). Das basale Endosperm kann in anderen Fällen in eine Anzahl Zellen aufgeteilt werden, die in gewissen Beziehungen Gleichheit mit Antipodenzellen zeigen. So verhält es sich z. B. bei *Saxifraga granulata* (JUEL 1907). Dem basalen Endospermkomplex bei *Saxifraga* schreibt JUEL gleichfalls eine nahrungsphysiologische Aufgabe zu; er fungiert, solange das zentrale Endosperm noch in der Entwicklung steht, als ein nahrungsspeicherndes Organ. Wir sehen also, dass die Analogien, die zwischen der morphologischen Konstitution des *Lycopsis*- und *Helobiae*-Endosperms konstatiert worden sind, dieselbe oder eine ähnliche physiologische Erklärung gefunden haben.

Der *Echium*-Typ.

Nur eine *Echium*-Art, nämlich *Echium plantagineum*, habe ich einer genaueren Untersuchung bezüglich der Entwicklung des Endosperms unterzogen. Wir begegnen bei dieser *Borraginacee* abermals einem anderen Endospermtyp, dem *Echium*-Typ («*Echium*-Endosperm»), der sowohl mit dem *Lycopsis*-Typ als mit dem *Heliobiae*-Typ Ähnlichkeiten aufweist. Nach der Beschreibung der Endospermentwicklung bei der genannten *Echium*-Art werde ich die für diesen Endospermtyp kennzeichnenden Züge näher präzisieren. Bereits früher habe ich in einem Vortragsreferat (H. SVENSSON 1923, S. 390) eine kurze Mitteilung über das *Echium*-Endosperm gemacht.

Bei *Echium plantagineum* hat der befruchtungsreife Embryosack eine regelmässige gerundete Form; der zytoplasmatische Inhalt ist hauptsächlich in dem apikalen Teil des Sackes gesammelt. Hier liegen auch die beiden grossen Polkerne. Erst nach der Befruchtung verschmelzen diese. Der sekundäre Embryosackkern teilt sich offenbar sehr schnell. Obgleich ich eine grosse Anzahl Präparate von frühen Endospermstadien durchmustert habe, sah ich niemals die erste Kernteilungsfigur im Endosperm. Das früheste Endospermstadium, das ich beobachtet habe, ist in Fig. 153 abgebildet. Aus dieser geht jedenfalls hervor, dass das Endosperm schon im Zweikernstadium — der eine Kern ist allerdings in der Teilung begriffen — zweizellig ist. Der Embryosack und das Endosperm werden unverkennbar schon nach der Teilung des Zentralkernes durch eine dünne, aber deutliche Plasmawand in zwei Zellen oder Endospermkammern aufgeteilt. Der *Echium*-Typ muss also zu den zellularen Endospermformen gerechnet werden. Die erste Wand ist sehr schräg orientiert und rechtwinklig zu der Symmetrieebene der Samenanlage. Die beiden primären Endospermzellen haben sehr ungleiche Grösse und verhalten sich während der folgenden Entwicklung verschieden; sie sind Initialzellen zu zwei verschiedenen Endospermkomplexen. Die kleinere liegt auf der funikularen Seite des Embryosackes und grenzt an oder umschliesst auch bisweilen den Embryo (Fig. 153 u. 154). Ich gebrauche auch für die Endospermabteilung, welche diese primäre Endospermzelle bildet, die Bezeichnung laterales Endosperm, weil sie grosse Übereinstimmungen mit dem lateralen Endosperm des *Lycopsis*-Types aufweist. Von der zweiten primären Endospermzelle, die den grössten Teil des

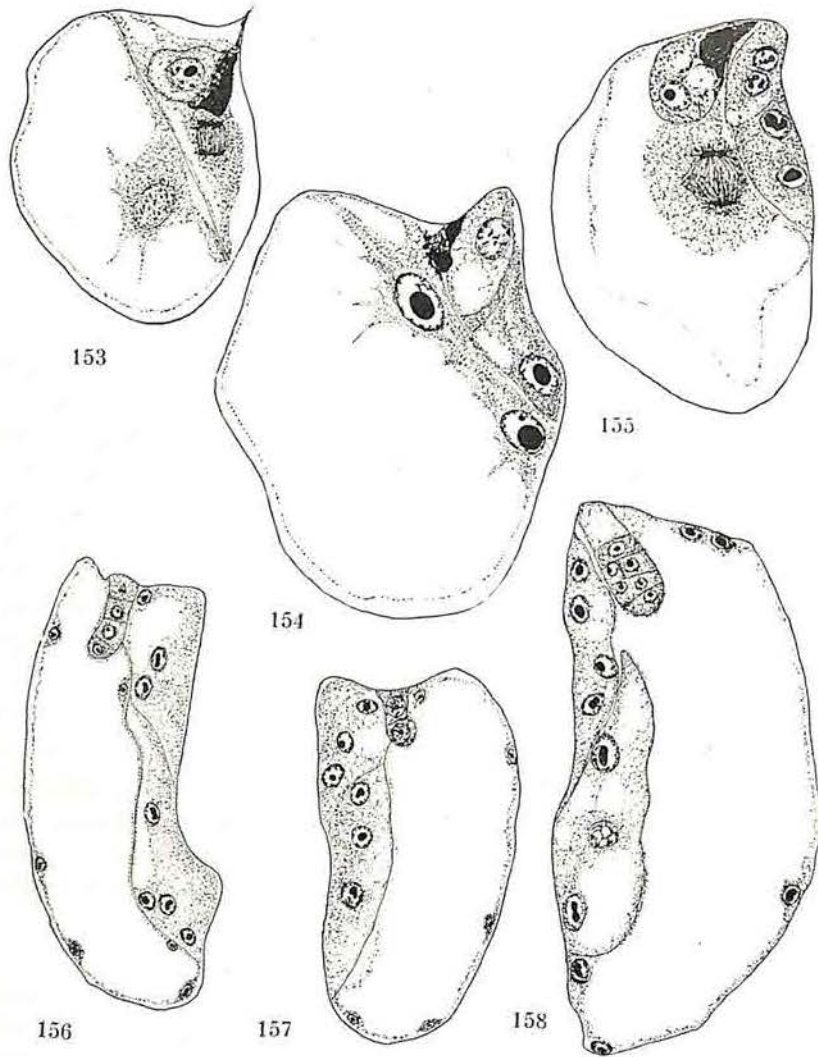


Fig. 153–158. *Echinum plantagineum*. Fig. 153. Zweizelliges Endosperm. Der Kern in der lateralen Zelle in Anaphase. Vergr. 320: 1. Fig. 154. Das laterale Endosperm zweizellig, das zentrale zweikernig. Vergr. 715: 1. Fig. 155. Erste Kernteilung im zentralen Endosperm. Die lateralen Endospermzellen zweikernig. Vergr. 450: 1. Fig. 156–158. Junge Embryo- und Endospermstadien. Vergr. 170: 1, 170: 1 und 260: 1.

Embryosackvolumens einnimmt, deriviert eine Endospermpartie, welche die entsprechende Benennung zentrales Endosperm erhalten hat. Das laterale Endosperm ist sehr reich an Plasma, und die



Kernteilungen beginnen in dieser Endospermpartie früher als in dem zentralen Endosperm (Fig. 153), doch folgt nur auf die erste dieser Kernteilungen eine Zellteilung. Das laterale Endosperm wird in zwei übereinander liegende Zellen oder Etagen geteilt (Fig. 154—158), welche durch sukzessive Kernteilungen mehrkernig werden (Fig. 156—158). Gleichzeitig mit dem Embryosack wachsen die beiden lateralen Endospermzellen, besonders in die Länge, und es entstehen Vakuolen, die gewöhnlich dicht an der schwach gegen das zentrale Endosperm gebogenen Scheidewand liegen, während der übrige Teil der lateralen Endospermzellen mit einem dichten, oft schön gestreiften Plasma gefüllt ist (Fig. 156—157). Das zentrale Endosperm wird hauptsächlich von einer grossen Vakuole eingenommen; anfänglich ist sein Plasma längs der Scheidewand gegen das laterale Endosperm angehäuft, verteilt sich aber später gleichförmig längs der Kammerwände als eine dünne Plasmaschicht, in welcher eine grosse Anzahl freier Kerne entstehen. Fig. 155 zeigt die erste Kernteilung in dem zentralen Endosperm; zu diesem Zeitpunkt war jede laterale Endospermzelle in diesem Sack schon zweikernig. Jedoch hat das laterale Endosperm nicht immer einen solchen Vorsprung in der Entwicklung; in dem auf Fig. 154 abgebildeten vierkernigen Endospermstadium dürfte die erste Kernteilung in den beiden Endospermabteilungen ziemlich gleichzeitig erfolgt sein. In dem zentralen Endosperm setzen sich, wie erwähnt, die Kernteilungen kontinuierlich fort, in den lateralen Endospermzellen aber hören sie auf, nachdem 4—10 Kerne entstanden sind, oder richtiger ausgedrückt: die Kerne treten alsdann in eine lange Ruheperiode ein. Sie werden grösser als die Kerne in der zentralen Kammer und sind reich an chromatischem Inhalt sowie mit einem bis mehreren Nukleolen versehen. Ihr Aussehen verleiht ihnen den Charakter von Haustorienkernen. Wahrscheinlich hat das laterale Endosperm bei *Echium* eine ähnliche nahrungsphysiologische Funktion, wie ich sie für das laterale Endosperm des *Lycopsis*-Types glaubhaft zu machen suchte. Auch bei *Echium plantagineum* kann man einen Zusammenhang zwischen der Lage des lateralen Endosperms und dem Insertionspunkt des Funiculus bemerken. Dieser liegt bei *Echium* nahe der mikropylaren Spitze der Samenanlage (Fig. 81), und darin hat man vielleicht eine Erklärung dafür zu suchen, dass sich das laterale Endosperm bei *Echium* bis zu dem mikropylaren Teil des Embryosackes hinauferstreckt. Das laterale

Endosperm hat deutlich eine überaus günstige Lage, um die durch den Funiculus nach der Samenanlage geleitete Nahrung aufnehmen zu können. Den älteren Endospermstadien habe ich geringes Interesse gewidmet. Erst in spätem Stadium werden Wände zwischen den Kernen im zentralen Endosperm gebildet. Wenn die Histogene im Embryo deutlich differenziert sind und die Kotyledonen scharf als Ausbuchtungen hervortreten, ist die zentrale Kammer mit einem dünnen, kleinzelligen Endospermgewebe tapeziert. Wahrscheinlich wird das zentrale Endosperm nie vollständig von Gewebe ausgefüllt.

Wir können nun die Charaktere zusammenstellen, die ein Endosperm von *Echium*-Typ auszeichnen. Es sind folgende: 1. Nach der Teilung des Zentralkerns wird eine schräge plasmatische Wand ausdifferenziert, welche die Grenze zwischen zwei verschiedenen Endospermabteilungen, dem lateralen und dem zentralen Endosperm, bildet; 2. das laterale Endosperm wird durch eine Querwand in zwei Zellen geteilt, in denen eine kleinere Anzahl schwach hypertrophierter Kerne entsteht; 3. in der grossen zentralen Endospermabteilung wird durch freie Kernteilungen eine grosse Anzahl Kerne gebildet, die in dem dünnen Wandplasma verteilt sind; Gewebebildung tritt spät ein. Das zentrale Endosperm verhält sich also wie ein »normales« nukleares Endosperm.

Das *Echium*-Endosperm stimmt deutlich in noch höherem Grade mit dem *Helobiac*-Endosperm überein als der *Lycopsis*-Typ. Der einzige eigentliche Unterschied zwischen dem *Echium*- und *Helobiac*-Typ scheint mir die verschiedene Lage der primären Endospermzellen zueinander zu sein; beim *Echium*-Typ wird eine laterale, beim *Helobiac*-Typ eine basale Zelle abgetrennt. Die grossen Gleichheiten zwischen dem *Lycopsis*- und *Echium*-Endosperm liegen offen zu Tage. Von dem *Lycopsis*-Typ unterscheidet sich der *Echium*-Typ jedoch dadurch, dass die Scheidewand zwischen der lateralen und der zentralen Endospermabteilung nicht nach der zweiten, sondern nach der ersten Kernteilung im Endosperm eintritt. Ein Anfangsstadium mit freien Kernen kommt nicht vor; das *Echium*-Endosperm ist ab initio zellular. Weniger wichtige Verschiedenheiten liegen darin, dass sich das laterale Endosperm bei *Echium* nur in zwei mehrkernige Zellen teilt, während es beim *Lycopsis*-Typ fast ausnahmslos aus vier einkernigen Zellen bestand; nur bei *Symphytum* wurden sie durch Amitosen mehrkernig.

#### Der *Lappula*-Typ.

Bei *Lappula echinata*, *Asperugo procumbens* und *Krynitzkya barbiger*, die sämtlich der Gruppe *Eritrichiaceae* angehören, geschieht die Endospermibildung nach einem interessanten, bisher nicht bekannten Schema. Wir lernen also innerhalb der Familie *Borraginaceae* einen weiteren Endospermtyp kennen, für den ich die Benennung *Lappula*-Typ vorgeschlagen habe. Zu diesem gehört ohne Zweifel das Endosperm einer anderen *Eritrichiacee*, *Amsinckia intermedia*. Ausserdem vermute ich, dass das Endosperm der *Cynoglossaceen* demselben Typ angehört, aber da mir die frühesten, kritischen Endospermstadien derselben fehlen, kann ich mich über diesen Punkt nicht mit Sicherheit aussprechen.

*Lappula echinata*. In einem Vortragsreferat (H. SVENSSON 1923, S. 387—388) habe ich früher in Kürze über die Entwicklung des Endosperms bei dieser Art berichtet. Sonstige Literaturangaben über das Endosperm bei den *Eritrichiaceen* finden sich nicht.

Zur Zeit der Befruchtung ist ungefähr die obere Hälfte des eiförmigen Embryosackes mit Zytoplasma gefüllt, in welchem der Eiapparat und die Polkerne eingebettet sind (Fig. 159). Der chalazale Teil des Embryosackes wird hauptsächlich von einer Vakuole eingenommen. Fig. 160 gibt ein gutes Bild von der Verteilung des Plasmas im Sack, nachdem die Befruchtung stattgefunden hat. Die beiden Polkerne verschmelzen nach derselben, und der Fusionskern tritt unmittelbar in Teilung ein. Er liegt dann im Plasma unter dem Eiapparat. Die Kernteilungsfigur nimmt eine völlig transversale Richtung ein (Fig. 160). Zwischen den beiden ersten Endospermkernen entsteht eine longitudinale oder schräge Wand (Fig. 161). Die Endospermibildung beginnt also mit einer Zellteilung, aber das Bemerkenswerte ist, dass der Embryosack nicht vollständig in zwei Zellen geteilt wird. Die primäre Wand wächst nämlich nicht tiefer nach unten als bis zu der Vakuole. Nur der obere, plasmareiche Teil des Embryosackes wird in zwei, nach unten offene Zellen oder Kammern geteilt, welche mittelst der Vakuole frei miteinander kommunizieren. Über die Entstehungsart der ersten Wand kann ich nichts Sicheres sagen. Ich halte es jedoch für wahrscheinlich, dass sie in gewöhnlicher Weise nach der Teilung des Zentralkerns als eine Zellplatte in einem Phragmoplasten präformiert wird. Hierfür spricht, scheint mir, die regelmässig longitudinale

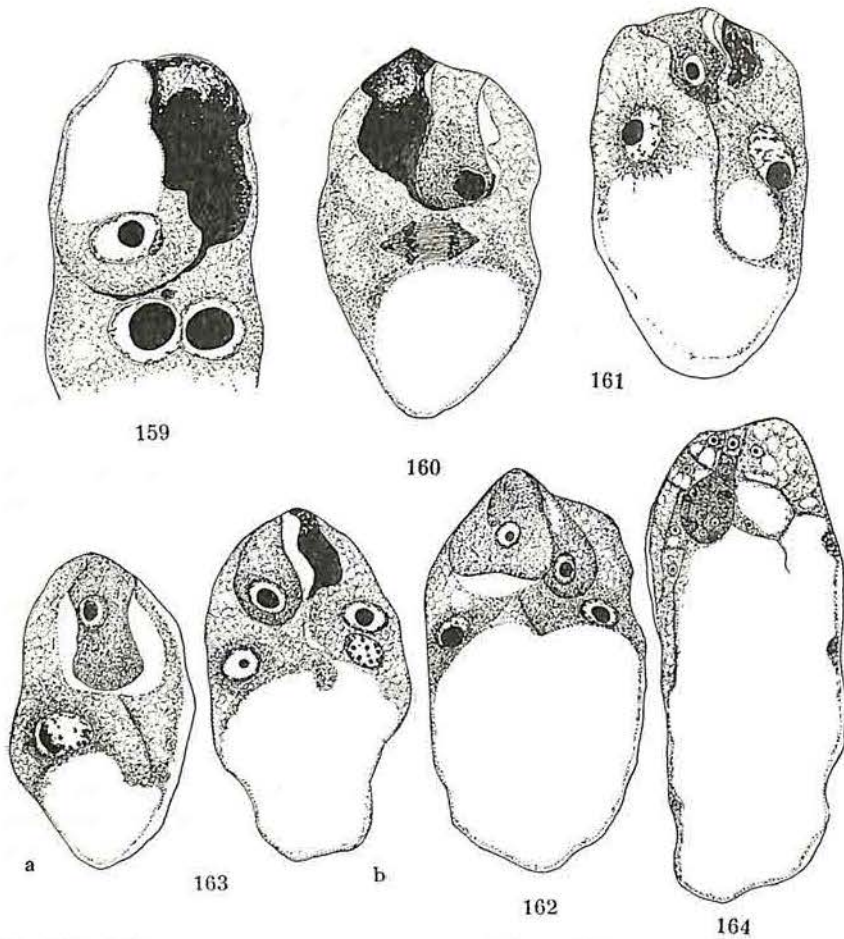


Fig. 159–164. *Lappula echinata*. Fig. 159. Oberer Teil eines soeben befruchteten Embryosackes. Ein Spermakern in Kontakt mit dem Eikern, der andere nahe dem einen Polkern. Vergr. 825: 1. Fig. 160. Teilung des Zentralkerns. Vergr. 450: 1. Fig. 161. Eine zwischen den beiden ersten Endospermkernen ausgebildete Wand. Vergr. 505: 1. Fig. 162. Vier Kerne und Zellen im Endosperm, nur zwei sichtbar. Vergr. 450: 1. Fig. 163 a und b. Vierkerniges Endosperm, zwei Kerne zeigen Tendenz zu Teilung. Vergr. 505: 1. Fig. 164. Älteres Endospermstadium. Vergr. 170: 1.

Orientierung der Wand im Verhältnis zu der transversalen Spindel. In meiner obenerwähnten kurzen Mitteilung über das *Lappula*-Endosperm habe ich einer anderen Ansicht Ausdruck gegeben, nämlich der, dass die erste Wand nicht in Zusammenhang mit einer Zellplattenbildung stehe. Ich muss zugeben, dass diese Annahme übereilt war; dass ich keine Zellplatten wahrgenommen habe,

dürfte wohl darauf beruhen, dass die für die Entscheidung dieser Frage wichtigen späten Anaphasen- und Telophasenstadien nicht in meinen Präparaten vorkommen. In dem auf Fig. 161 abgebildeten Embryosack streckt sich die Scheidewand zwischen den beiden ersten Endospermkernen ungewöhnlich weit nach unten; hier ist die Teilung der Endospermutterzelle fast vollständig. Nach der zweiten Kernteilung im Endosperm entstehen auch Längswände, die ungefähr rechtwinklig zu der ersten Wand stehen und sich auch nur bis zu der basalen Vakuole hinabstrecken. Der obere Teil des Embryosackes ist nun in vier, nach unten offene Zellen oder Fächer geteilt. Die Figuren 162 und 163 von vierkernigen Endospermen geben eine Vorstellung von der normalen Ausdehnung der primären Wände; die Kluft zwischen den Endospermzellen in Fig. 163 b ist wohl durch eine Kontraktion bei der Fixierung entstanden. Die Endospermkerne teilen sich weiter. Von den dabei entstandenen Kernen wandern einige in die dünne Plasmaschicht, welche die Vakuole nach unten umgibt, hinab und erfahren hier wiederholte freie Kernteilungen, wodurch also viele freie Endospermkerne in dem dünnen Wandplasma in der antipodalen Hälfte des Embryosackes entstehen. Die anderen Kerne verbleiben in den plasma-reichen Zellkammern im Mikropylarteil und setzen hier ihre Teilungen fort, die stets von Zellteilungen begleitet sind. Die Wände haben hierbei wechselnde Orientierung und treten zuerst als Zellplatten in Phragmoplasten hervor. Das Ergebnis ist, dass im oberen Teil des Embryosackes ein zellulärer Endospermkomplex entsteht. In frühem Stadium sind die Zellen in letzterem mit einem homogenen Plasma gefüllt, werden aber bald vakuolisiert. In dem Endosperm bei *Lappula echinata* kann man also frühzeitig zwei Endospermabteilungen unterscheiden, eine zellulare, mikropylare und eine antipodale mit freien Kernen (Fig. 164).

Es ist interessant, dass die obere, zellulare Endospermartie gerade vor dem Insertionspunkt des Funiculus liegt (Fig. 79). Ich habe oben festgestellt, dass die Zellbildung im Endosperm bei allen bisher beschriebenen Endospermtypen innerhalb der Familie in dem Teil des Embryosackes beginnt, welcher der Funiculusinsertion zunächst liegt, d. h. in dem, der bezüglich der Nahrungszufuhr am meisten begünstigt ist. Man kann sich daher kaum des Gedankens erwehren, dass die beschleunigte Zellbildung in diesem Teil des Embryosackes in Zusammenhang mit der reichlichen Nahrungs-

fuhr steht. Während der folgenden Entwicklung des Endosperms bei *Lappula* schreitet die Zellbildung allmählich nach unten fort. Wände entstehen zwischen den freien Kernen, und schliesslich wird der ganze Sack mit Endospermgewebe gefüllt.

Die für den *Lappula*-Typ kennzeichnenden Eigenschaften sind folgende: 1. Nach der Teilung des Zentralkerns entsteht eine longitudinale Wand, die blind endet und also den Embryosackraum nicht vollständig in zwei Zellen teilt; vielmehr wird nur der mikropylare Teil des Embryosackes in zwei, nach unten offene Zellen geschieden; 2. im oberen Teil des Embryosackes setzen sich die Zellteilungen so fort, dass in ihm eine zellulare Endospermartie gebildet wird, während sich Kerne, die früh in den chalazalen Teil des Embryosackes hinunterwandern, frei teilen.

Gehört der *Lappula*-Typ zu den zellularen oder den nuklearen Endospermformen? Da die erste Kernteilung im Endosperm von einer — wenn auch unvollständigen — Wandbildung begleitet ist, so könnte man den *Lappula*-Typ vielleicht zu den zellularen Endospermtypen stellen. Zellular in gewöhnlichem Sinne ist das *Lappula*-Endosperm jedoch nicht. Es ist eine Geschmacksache und in jedem Fall eine Frage von untergeordneter Bedeutung, ob man den *Lappula*-Typ als »zellular« oder »nuklear« betrachten will. Für mich ist das *Lappula*-Endosperm ein interessanter Verbindungstyp zwischen einem zellularen und einem nuklearen Endosperm.

*Asperugo procumbens* gehört gleichfalls dem *Lappula*-Typ an. Der obere Teil des Embryosackes ist bei dieser Art nicht so reich an Plasma wie bei *Lappula*. Die Wand, die nach der Teilung des Zentralkerns gebildet wird, ist daher ganz kurz. Wie bei *Lappula* erhält man eine obere, zellulare Endospermartie, die den Embryo umgibt, und freie Endospermkerne im unteren Teil des Embryosackes. Ein spätes Endospermstadium habe ich in Fig. 168 abgebildet.

*Krynitzkya barbiger* gehört ebenfalls hierher. Das Endosperm bei dieser Art weicht von dem bei *Lappula echinata* nur darin ab, dass einige Zellen in der oberen zellularen Endospermartie, welche gerade vor dem Funiculus liegen, ein von den übrigen etwas abweichendes Aussehen annehmen (Fig. 170). Sie werden grösser und plasmareicher. Auch ihre Kerne sind bedeutend grösser als die der umgebenden Endospermzellen. Die fraglichen Zellen gleichen jungen, lateralen Endospermzellen bei z. B. *Cerinth*, sind aber auf ganz

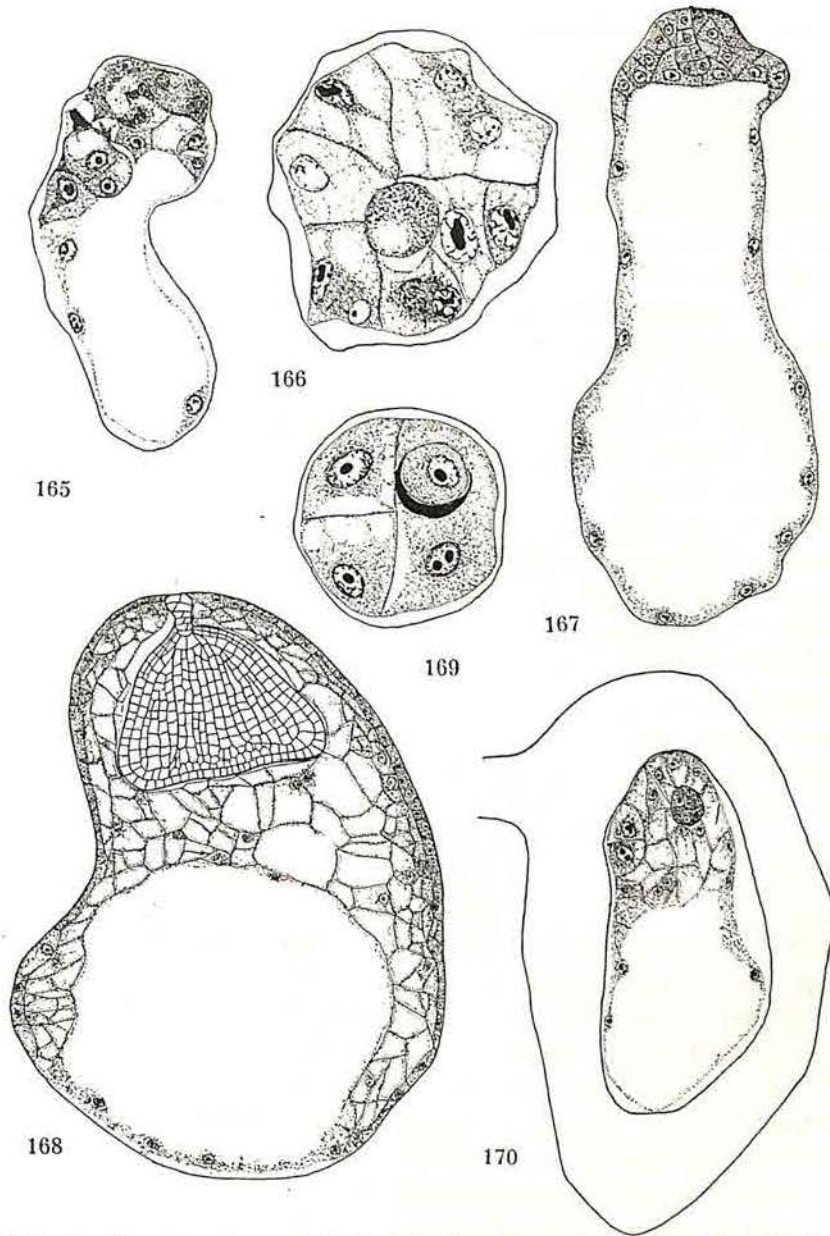


Fig. 165—166. *Cynoglossum officinale*. Fig. 165. Junges Endospermstadium. Embryo zweizellig. Vergr. 260:1. Fig. 166. Querschnitt durch den oberen Teil des Embryosackes mit Embryo und Endospermzellen. Vergr. 450:1. Fig. 167. *Solanthus appeninus*. Junger Embryo und Endosperm. Vergr. 225:1. Fig. 168. *Asperugo procumbens*. Altes Embryo- und Endospermstadium. Vergr. 135:1. Fig. 169—170. *Krynitzkya barbiger*a. Fig. 169. Querschnitt durch den oberen Teil eines Embryosackes mit Embryo und drei Endospermzellen. Vergr. 530:1. Fig. 170. Samenanlage mit jungem Endosperm. Vergr. 155:1.

andere Weise entstanden. Sie sind in spätem Stadium von dem übrigen mikropylaren Endospermgewebe differenziert. Fig. 169 zeigt einen Querschnitt durch den oberen Teil eines Embryosackes bei *Krynitzkya* mit nur drei Endospermzellen.

Da das Endosperm bei *Amsinckia intermedia* in jungem Stadium Zellen in dem mikropylaren und freie Kerne in dem chalazalen Teil des Embryosackes zeigt, halte ich es für wahrscheinlich, dass es zum *Lappula*-Typ gehört.

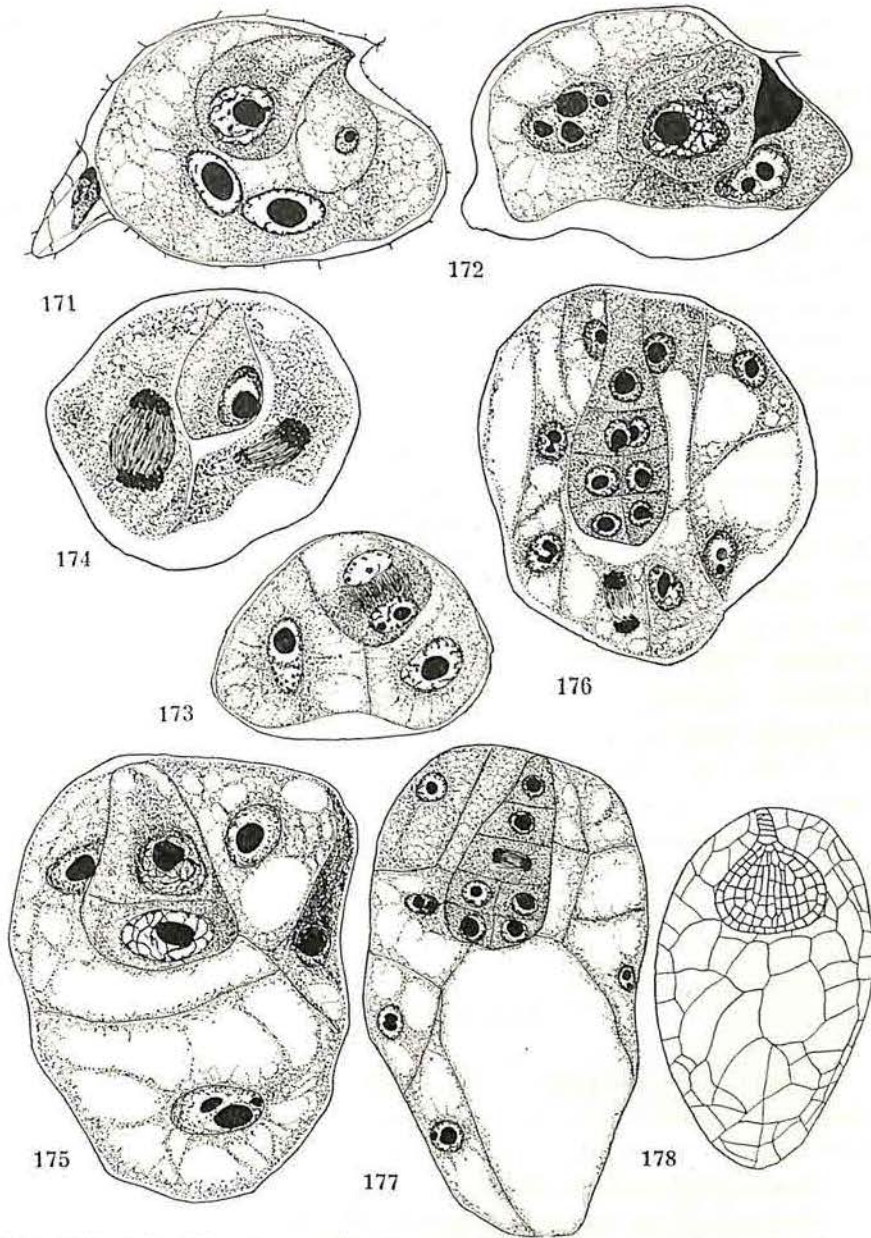
Die gleiche Vermutung wage ich auch bezüglich der untersuchten *Cynoglosseae* auszusprechen. Für *Cynoglossum officinale* (HOFMEISTER 1858) und *Omphalodes linifolia* (ROSANOFF 1866) wird angegeben, dass die Zellbildung im Endosperm um den Embryo beginnt. Ausser bei diesen zwei Arten habe ich das Gleiche bei *Lindelofia longiflora*, *Solenanthus appenninus* und *Omphalodes verna* gefunden. Obgleich ich sehr junge Stadien des Endosperms bei diesen *Cynoglosseae* gesehen habe, fand ich immer Zellen im mikropylaren Teil des Endosperms und freie Endospermkerne in dem dünnen Wandplasma, das im übrigen die Wände des Embryosackes bekleidet (Fig. 165, 166, 167). Es ist ja möglich, dass wir bei den *Cynoglosseae* ein Stadium mit ausschliesslich freien Kernen im Endosperm haben, ehe die Zellbildung in der mikropylaren Region des Embryosackes eintritt, doch scheint es mir ebenso wahrscheinlich, dass sich das Endosperm nach dem *Lappula*-Schema entwickelt.

#### Der *Myosotis*-Typ.

Bei einer *Myosotis*-Art, *Myosotis arvensis*, habe ich schliesslich einen Endospermtyp gefunden, der in dem Sinne zellular ist, dass sowohl auf die erste als auf alle folgenden Kernteilungen im Endosperm Zellbildungen folgen.

Der kleine Embryosack bei *Myosotis arvensis* hat zur Zeit der Befruchtung das Aussehen, das sich aus Fig. 171 ergibt; er ist ungemein plasmareich und entbehrt eine grosse, zentrale Vakuole. Nach der Befruchtung verschmelzen die beiden Polkerne zu einem Zentralkern, dessen Teilung von einer Wandbildung begleitet wird, welche schräg orientiert ist und den Embryosack vollständig in zwei Endospermzellen teilt (Fig. 172). Von diesen ist die innere, gegen die Längsachse der Blüte gelegene stets beträchtlich kleiner als die äussere. Die beiden primären Endospermzellen teilen sich





**Fig. 171–172.** *Myosotis arvensis*. Fig. 171. Befruchtungsreifer Embryosack. Vergr. 715: 1. Fig. 172. Zweizelliges Endosperm. Spermakern in der Eizelle. Vergr. 715: 1. **Fig. 173.** *Myosotis silvatica*. Erste Teilung des Embryos. Endosperm vierzellig, nur zwei Endospermzellen auf dem Schnitt sichtbar. Vergr. 530: 1. **Fig. 174–177.** *Myosotis arvensis*. Fig. 174. Zweite Teilung im Endosperm. Vergr. 715: 1. Fig. 175–177. Junge Embryo- und Endospermstadien. Vergr. resp. 715, 530 und 400: 1. **Fig. 178.** *Myosotis micrantha*. Altes Embryo- und Endospermstadium. Vergr. 135: 1.

bald abermals, gewöhnlich durch longitudinale Wände, die ungefähr in rechtem Winkel zu der ersten Wand stehen. Die nächste Teilung der so gebildeten vier Endospermzellen ist transversal. Nach der Lage der Spindeln in Fig. 174 zu urteilen, dürfte sich bisweilen die eine der primären Endospermzellen querteilen können. In dem auf Fig. 175 abgebildeten achtzelligen Endosperm sind die Teilungen offenbar in der zuerst angegebenen Weise erfolgt. Nachdem sich acht Zellen im Endosperm gebildet haben, werden die Teilungen und die Orientierung der Wände weniger regelmässig. Im oberen Teil des Embryosackes um den Embryo finden die Zellteilungen anfangs lebhafter statt, was zur Folge hat, dass der mikropyläre Teil des Embryosackes aus zahlreichen kleineren Endospermzellen besteht, während im unteren Teile desselben das Endospermgewebe wenig-, aber grosszellig wird (Fig. 177). Während der folgenden Entwicklung verschwindet diese Verschiedenheit in der Zellengrösse zwischen den Endospermzellen in den beiden Enden des Embryosackes. Das Endosperm erhält eine Gestalt, wie ich sie in Fig. 178 bei einer anderen *Myosotis*-Art, *M. micrantha*, abgebildet habe. Dasselbe wird schnell von dem auswachsenden Embryo verdrängt, so dass in reifen Samen nur ein paar Zellschichten übrig sind.

Auch bei *Myosotis silvatica* und *micrantha* dürfte das Endosperm von dem gleichen zellularen Typ sein wie bei *Myosotis arvensis*. Wenigstens im Vierkernstadium ist die Zellbildung im Endosperm durchgeführt (Fig. 173). Die spätere Entwicklung bei diesen Arten stimmt völlig mit der bei *Myosotis arvensis* überein.

### Der Embryo.

Die Teilung der Eizelle tritt bei den *Borraginaceen* ausnahmslos nach der Teilung des Zentralkerns ein. Die Entwicklung des Embryo beginnt jedoch ziemlich bald nach dieser und verläuft schnell. Im einzelnen habe ich die Teilungen und die Orientierung der Wände im Embryo nicht studiert, obgleich eine grosse Menge Embryostadien von mehreren Arten in meinen Präparaten vorkommen. Eine überaus genaue und vollständige Untersuchung der Embryoentwicklung bei *Myosotis hispida* verdanken wir SOUÈGES (1921). Ich verweise hier nur auf seine Arbeit. (Die wenigen Embryostadien

von *Myosotis*-Arten, die ich in Fig. 173, 175—178 abgebildet habe, stimmen gut mit entsprechenden Stadien von *M. hispida* überein.) Doch darf man die Resultate von SOUÈGES nicht für die ganze Familie generalisieren, denn soviel habe ich jedenfalls festgestellt,

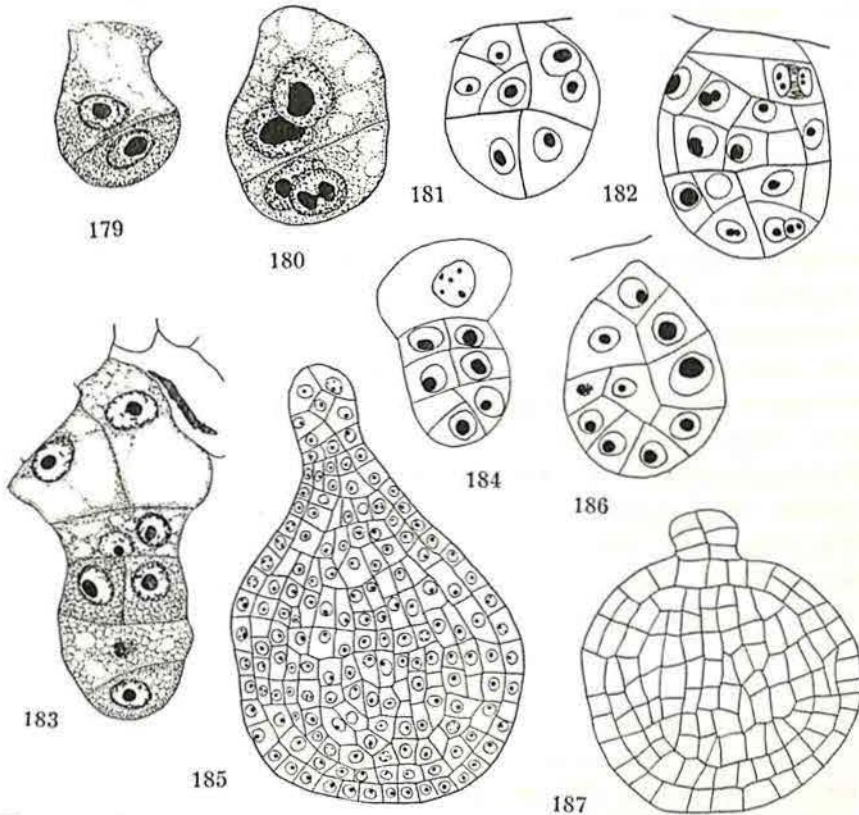


Fig. 179—182. *Lycopsis arvensis*. Fig. 179. Zweizelliger Embryo. Vergr. 450: 1. Fig. 180. Vierzelliger Embryo. Vergr. 450: 1. Fig. 181—182. Mehrzellige Embryonen. Vergr. 395: 1. Fig. 183. *Onosma echioides*. Junger Embryo. Vergr. 450: 1. Fig. 184. *Cerinth major*. Junger Embryo. Vergr. 530: 1. Fig. 185. *Echium plantagineum*. Embryo. Vergr. 395: 1. Fig. 186. *Borrago officinalis*. Junger Embryo. Vergr. 530: 1. Fig. 187. *Solenanthus appenninus*. Embryo. Vergr. 395: 1.

dass sich die Embryoentwicklung innerhalb der verschiedenen Gattungen recht verschieden gestalten kann. In der Regel tritt die Differenzierung in die Embryokugel und den Embryoträger sehr früh ein. Bei zwei Arten, *Borrago officinalis* (Fig. 186) und *Lycopsis arvensis* (Fig. 179—182), fehlt jedoch ein Suspensor. Die erste Wand stellt sich bei *Borrago* fast longitudinal (Fig. 132, 133), die

zweite ist longitudinal und rechtwinklig zur ersten. Durch die folgenden Teilungen wird ein kugelförmiger Embryo ohne Suspensor gebildet (Fig. 186). Bei *Lycopsis* ist die erste Wand transversal (Fig. 179) oder schräg; die beiden primären Embryozellen teilen sich longitudinal (Fig. 142; 180). Alle so entstandenen Zellen teilen sich weiter und bilden einen kugelförmigen Embryokörper (Fig. 181, 182). Von einem Suspensor kann man nicht sprechen. In der Literatur werden viele Fälle beschrieben, in denen ein Embryosuspensor völlig fehlt. Bei den übrigen *Borraginaceen* zeigt der Suspensor wechselnde Grösse, ist aber im allgemeinen schwach entwickelt. Bei *Myosotis* (Fig. 178; SOUÈGES, Fig. 25—27), *Pulmonaria*, *Symphytum*, *Nomea* und *Lappula* (Fig. 164) besteht der Suspensor aus einer einfachen, kurzen Zellreihe. Der relativ kurze Embryoträger wird bei den *Cynoglosseceen* (Fig. 187) und *Asperugo* von mehreren, gewöhnlich vier, Zellreihen aufgebaut. Den am kräftigsten entwickelten Suspensor fand ich bei *Echium plantagineum* (Fig. 185); er bildet bei dieser Art einen massiven Gewebekörper, der ohne scharfe Grenze in den definitiven Embryo übergeht. Bei *Onosma* (Fig. 136; 183), *Lithospermum* (Fig. 150) und *Cerinthe* (Fig. 184) wird der Suspensor von einigen, anfangs blasenartig geschwollenen Zellen gebildet, die sich deutlich durch ihre Plasmaarmut von dem definitiven Embryo unterscheiden. Ein langer, schlauchförmiger Suspensor wie bei gewissen *Hydrophyllaceen* (*Nemophila*) und *Heliotropium* (s. u.) kommt niemals vor. Der definitive Embryo wächst zu einem grossen, kugelförmigen Körper aus, dessen Durchmesser ein Zehntel bis ein Fünftel der Länge des Embryosackes erreicht, ehe die Kotyledonenanlagen sichtbar werden. Ungefähr gleichzeitig mit dem Hervortreten der Kotyledonen beginnt die Differenzierung der Histogene. Die Keimblätter sind rechtwinklig zur Diagonalebene des Gynäceums.<sup>1</sup> Der Embryo verdrängt allmählich das Endosperm. In reifen Samen ist von dem Endosperm nach GUIGNARD (1893) nur eine einzige Zellschicht übrig.

### Heliotropiaceae.

Zu dieser Familie rechne ich — wie schon erwähnt — die Unterfamilien *Heliotropioideae*, *Cordioideae* und *Ehretioideae*, die von mehreren systematischen Verfassern den Rang autonomer

<sup>1</sup> Betreffs der Orientierung der Kotyledonen vgl. HEGELMAIER, 1895, S. 156—159.

Familien erhalten haben, von anderen dagegen den *Borraginaceae* (im weitesten Sinne) einverleibt worden sind. Leider habe ich die beiden letzterwähnten Unterfamilien hauptsächlich aus Mangel an geeignetem Material nicht eingehend studieren können. Die folgende Behandlung bezieht sich deshalb fast ausschliesslich auf die *Heliotropioideae*.

### Heliotropioideae.

Mehrere Forscher, wie SCHRADER (1820), ROSANOFF (1866) und VAN TIEGHEM (1906) haben auf die beträchtlichen Verschiedenheiten im Gynäceumbau aufmerksam gemacht, die zwischen den *Heliotropioideen* und den typischen *Borraginaceen* bestehen; besonders ist der eigentümliche Bau der Narbe hervorgehoben worden. Es waren wohl auch in erster Linie diese Verschiedenheiten in der Gynäceummorphologie, mit denen die Abtrennung der *Heliotropiaceae* motiviert wurde. Dazu schien die Endospermbildung innerhalb der beiden Gruppen grundverschiedenen Typen anzugehören, und diesem Umstande wurde später grosse Bedeutung beigemessen. Tatsächlich wurden auch die *Borraginaceen* und die *Heliotropiaceen* von einigen als konvergierende, wenig verwandte Entwicklungsreihen aufgefasst, während andere vielmehr ihre nahe phylogenetische Beziehung behaupteten. Durch meine Untersuchungen über die *Heliotropiaceen* hoffte ich eine sichere Beurteilung dieser systematischen Probleme zu ermöglichen.

Die Unterfamilie *Heliotropioideae* umfasst (nach GÜRKE 1893) drei Gattungen, *Heliotropium*, *Tournefortia* und *Cochranea*. Von der letzteren habe ich kein fixiertes Material erhalten können. Dagegen sind die meisten im hiesigen Botanischen Garten vorkommenden *Heliotropium*- und *Tournefortia*-Arten fixiert und untersucht worden (*H. europaeum* L., *H. parviflorum* L., *H. messerschmidoides* O. Ktze., *H. peruvianum* L., *Tournefortia hirsutissima* L.). Ausserdem stand mir Material von *Hel. paronychioides* DC. sowie einigen nicht bestimmten *Tournefortia*-Arten zur Verfügung, die Herr Privatdozent E. ASPLUND während seiner bolivianischen Forschungsreise gesammelt hat. Am sorgfältigsten habe ich *H. europaeum* untersucht, weshalb diese Art als Typus für die Unterfamilie dienen mag. Meine Ergebnisse haben erwiesen, dass sowohl

die Blütenmorphologie als auch die feineren embryologischen Verhältnisse innerhalb der *Heliotropioideae* sehr einheitlich sind, und die Abweichungen vom Typus, die ich bei den anderen untersuchten Arten gefunden habe, sind nur unwesentlich.

### Die Antheren.

Die Entwicklung der Blütenwirtel verläuft in gewöhnlicher, akropetaler Reihenfolge. Die Staubblätteranlagen wachsen anfangs rascher als die aussenliegenden Wirtel und überragen diese daher temporär an Länge. Der Bau der Antheren und die Bildung des Pollens bietet nichts Eigentümliches. Ich will nur erwähnen, dass die Kerne der Tapetenzellen sich wahrscheinlich amitotisch teilen; diese Zellen werden somit mehrkernig (Fig. 188). Periplasmodien werden nie gebildet, sondern nach der Tetradenteilung der P.M.-Zellen degeneriert das Tapetum rasch und tritt dann in den Präparaten als eine intensiv gefärbte, nekrotisierte Schicht hervor. Hier stimmen die *Heliotropiaceen* (wie auch die *Cordioideen* und *Ehretioideen*) völlig mit den *Borraginaceen* und *Hydrophyllaceen* überein. Das einzige Beispiel für Periplasmodiumbildung unter den *Tubifloren* ist *Cobaea* (JUEL 1915, vgl. HANNIG 1911), obwohl die Verhältnisse bei dieser *Polemoniacee* nicht ganz typisch sind. Die P.M.-Zellen erfahren eine völlig normale Tetradenteilung. Die meisten für die allotypen Kernteilungen charakteristischen Stadien habe ich beobachtet. Die Chromosomenreduktion konstatierte ich mit Sicherheit bei *H. europacum*; die haploide Chromosomenzahl bei dieser Art ist 12. Die Pollenbildung ist ausnahmslos simultan. Die fast kugelförmigen Pollenkörner enthalten reichlich Stärke.

### Der Bau des Gynäceums.

Eine ziemlich gute Arbeit über Bau und Entwicklung des Gynäceums einiger *Heliotropium*-Arten [*H. europacum*, *H. (Tiariidum) indicum*] verdanken wir ROSANOFF (1866), einem Schüler des grossen HOFMEISTER. Ich habe in der Hauptsache seine Angaben über *H. europacum* bestätigen können. An diese Art schliessen sich

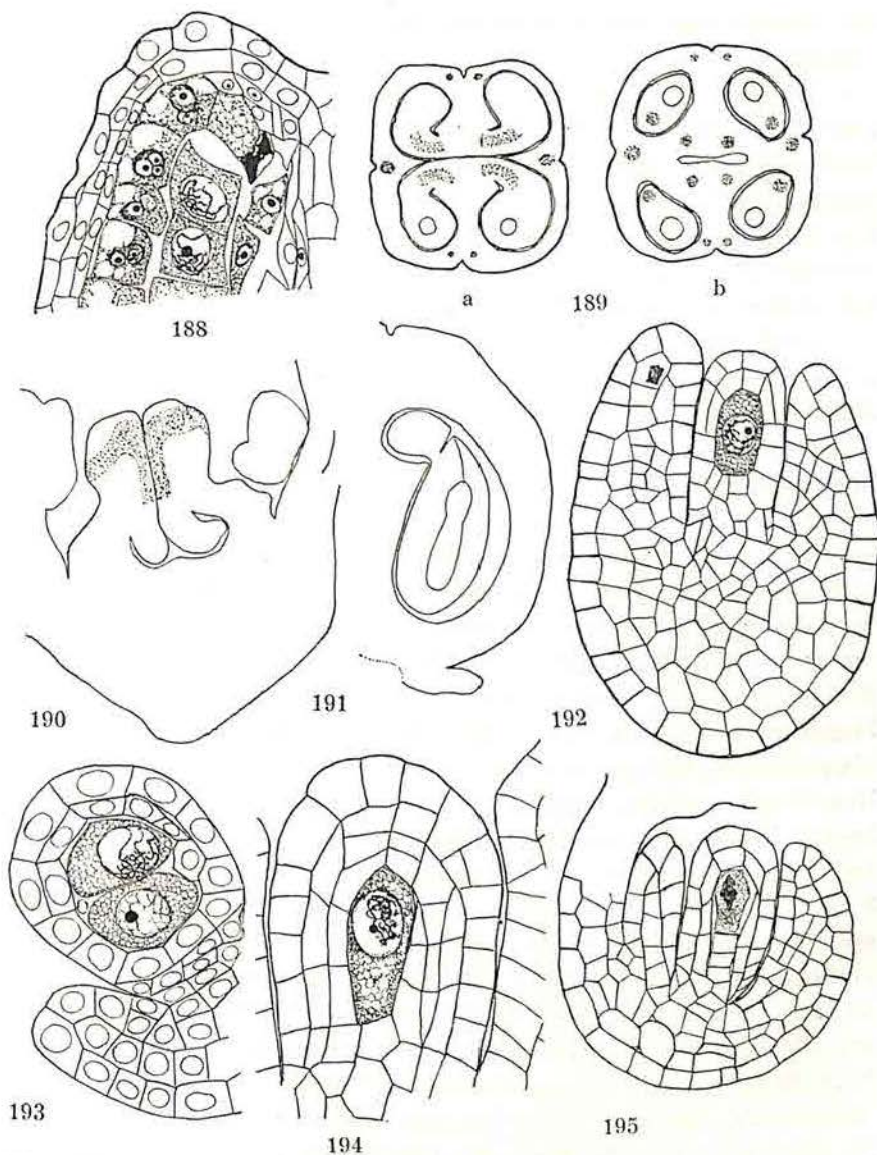


Fig. 188—191, 193, 195. *Heliotropium europaeum*. Fig. 188. Schnitt durch ein Mikrosporangium. P.M.-Zellen in Prophase. Vergr. 450: 1. Fig. 189. Querschnitt durch den oberen (a) und mittleren (b) Teil eines Gynäceums. Vergr. 50: 1. Fig. 190. Halbschematischer Längsschnitt durch junges Gynäceum. Vergr. 70: 1. Fig. 191. Längsschnitt durch Fruchtknotenfach. Vergr. 50: 1. Fig. 193. Integumentanlage. Nuzellus mit zwei E.M.-Zellen. Vergr. 530: 1. Fig. 195. Integument, Nuzellus. E.M.-Zelle mit heterotypischer Spindel. Vergr. 320: 1. Fig. 192. *Heliotropium peruvianum*. Integument, Nuzellus, E.M.-Zelle. Vergr. 400: 1. Fig. 194. *Ehretia macrophylla*. Nuzellus mit E.M.-Zelle. Vergr. 530: 1.

die anderen von mir untersuchten Repräsentanten der Unterfamilie eng an.

Die beiden Fruchtblätter treten zuerst als zwei halbmondförmige Höcker hervor; sie nehmen rasch an Grösse zu und verwachsen in der Weise, dass die frühzeitig eingebogenen Karpellenränder völlig frei bleiben (vgl. ROSANOFF Taf. V, Fig. 8, 10, 11). Irgend eine S-förmige Umbiegung der Fruchtblätter, die bei den *Borraginaceen* die gynobasische Insertion des Griffels zur Folge hat, findet nicht statt. Der Griffel bleibt somit terminal.

Nach ROSANOFF kommt die Vierfächerigkeit des Fruchtknotens bei den Heliotropen in derselben Weise zustande wie bei den *Borraginaceen*. Dies ist jedoch nicht ganz richtig, wenn auch die Verschiedenheit der Entstehung gar keinen prinzipiellen, sondern nur einen graduellen Unterschied bedeutet. Bei den *Borraginaceen* biegen sich die Fruchtblattränder nur bis zur Achse des Fruchtknotens ein, und jedes der beiden so entstandenen primären Fruchtfächer wird durch das Einfalten des Rhachisteils der Fruchtblätter in zwei falsche Fächer abgeteilt. Bei den *Heliotropioideen* aber schlagen sich die Karpellenränder sogleich bis zur Mediane jedes Fruchtblattes ein. Die falsche Scheidewand wird somit bei den Heliotropen hauptsächlich durch die eingefalteten, verwachsenen Fruchtblattränder gebildet, bei den *Borraginaceen* aber durch den Rhachisteil des Fruchtblattes. Dies erklärt, weshalb die Fruchtknoten bei den *Borraginaceen* vierlobierte, bei den *Heliotropioideen* kreisförmige oder viereckige Querschnitte zeigen (über *Cerinth* vgl. S. 56). Die Entstehungsweise der 2—4 leeren Fruchtknotenfächer oder Löcher, die bei den Untergattungen *Coeloma* und *Tiaridium* vorkommen (GÜRKE 1893, Fig. 39 E; ROSANOFF Taf. VI, Fig. 18, 20), kenne ich nicht. Im Zentrum des Fruchtknotens bleibt bei allen von mir untersuchten Arten zwischen den eingebogenen Karpellenrändern eine spaltförmige Höhlung zurück (Fig. 189 b), die bei *H. parviflorum* von langen Trichomen ausgefüllt ist (Taf. III, Fig. 19). Um die Basis des Gynäceums findet man einen mehr oder minder wohl entwickelten Discus, besonders gross bei *H. messerschmidiioides* (vgl. Taf III, Fig. 18).

Die Narbe zeigt bei den *Heliotropioideen* eine auffallende und ungewöhnliche Form, die freilich bei verschiedenen Arten etwas wechselt, aber am nächsten mit einem mehr oder weniger zugespitzten Kegel verglichen werden kann, der den Rand nach unten



kehrt und dessen Gipfel in zwei, oft fadenförmige Spitzen ausläuft, die den Fruchtblättern entsprechen (Taf. III, Fig. 18, 19; ROSANOFF Taf. V, Fig. 1; GÜRKE Fig. 37, 38). Der Rand des Kegels (der »Ring« der Narbe) stellt die eigentliche Narbenfläche dar; die Epidermiszellen sind hier palisadenförmig und sekretorisch, und nur an diesem Ring keimen die Pollenkörner (Taf. III, Fig. 18). Auf eine eingehende Beschreibung der Narbe kann ich verzichten, da der Narbenbau mancher *Heliotropioideen* von anderen Forschern wie ROSANOFF (1866), CAPUS (1878), GUÉGUEN (1901) und besonders eingehend von VAN TIEGHEM (1906) behandelt worden ist. Wie man die Narbe der *Heliotropioideen* morphologisch erklären soll, ist dagegen nicht völlig klar; ich will darum dieser Frage einige Zeilen widmen. VAN TIEGHEM hebt hervor, dass die Narbenstruktur dieser Pflanzen in zwei verschiedenen Weisen gedeutet werden kann. Nach der einen Betrachtungsart seien die beiden Narbenspitzen als die terminalen Teile der Fruchtblätter anzusehen, und hier wären somit die Narbenflächen zu suchen. Diese hätten aber ihre Funktion als pollenauffangende Organe verloren, und diese Aufgabe sei statt dessen von dem »Haarring«, einer sekundär entstandenen lateralen Ausbuchtung des Griffels, übernommen worden, die VAN TIEGHEM mit dem Pollenbecher bei den *Goodeniaceen* und *Brunonia* vergleicht. Nach der anderen Betrachtungsweise entspricht der »Haarring« den terminalen Rändern der Fruchtblätter und ist somit sowohl vom morphologischen als physiologischen Gesichtspunkte aus die wahre Narbenfläche; der obere, oft in zwei Spitzen auslaufende Narbenteil muss dann als eine sekundäre, substigmatische Differenzierung betrachtet werden. VAN TIEGHEM scheint geneigt zu sein, die erste Deutung zu akzeptieren, und teilt in Übereinstimmung damit »les Stigmatées« in zwei Gruppen »les Acrostigmatées« und »les Pleurostigmatées« »d'après la position terminale ou latérale du stigmaté sur le carpelle et d'après la direction longitudinale ou transversale qui en résulte pour la pénétration des tubes polliniques dans le pistil« (VAN TIEGHEM 1906, S. 271). Zur ersten Gruppe gehört nach VAN TIEGHEM die grosse Mehrzahl der Pflanzen, zu der anderen nur die *Heliotropioideen*. Ich weise erstens darauf hin, dass der besprochene Narbentyp nicht so alleinsteht, wie VAN TIEGHEM meint; man findet diesen Typus auch bei den *Apocynaceen* (vgl. GUÉGUEN 1901). Zweitens zeigt die Entwicklungsgeschichte der Narbe bei

den *Heliotropioideen*, dass die erste Deutungsweise gar nicht stichhaltig ist. Die Narbenfläche ist ihrer Anlage nach terminal. Dies hatte schon ROSANOFF bei *H. europaeum* konstatiert; ich habe seine Angaben über diese Art bestätigen können und füge hinzu, dass die Narbenentwicklung bei *H. peruvianum* und *parviflorum* völlig gleichartig ist. Es liegt wohl kein Grund vor anzunehmen, dass andere Arten sich in diesem Punkte anders verhalten sollten. Der Gipfel des Narbenkegels entsteht dadurch, dass die Zellen in der Gewebepartie, die unmittelbar unterhalb der Narbenfläche auf der Dorsalseite der Fruchtblätter liegt, eine mehr oder weniger kräftige Längsstreckung erfahren. Bei *H. indicum* z. B. ist der Gipfel des Narbenkegels sehr unbedeutend entwickelt (ROSANOFF Taf. VI, Fig. 17), bei anderen Arten (*H. messerschmidoides*, *ophioglossum*, *zeylanicum* u. a.) mehrmal länger als der Fruchtknoten. An dieser Längsstreckung nehmen die Zellen nicht teil, welche die leitenden Gewebestreifen bilden sollen und den Ring mit dem zentralen Leitgewebe des Griffels verbinden. Durch die interkalare Streckung der umgebenden Zellen werden diese Gewebestränge (in Fig. 190 punktiert) nach oben gebogen. Dieser Umstand verleitet GOEBEL (1923, S. 1638; Fig. 1515) zu der Annahme, dass die laterale Lage der Narbenfläche durch eine Umbiegung der Fruchtblattspitzen zustande gekommen sei. Diese Erklärung ist falsch, aber der Grundgedanke GOEBEL's, dass die Narbenfläche bei *Heliotropium* morphologisch terminal ist, trifft das Richtige.

### Die Entwicklung und Orientierung der Samenanlagen.

Am oberen Teile der anfangs freien, kräftigen Karpellenränder (Plazenten) wird je eine einzige Samenanlage als eine kleine Ausbuchtung angelegt (Fig. 190). Diese wächst rasch, erfährt eine Umbiegung in einer Ebene, die anfangs mit der Diagonalebene, die das falsche Fruchtknotenfach halbiert, zusammenfällt. Die vier Samenanlagen werden hängend, anatrop (Fig. 191) und ihrer Anlage nach epitrop. Gleichzeitig mit der Umbiegung der Samenanlage wird in normaler Weise die Differenzierung des Nuzellus und des einzigen Integuments durchgeführt. Die Umbiegung der Samenanlage ist vollständig, wenn das Integument den Nuzellus übergipfelt hat. Zu diesem Zeitpunkt erfährt der Funiculus auf der einen

Seite eine Krümmung, die eine Drehung der ganzen Samenanlage zur Folge hat. Hierdurch wird die anfänglich ventrale Raphe lateral (Fig. 189), und die Samenanlage erhält eine asymmetrische Organisation. Die vorteilhafteste Schnittebene durch die Samenanlage liegt nun rechtwinklig zu der oben erwähnten Diagonalebene. Die Angabe, dass die Samenanlagen dauernd epitrop seien, ist somit nicht völlig zutreffend. Eine gleiche Drehung der Samenanlagen wie bei den *Heliotropioideen* hat LAGERBERG (1909) genau bei *Adoxa* beschrieben, und eine solche kommt ausserdem bei mehreren Repräsentanten der *Rubiales*-Reihe vor (*Caprifoliaceen*, *Valerianaceen*. Vgl. ASPLUND 1920, S. 24—25); ein Unterschied liegt jedoch darin, dass die Samenanlagen der letzteren ihrer Anlage nach apotrop sind, die der *Heliotropioideen* dagegen epitrop. Das Endresultat ist aber in allen diesen Fällen dasselbe: die Samenanlagen werden asymmetrisch mit lateraler Raphe (pleurotrop im Sinne MÜLLER's 1884). Die fragliche Stellung kann somit sowohl aus einer apotropen als einer epitropen Samenanlage abgeleitet werden. Was die Ursachen für die Drehung der Samenanlagen bei den *Heliotropioideen* anbetrifft, so vermute ich, dass sie von derselben mechanischen Natur sind, wie sie LAGERBERG (1909, S. 12) für *Adoxa* angenommen hat.

### Nuzellus und Archespor.

Über die frühzeitige Entwicklung der Samenanlage und des Embryosackes der *Heliotropioideen* kommen in der Literatur keine Angaben vor. Nach VAN TIEGHEM (1906) sind die Samenanlagen bei *Heliotropium europaeum* »transparieté, unitegmé»; mit der ersten Bezeichnung will dieser Verfasser wohl den vergänglichen, tenuinuzellaten Charakter des Nuzellus hervorheben. Dass letzterer bei *Heliotropium* (*Tournefortia* ist in diesem Punkt nicht untersucht) ein für sympetale Pflanzen ungewöhnliches Aussehen erhält, ist jedoch offenbar seiner Aufmerksamkeit entgangen. Die frühzeitig in der Spitze des Nuzellus wahrnehmbare Archesporzelle ist subepidermal, sehr bald aber findet man sie von zwei deutlichen Zellschichten überlagert. Ehe ich die Entstehung dieser Organisation näher studiert hatte, war ich geneigt anzunehmen, dass die Archesporzelle eine Schichtzelle abgeschnitten hätte und dass somit die

*Heliotropium*-Arten Beispiele für crassinuzellate Sympetalen seien. Dies ist jedoch nicht der Fall. Die einzige (nur ausnahmsweise fanden sich zwei wie in Fig. 193) Archesporzelle erfährt keine weitere Teilung, sondern wird direkt zur E.M.-Zelle. Die zwei Zellschichten, die diese überkleiden (Fig. 192, 193, 195), entstehen durch perikline Teilungen in den Zellen der Nuzellusepidermis. (Fig. 196.) Wir haben es also mit echten tenuinuzellaten Samenanlagen zu tun. Der epidermale Nuzellusgipfel wird später ein sehr beträchtliches Gebilde; seine Zellen verlängern sich kräftig in der Längsrichtung des Nuzellus (Fig. 197—200), zeigen aber eine geringe Persistenz. Sie werden bald inhaltsarm und von dem wachsenden Embryosack leicht verdrängt. Es ist schwer zu verstehen, welche physiologische Aufgabe dieser auffallende Nuzellusgipfel hat, wenn man ihm überhaupt notwendig eine solche zuschreiben muss. Eine mögliche, aber wenig befriedigende Erklärung ist die, dass der Nuzellusgipfel infolge seiner vergänglichen Natur eine raschere Grössenzunahme des Embryosackes ermöglicht. Tatsächlich ist die Spitze des Nuzellus verdrängt, wenn der Sack das Vierkernstadium erreicht hat. Es ist auch denkbar, dass die fragliche Organisation des Nuzellus ein primitives Merkmal darstellt.

Bekanntlich kann die Epidermisschicht, die das Archespor überlagert, eine verschiedenartige Rolle beim Aufbau des Nuzelluskörpers spielen. In crassinuzellaten Samenanlagen teilen sich die Epidermiszellen der Nuzellusspitze entweder gar nicht periklin, oder sie können, wie z. B. bei vielen *Rosaceen*, ein wurzelhaubenähnliches Gewebe bilden, das deutlich vom Gewebe der Schichtzellen abweicht. In tenuinuzellaten Samenanlagen bleiben perikline Teilungen in der Epidermisschicht gewöhnlich aus, wie bei den Sympetalen, aber man kennt auch viele Fälle, wo sich die Nuzellusepidermis wie bei den *Heliotropium*-Arten zu kräftigen, oft sehr persistenten »Nuzelluskappen« entwickelt; in letzterer Weise verhalten sich viele *Araceen*, *Amaryllidaceen* (vgl. z. B. HOFMEISTER 1861), *Liliaceen* (HOFMEISTER 1861, ERNST 1902) und *Hippuris* (JUEL 1911). Besonders instruktive Beispiele sind *Trillium grandiflorum* und *Paris quadrifolia* (ERNST 1902), bei denen die E.M.-Zelle ausschliesslich durch perikline Teilungen der Epidermis bis zur Basis des mächtigen Nuzelluskörpers hinabgesenkt wird; in solchen Fällen scheint es barock zu sein, die Samenanlage als tenuinuzellat zu bezeichnen. Die scharfe Distinktion, die ASPLUND

(1920) zwischen den Ausdrücken tenuinuzellat und crassinuzellat eingeführt hat, ist sehr wertvoll und verwendbar, wenn sie auch bisweilen recht unnatürlich scheint. Dass letzteres der Fall sein muss, ist leicht erklärlich. Innerhalb verschiedener Verwandtschaftskreise ist unzweifelhaft eine Tendenz zu Reduktion des Nuzellus bemerkbar. Es kann darum nicht wundernehmen, dass man innerhalb mehrerer, choripetaler Reihen einen Übergang zwischen crassi- und tenuinuzellaten Typen findet und dass unter den sympetalen Reihen, die wohl als Gipfelreihen verschiedener Entwicklungsreihen zu betrachten sind, der tenuinuzellate Typus vorherrschend ist. In diesem Zusammenhange will ich erwähnen, dass mir die Natur der als Schichtzellen bezeichneten Zellen bei *Convolvulus* (PETERS 1908) und *Cuscuta* (PETERS 1908, ASPLUND 1920, S. 28) nicht völlig sichergestellt scheint; vielleicht handelt es sich auch hier um epidermale Derivate und nicht um echte Schichtzellen. Auch die Nuzellusbasis ist bei den *Heliotropioideen* ziemlich kräftig entwickelt (Fig. 192, 199, 200).

*Das Integument:* Das einzige Integument wächst wie gewöhnlich schneller auf der dem Funiculus abgekehrten Seite (Fig. 196). Abgesehen davon, dass die Wachstumsgeschwindigkeit des Integumentes in verschiedenen Gynäcien und bei verschiedenen Arten geringere Variationen zeigt, gilt als Regel, dass die Mikropyle geschlossen ist und ihre endgültige Länge erreicht hat, wenn der Embryosack zweikernig ist. Eine hinlängliche Vorstellung von der Entwicklung des Integumentes in verschiedenen Phasen der Tetradenteilung in der Samenanlage geben Fig. 192, 193, 195, 196 und 198. Wenn die Samenanlage einen befruchtungsreifen Embryosack enthält, wird dieser von einem auf allen Seiten ziemlich gleichförmig entwickelten Integument umgeben, das bei den *Heliotropium*-Arten eine Dicke von 5—7 Zellschichten aufweist, bei den *Tournefortia*-Arten bedeutend mehr (10—12). Kennzeichnend für die *Heliotropioideen* ist, dass die innerste Zellschicht des Integumentes als eine Mantelschicht (Integumenttapetum) ausgebildet ist (Fig. 199—202). In dieser Hinsicht gleichen die *Heliotropioideen* den *Hydrophyllaceen*, weichen aber von allen untersuchten *Borraginaceen* ab. Die jungen Embryosäcke sind ganz und gar von der Mantelschicht umschlossen, deren Zellen wie gewöhnlich in radialer Richtung gestreckt und reich an plasmatischem Inhalt sind. Sie teilen sich lebhaft durch Wände, die zu ihrer Längsrichtung parallel

sind. Dessenungeachtet hält die Entwicklung der Mantelschicht nicht gleichen Schritt mit dem Längenwachstum des Embryosackes, und dies hat zur Folge, dass nur der untere, schmalere Teil des reifen Sackes von der Mantelschicht umgeben wird, nicht aber der obere, erweiterte Teil (Fig. 205—207). Die Innenwände der Tapetenzellen erhalten keine kutikularen Verdickungen. In den reifenden Samen werden die Mantelzellen plasmaarm und erhalten eine kubische—abgeplattete Form; bald danach werden sie vollständig verdrängt. Das kräftige Gefässbündel, das den Funiculus durchdringt, endet in der Chalaza. Gefässtrangverzweigungen im Integument kommen also nicht vor.

### Die Tetradenteilung und die Embryosackentwicklung.

Die Tetradenteilung habe ich nur bei *Heliotropium europaeum* studiert. Sie verläuft völlig normal. Sowohl die heterotypische (Fig. 195) wie die homotypische Kernteilung (Fig. 197) ist von Wandbildung begleitet. Es werden also vier in einer Reihe liegende Tetradenzellen gebildet (Fig. 198), von denen die chalazale den Embryosack konstituiert. Dieser wird durch drei sukzessive Kernteilungen achtkernig (Fig. 199—202). Die Embryosackentwicklung bei *H. europaeum* folgt somit dem Normaltyp. Gleichzeitig mit der Kernvermehrung im Embryosack wächst der letztere kräftig und verdrängt sowohl die nicht funktionierenden Megasporen als auch das umgebende Nuzellusgewebe (Fig. 199—201); nur die Nuzellusbasis zeigt sich resistenter. Bei der heterotypischen Kernteilung gelang es mir nicht, die Chromosomenzahl sicher festzustellen, aber bei einer Mitose in einem zweikernigen Embryosack fand ich eine ideale Metaphasenplatte (Fig. 204), in der sich ohne Schwierigkeit 12 nicht längsgespaltene Chromosomen zählen liessen. Das Stadium mit acht freien Kernen im Embryosack ist von sehr kurzer Dauer. Bei der folgenden Zellbildung entsteht im Chalazateil ein dreizelliger Antipodenapparat und in dem mikropylaren, erweiterten Teil eine Eizelle von gewöhnlichem Aussehen (Fig. 205) sowie zwei Synergiden, welche anfangs die typische, birnenförmige Gestalt zeigen, in älteren, befruchtungsreifen Säcken aber eine mehr unregelmässige Form annehmen (Fig. 205—208). ROSANOFF spricht nur von zwei Zellen im Eiapparat. Bisweilen sind die

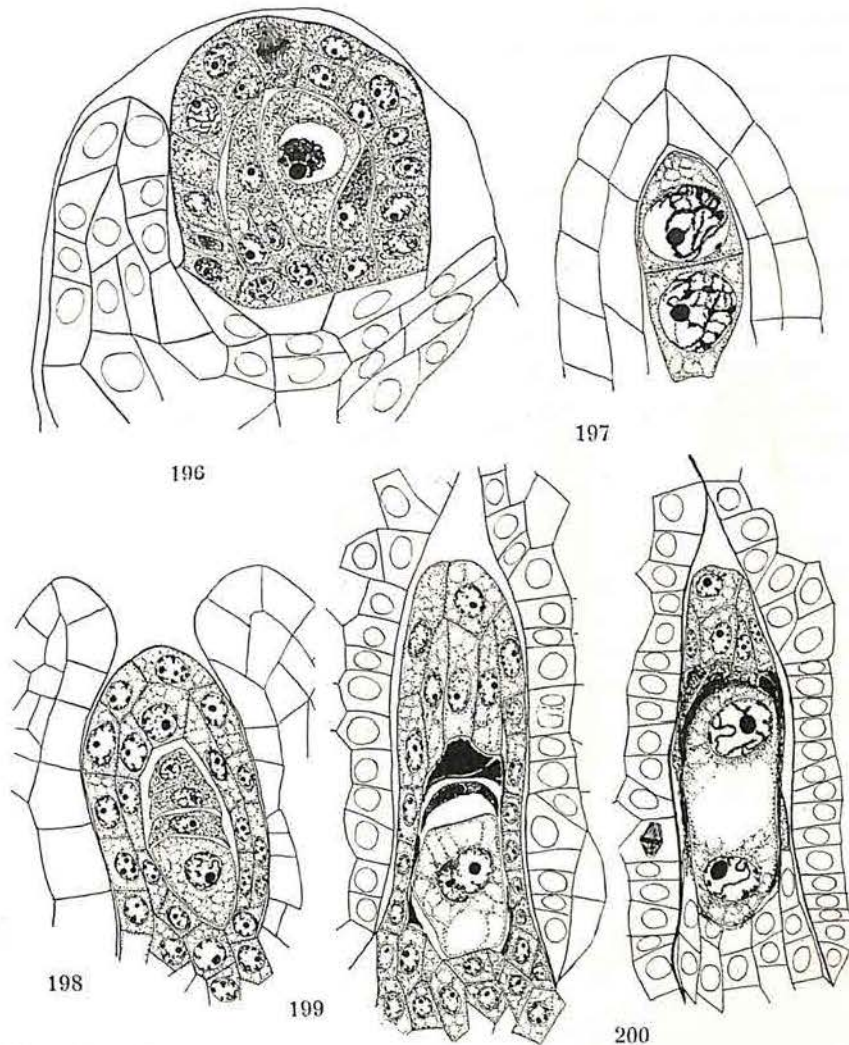


Fig. 196–200. *Heliotropium europaeum*. Fig. 196. Integument. Nuzellus mit E.M.-Zelle. Vergr. 715: 1. Fig. 197. Dyade. Vergr. 1120: 1. Fig. 198. Nuzellus mit Tetrade. Vergr. 530: 1. Fig. 199. Integumenttapetum, Nuzellus mit zweikernigem Embryosack und Resten der drei oberen Tetradenzellen. Vergr. 530: 1. Fig. 200. Integumenttapetum, Nuzellus mit zweikernigem Embryosack. Vergr. 530: 1.

Synergiden ohne Vakuolen. Charakteristisch ist, dass chemische Prozesse in den mehr oder weniger stumpfen Spitzen der Synergiden stattfinden; diese werden stark lichtbrechend und leicht mit Lichtgrün färbbar. Es handelt sich hier zweifellos um eine Verwand-

lung des Zytoplasmas der Synergidenspitzen in einen zelluloseartigen Stoff. Eine chemische Untersuchung hierüber habe ich jedoch nicht angestellt. Nach ROSANOFF kommt kein Fadenapparat vor. Ich bin jedoch geneigt, eine solche Differenzierung in den Synergiden als einen Fadenapparat zu bezeichnen, obgleich ich keine streifige Struktur in ihnen beobachten konnte. Es ist möglich, dass ein streifiges Stadium durchgemacht wird, das aber dann meiner Beobachtung entgangen sein würde. Wie oben erwähnt, hat STRAS-

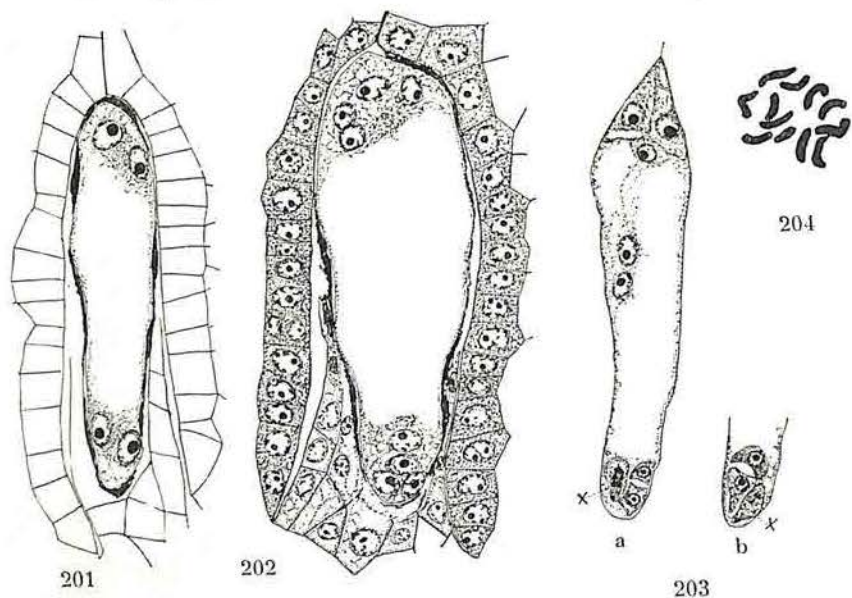


Fig. 201–204. *Heliotropium europaeum*. Fig. 201. Vierkerniger Embryosack. Vergr. 530:1. Fig. 202. Acht freie Kerne im Embryosack. Vergr. 715:1. Fig. 203 a u. b. Fast fertiger Embryosack. Polkerne nicht verschmolzen. Fünf Antipoden, von denen einer (x) in Teilung begriffen ist. Vergr. 530:1. Fig. 204. Kernplatte aus einem zweikernigen Embryosack. Vergr. 1120:1.

BURGER für die fraglichen Gebilde die Bezeichnung Synergidenkappe verwandt. Ich glaube nicht, dass sich eine scharfe Grenze zwischen den Begriffen Fadenapparat und Synergidenkappe ziehen lässt. Bei *Anchusa officinalis* konnte ich konstatieren, dass junge Synergidenspitzen eine Längsstreifung zeigten, aber diese verschwand, und in späteren Entwicklungsstadien war die Synergidenspitze ganz homogen und in Zellulose verwandelt. Die streifige Struktur kann also vorübergehender Natur sein. Ich glaube auch nicht, dass die Streifung das Wesentliche für einen Fadenapparat ist; das Wich-



tigste dürfte vielmehr sein, dass der zytoplasmatische Inhalt der Synergidenspitze in Zellulose verwandelt wird. Ob dabei immer ein streifiges Stadium durchgemacht wird, d. h. ob sich erst Zellulosefäden entwickeln oder nicht, ist noch zu untersuchen (vgl. HABERMANN 1906, DAHLGREN 1916, S. 23).

Die Antipoden bei *Heliotropium europaeum* erfahren eine Teilung (Fig. 203); der chalazale Antipodenkomplex besteht deshalb aus sechs kleinen, einkernigen Zellen, die schnell degenerieren, aber noch ziemlich lange nach der Befruchtung als kleine, dunkelgefärbte Klumpen wahrnehmbar sind (Fig. 205, 206, 209). Auf die Zunahme der Antipodenzahl hat schon ROSANOFF hingewiesen. Die beiden Polkerne (Fig. 203 a) verschmelzen stets vor der Befruchtung zu einem grossen Zentralkern (Fig. 205). Die Verteilung des Plasmas vor und nach der Bildung des Zentralkerns ist aus den Figuren 203 und 205 ersichtlich.

Die eben gegebene Beschreibung der Konstruktion des Embryosackes bezieht sich auf *Heliotropium europaeum*, doch zeigen die übrigen untersuchten Repräsentanten der Unterfamilie keine wesentlichen Abweichungen. Betreffend die Antipoden mache ich jedoch einen Vorbehalt; ich weiss nämlich nicht, ob die Teilung der primären Antipodenzellen das Gewöhnliche ist. Bei *Hel. parviflorum* dürften sie ungeteilt bleiben. Bei den übrigen sind die Antipoden sehr ephemär und in den reifen Säcken immer verschwunden.

Die Bildung eines Zentralkerns vor der Befruchtung ist ein Familiencharakter, der eine bestimmte Abweichung von den *Borraginaceen* darstellt.

### Befruchtung, Endosperm und Embryo.

Über das Leitgewebe und den Weg der Pollenschläuche bei einigen *Heliotropium*-Arten finden sich Angaben bei ROSANOFF (1866), CAPUS (1878), GUÉGUEN (1901) und VAN TIEGHEM (1906). Ich habe dem nur wenig hinzuzufügen. Die acht Leitgewebestränge, die von dem Narbenring ausgehen, vereinigen sich zu zwei und zwei, ehe sie zu dem zentralen Leitgewebe des Griffels verschmelzen. Griffelkanal fehlt. Von dem umgebenden parenchymatischen Gewebe im Griffel unterscheidet sich das Leitgewebe der Pollen-

schläuche sehr scharf (Taf. III, Fig. 18, 19); die Zellen des letzteren sind erheblich verdickt, haben eine sehr regelmässige, parallelepipedische Form und liegen in deutlichen Längsreihen geordnet. Ich habe beobachtet, dass die Kerne in diesen Zellen bei *H. europacum* mit deutlich hervortretenden chromatischen Körnern versehen sind, deren Anzahl einigermassen mit der diploiden Chromosomenzahl 24 übereinstimmt. Sie sind wohl als Prochromosomen anzusehen. Das Leitgewebe schliesst sich dicht an die Insertionspunkte der Samenanlagen an (Taf. III, Fig. 18) und endet in der Höhe derselben. Es streckt sich also nicht, wie CAPUS und GUÉGUEN behaupten, bis zur Basis des Fruchtknotens. Zu dieser Auffassung haben sich diese Autoren wohl dadurch verleiten lassen, dass die Zellen, die die zentrale Höhlung in der Samenanlage bekleiden (s. oben) plasmareich sind und dadurch eine gewisse Gleichheit mit den Zellen des Leitgewebes erhalten. Es macht keine grössere Schwierigkeit, den Verlauf des Pollenschlauches zu ermitteln. Die Schläuche wachsen endotrop und interzellular, bis sie den Funiculus einer Samenanlage erreichen. Hierauf kriechen sie ektotrop auf der Oberfläche des Samenstranges hin. Der Funiculus ist mit einer grossen, obturatorartigen Anschwellung versehen (Fig. 191, 209), die sich dicht an den exostomalen Teil der Samenanlage anschmiegt. Hierdurch wird natürlich das Eindringen der Pollenschläuche in die Mikropyle erleichtert (Fig. 209).

Den Befruchtungsprozess habe ich nicht näher studiert. Wie gewöhnlich wird die eine Synergide beim Eindringen des Pollenschlauches in den Embryosack zerstört (Fig. 207, 208), und man sieht auch einen chromophilen Plasmastrom, der sich der Oberfläche der Eizelle dicht anschmiegt (Fig. 205). Spermakerne habe ich nicht beobachtet. Auch die intakte Synergide geht bald zugrunde.

*Das Endosperm:* Die Endospermbildung beginnt sehr bald nach dem Eindringen des Pollenschlauches in den Sack. Nach ROSANOFF's Untersuchung und Figuren des Endosperms bei *Heliotropium europacum* war man wohl zu dem Schluss berechtigt, dass das Endosperm dem zellularen Typ angehöre, wenn auch seine Darstellung nicht ganz klar ist, was wohl darauf beruht, dass er die frühesten Stadien nicht gesehen hat. Aus ROSANOFF's Arbeit zitiere ich folgendes: »Gleichzeitig mit der Entwicklung des Embryos geht auch die Bildung des transitorischen Endosperms vor

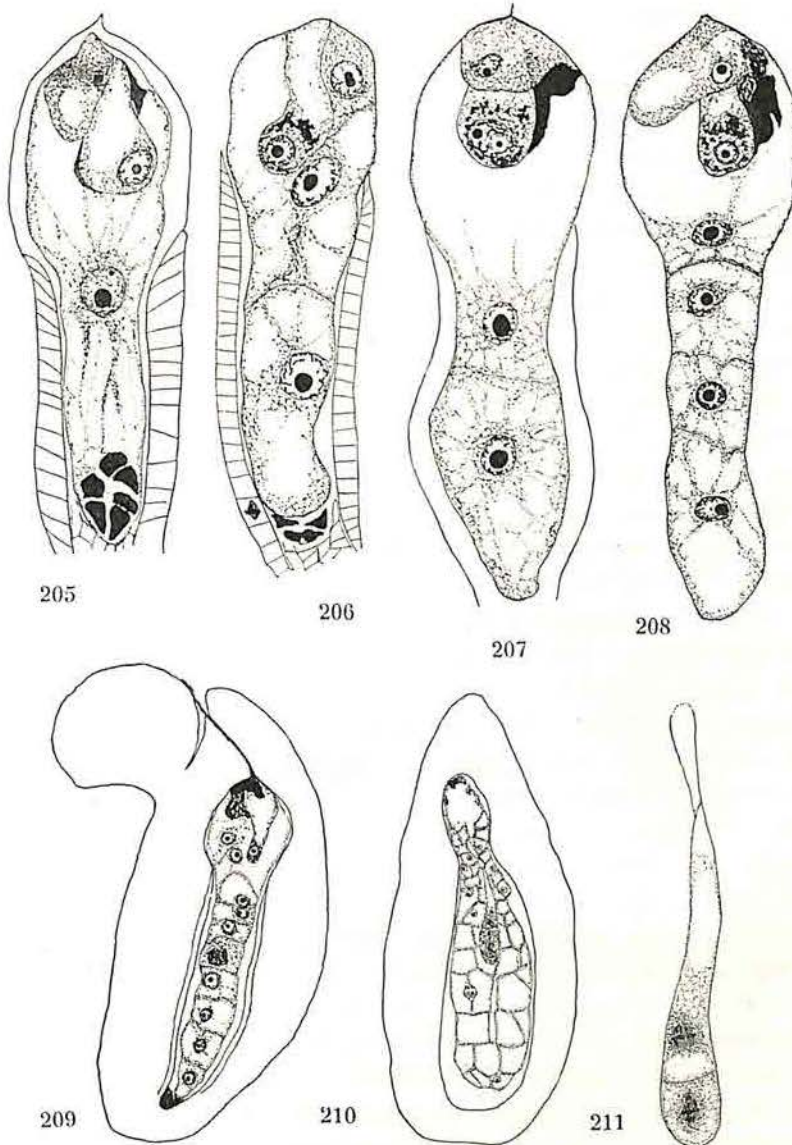


Fig. 205—211. *Heliotropium curpacum*. Fig. 205. Befruchteter Embryosack. Vergr. 260: 1. Fig. 206—207. Zweizellige Endosperme. Vergr. 260: 1. Fig. 208. Vierzelliges Endosperm. Vergr. 260: 1. Fig. 209. Schematischer Längsschnitt durch Samenanlage. Endosperm mehrzellig. Vergr. 135: 1. Fig. 210. Junger Embryo und Endosperm. Vergr. 85: 1. Fig. 211. Zweizelliger Embryo. Vergr. 260: 1.

sich. Während der obere, erweiterte Teil des Embryosackes bis zu seiner Verengerung sich spärlich mit einigen durch freie Zellbildung entstandenen, den Raum nicht ganz ausfüllenden Zellen füllt (Fig. 43, Taf. VII), geht] in dem ganzen unteren Teile eine Zellteilung vor sich.»

HEGELMAIER (1886, S. 565—566), der gleichfalls *Heliotropium europaeum* untersucht hat, gibt an, dass die Endospermabildung mit Zellteilungen beginnt, stellt aber die eigentümliche Behauptung auf, dass die erste Wand sehr spät angelegt werde, nämlich erst, nachdem die beiden primären Endospermkerne nach den beiden Polen des Embryosackes gerückt sind. Ich habe zwar die Teilungsfiguren bei Teilung des Zentralkernes nicht gesehen, habe aber doch Anlass zu der Vermutung, dass HEGELMAIER sich in diesem Punkte geirrt hat. Die Bildung einer Längsreihe von Endospermzellen hat HEGELMAIER bei *H. europaeum* konstatiert. Die älteren Endospermstadien wurden von GUIGNARD (1893) bei derselben Art studiert.

Meine Untersuchungen des Endosperms bezogen sich auch hauptsächlich auf *Heliotropium europaeum*. Ich konnte feststellen, dass das Endosperm ab initio zellular ist. Die erste Wand ist transversal und teilt den Embryosack in eine kleinere chalazale und eine grössere mikropylare Endospermkammer (Fig. 206, 207). Die beiden primären Endospermzellen teilen sich wieder quer (Fig. 208). Von den vier so entstandenen Endospermzellen nimmt die oberste den erweiterten Teil des Embryosackes ein, während die drei unteren den schmalen, von der Mantelschicht umgebenen Teil des Sackes ausfüllen. Die oberste Querwand ist oft kuppelförmig nach oben gewölbt. Sobald das Vierzellenstadium erreicht ist, tritt eine Arbeitsverteilung im Endosperm ein. Die mikropylare Zelle entwickelt sich zu einem Haustorium, die drei unteren bilden die Initialzellen zu dem eigentlichen, zelligen Endospermkörper. Die Kernteilungen in der mikropylaren Zelle verlaufen langsam und sind oft nicht von Wandbildung begleitet. Entstehen Wände, so sind sie unvollständig und sehr unregelmässig orientiert. Durch ihren relativ grossen Plasmareichtum und die Entstehung von Zellulosebalken nimmt diese Endospermabteilung ein von dem übrigen Endospermgewebe abweichendes Aussehen an, das eine haustorielle Natur vermuten lässt (Fig. 212 a). In der schmalen Region des Sackes setzen sich regelmässige Querteilungen fort, und das Er-

gebnis ist eine Reihe von 6—8 Endospermzellen (Fig. 209). Nun treten auch longitudinale Wände auf, und hierauf erfolgen Teilungen, die jedoch in bezug auf die Orientierung der Wände weniger regelmässig sind. Mit den sukzessiven Teilungen nimmt das Volumen dieser Endospermartie ungeheuer zu (Fig. 210). Die Verbindungszone mit dem Haustorium ist sehr schmal (Fig. 212 a). Eine Tendenz zu chalazaler Haustorienbildung ist nicht zu bemerken (Fig. 212 c). Auch bei *Heliotropium parviflorum* habe ich das

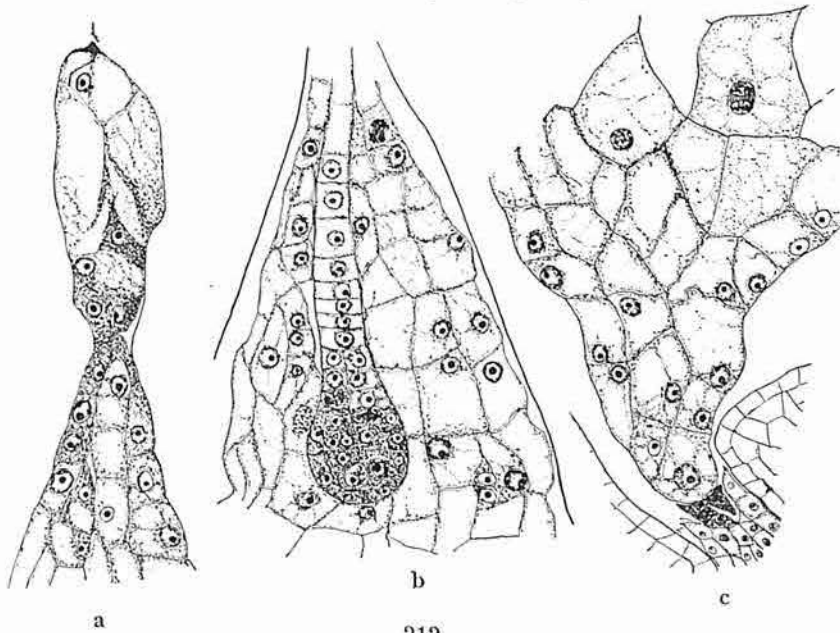


Fig. 212. *Heliotropium europaeum*. Älteres Endosperm mit Embryo; a der mikropylare, b der mittlere, c der chalazale Teil des Endosperms. Vergr. 225:1.

Zweizellenstadium des Endosperms gesehen. Der Endospermtyp bei *Heliotropium* scheint mir dem zellularen Endosperm bei *Myosotis* so ungleich wie möglich zu sein. Eher lässt sich das *Heliotropium*-Endosperm mit dem *Congesta*-Typ bei den *Hydrophyllac*en vergleichen. Das Vorkommen eines mikropylaren Haustoriums bedeutet jedoch eine Abweichung von dem letzteren Typ.

Die erste Veränderung, die sich in der befruchteten Eizelle bemerkbar macht, ist, dass eine grosse Menge chromophile Körner und Klumpen im Plasma um den Eikern auftreten (Fig. 206—208). Über die Natur dieser färbbaren Substanz und die Ursache ihrer

Entstehung kann ich nichts sagen. Wie ROSANOFF und HEGELMAIER (1886) beschrieben haben, wächst die Zygote zu einem Embryoschlauch aus (Fig. 207, 209). Dieser wird sehr lang, durchwächst die Haustorienregion des Endosperms und dringt in das eigentliche Endosperm ein. Aus den Figuren ist ersichtlich, dass das Endosperm in der Entwicklung vorausgeeilt ist. Der Kern und das Zytoplasma sind in dem unteren Teil des dünnwandigen Embryoschlauches gesammelt (Fig. 209), während der grössere obere Teil plasmaarm ist und bald zusammenschrumpft. Der lange Embryoschlauch ist noch ungeteilt; erst wenn er ein Stück in das nun vielzellige, eigentliche Endosperm eingedrungen ist, tritt die erste Querteilung ein (Fig. 211), der schnell sukzessive Querteilungen folgen (Fig. 210). Nun vollzieht sich die Differenzierung zwischen der Embryokugel und dem Suspensor (Fig. 212 b), welcher letzterer aus einer einfachen Zellreihe besteht. Die oberste der Zellen entspricht der langen, wenigstens teilweise zusammengeschrumpften Partie des Embryoschlauches. Besonders bei solchen Pflanzen, die ein von Anfang an zelluläres Endosperm besitzen und mit einem mikropylaren Haustorium versehen sind, findet man oft eine gleichartige Embryoentwicklung wie bei *Heliotropium europaeum*. Als Beispiele nenne ich *Campanulaceen* (HOFMEISTER 1859), *Lobeliaceen* (BILLINGS 1901), *Labiaten* (HOFMEISTER 1859, SHARP 1911, SCHNARF 1917 a), *Scrophulariaceen* (HOFMEISTER 1851 u. 1859, SCHMID 1906), *Orobanchaceen* (BERNARD 1903, COOK u. SHIVELY 1904), *Hebenstreitia* (HOFMEISTER 1859), *Myoporum* (BILLINGS 1901), *Nemophila* (Verf.), *Menyanthaceen* (STOLT 1921), *Monotropa* (HOFMEISTER 1849), *Hippuris* (JUEL 1911), *Loasaceen* (HOFMEISTER 1859). Die Aufgabe des langen, teilweise schlauchförmigen Suspendors besteht wohl darin, den definitiven Embryo in das eigentliche Endosperm, wo die Ernährungsverhältnisse sich günstiger gestalten, hinabzusenken. Das Endosperm, das vorher begonnen hatte, das Integumentgewebe zu verdrängen, wird nun allmählich von dem schnell wachsenden Embryo aufgezehrt. In reifen Samen ist nach GUIGNARD (1893) von dem Integument nur die Aussenepidermis übrig, deren Zellen mit verdickten, warzigen Innenwänden versehen sind; von dem Endosperm dagegen kann man eine ganz ansehnliche Schicht wahrnehmen.

### Ehretioideae und Cordioideae.

Meine Untersuchungen über diese Unterfamilien habe ich nicht zu Ende führen können, hauptsächlich aus dem Grunde, weil mein Material (von *Ehretia macrophylla* WALL. aus dem hiesigen Gewächshaus und einigen in Südamerika gesammelten, nicht bestimmten *Cordia*-Arten) unvollständig und teilweise schlecht fixiert war.

*Ehretioideae* wurden von MARTIUS 1826 zu einer autonomen Familie erhoben, dasselbe tat R. BROWN bereits 1810 mit *Cordioideae*. Einige systematische Autoren haben diese Familien anerkannt — besonders VAN TIEGHEM (1906, 1907) ist für ihre Autonomie eingetreten — die meisten dagegen, z. B. GÜRKE, BAILLON, WARMING und WETTSTEIN, haben sie *Borraginaceae* einverleibt. Die unter den Systematikern herrschende Ansicht dürfte sein, dass sich die fraglichen Unterfamilien am nächsten an die *Heliotropioideae* anschliessen. Die Resultate, die ich bereits erzielt habe, weisen auch unzweideutig nach dieser Richtung. Besonders in bezug auf die Entwicklung und den Bau des Gynäceums zeigen sie Übereinstimmung mit den *Heliotropioideae*. Als Gleichheiten mit diesen wurden früher der terminale Griffel und die steinfruchtartigen Fruchtformen hervorgehoben. Aber die Gleichheit im Gynäceum erstreckt sich noch weiter. Ich habe festgestellt, dass die falschen Fruchtknotenächer bei *Ehretia* und *Cordia* auf dieselbe Weise wie bei *Heliotropium* gebildet werden. Die Plazenten sind gut entwickelt. Die vier Samenanlagen werden im oberen Teil des Gynäceums angelegt und sind hängend, anatrop, epitrop, erfahren aber die charakteristische Drehung, die ich bei den *Heliotropioideae* beschrieben habe. Die innerste Zellschicht des einzigen Integuments ist als eine Mantelschicht ausgebildet. Bei *Cordia* sp. sind die Samenanlagen typisch tenuinuzellat; bei *Ehretia macrophylla* erfahren die Epidermiszellen im Nuzellus perikline Teilungen (Fig. 194), so dass der Nuzellus von crassinuzellatem Typ zu sein scheint. Diese Gleichheit zwischen *Ehretia* und den *Heliotropioideae* in bezug auf die Organisation des Nuzellus ist überaus auffällig. Eine typische Makrosporentetrade habe ich bei *Cordia* sp. gefunden. Der Embryosack, der sowohl bei *Cordia* als *Ehretia* den gewöhnlichen achtkernigen Typ erhält, bekommt dieselbe Form wie bei den

*Heliotropioideen*, d. h. der mikropylare, von der Mantelschicht nicht umschlossene Teil wird stark erweitert. Die Polkerne verschmelzen vor der Befruchtung zu einem Zentralkern. Endosperm- und Embryostadien kommen in meinen Präparaten nicht vor. Ich hoffe, meine Untersuchungen über *Ehretioideae* und *Cordioideae* vervollständigen zu können. Die angeführten Tatsachen dürften jedoch genügen, um die Übereinstimmung mit den *Heliotropioideen* zu zeigen und zu motivieren, warum ich *Ehretioideae* und *Cordioideae* mit *Heliotropioideae* zusammengestellt habe. Die Verschiedenheiten, welche diese drei Gruppen gegenüber den echten *Borraginaceen* aufweisen, berechtigen wohl zur Aufstellung einer besonderen Familie *Heliotropiaceae*. Der Name ist vielleicht nicht ganz geeignet, da er bereits in einem anderen Sinn und Umfang angewandt worden ist, indem er nämlich nur die Unterfamilie *Heliotropioideae* umfasste. Doch erscheint es mir überflüssig, einen neuen Familiennamen zu schaffen, ungeachtet ich der Familie eine erweiterte Abgrenzung gegeben habe.

#### Die Endospermtypen und ihr entwicklungsgeschichtliches Verhältnis zueinander nebst einigen allgemeinen Erörterungen über die Anwendbarkeit von Endospermcharakteren für die Systematik.

Die interessanten und unerwarteten Tatsachen, die meine Untersuchungen über das Endosperm der *Borraginaceen* und *Hydrophyllaceen* zu Tage gefördert haben, geben mir ungesucht Veranlassung, das aktuelle Problem des phylogenetischen Zusammenhanges zwischen verschiedenen Endospermtypen und die hiermit eng verknüpfte Frage nach der Anwendbarkeit der Endospermcharaktere für die phylogenetische Systematik zu erörtern. Ich will mich zuerst dem ersteren Problem zuwenden und dabei in erster Linie klarzulegen suchen, zu welchem Standpunkt mich meine eigenen Ergebnisse geführt haben, um dann nach einem Vergleich mit den Resultaten anderer Forscher zu prüfen, ob meine Auffassung eine generelle Anwendung finden kann.

Die Endospermverhältnisse dürften am klarsten bei den *Borraginaceen* liegen, und ich beginne deshalb mit dieser Familie. Neben dem »typisch nuklearen« Endosperm bei *Borrago* und *Onosma*



und dem »typisch zellularen« bei *Myosotis* finden sich innerhalb dieser Familie einige eigentümliche Modifikationen, die ich mit dem Namen *Lycopsis*-, *Echium*- und *Lappula*-Typ bezeichnet habe. Kein Systematiker dürfte bezweifeln, dass *Borraginaceae* — mit der Abgrenzung, die ich der Familie gegeben habe — eine überaus natürliche und homogene Familie ist. Wenn dieselbe trotzdem eine Reihe verschiedener Endospermtypen aufweist, so liegt es wohl nahe zu versuchen, sich klar zu machen, wie man sich die Entstehung dieser verschiedenen Endospermarten im Laufe der Entwicklung zu denken hat, oder mit anderen Worten, dem phylogenetischen Zusammenhang zwischen diesen morphologisch verschiedenen Endospermtypen auf die Spur zu kommen. Dieses Bestreben scheint mir ebenso berechtigt, wie wenn z. B. der Blütenmorpholog eine zwei- oder viermännige Scrophulariaceenblüte aus einer fünfmännigen herleiten und in der Reduktion des Androeceums eine Entwicklungsrichtung sehen will. Dass es sich hierbei nicht um eine direkte Rekonstruktion des Entwicklungsverlaufes, sondern nur um grobe Approximationen handeln kann, bedarf wohl kaum der Erwähnung. Solche morphologisch-phylogenetische Spekulationen haben ohne Zweifel einen gewissen Wert, da sie uns wohl die Entwicklungstendenzen ahnen lassen, die sich innerhalb verschiedener Verwandtschaftssphären geltend machen. Die vergleichende morphologische Methode dürfte noch lange die wichtigste für die phylogenetische Systematik bleiben.

Kann man nun die verschiedenen Endospermtypen innerhalb *Borraginaceae* in einen verständlichen Zusammenhang bringen? Die erste Frage, die sich hierbei erhebt, ist, welcher von den innerhalb der Familie vorkommenden Endospermtypen der ursprünglichste ist. Schon an diesem Ausgangspunkt begegnet man den grössten Schwierigkeiten. Meiner Meinung nach hat man jedoch nur zwei Alternativen: entweder ist der ausgesprochen nukleare (*Borrago*-) Typ oder der rein zellulare (*Myosotis*-) Typ als der älteste anzusehen. Dass einer der übrigen Typen phylogenetisch älter sein könnte, vermag ich mir schwer vorzustellen; dieselben lassen sich wohl am einfachsten aus einem der zwei erstgenannten herleiten. Aber eine Wahl zwischen den beiden letztgenannten Alternativen zu treffen, ist nicht leicht. Ich will sogleich meinen Standpunkt angeben. Ich bin geneigt, den nuklearen *Borrago*-Typ als den ursprünglichsten zu betrachten, gebe aber zu, dass sich die Rich-

tigkeit dieser Auffassung nicht beweisen lässt. Abgesehen von der Frage nach dem phylogenetischen Alter stellt der zellulare Endospermtyp zweifellos einen höher spezialisierten Typ dar als der nukleare, und ich kann keinen vernünftigen Grund sehen, warum man nicht annehmen sollte, dass die Entwicklung des Endosperms bei den *Borraginaceen* in progressiver Richtung verlaufen ist.

Diese Erwägungen hängen mit der viel umstrittenen Frage zusammen, welcher Endospermtyp bei den Angiospermen der ältere ist, der nukleare oder der zellulare. Die meisten Embryologen betrachten wohl den nuklearen Typ als den ursprünglichsten. Diese Ansicht haben STRASBURGER (1905 u. a.), JUEL (1907, S. 26), SAMUELSSON (1913, S. 139), DAHLGREN (1924, S. 190) u. a. wahrscheinlich machen wollen. Als Stütze für sie wird die dominierende Verbreitung des nuklearen Typs hervorgehoben, während der zellulare seine grösste Verbreitung meist innerhalb hoch organisierter Ordnungen, z. B. der Sympetalordnungen, habe. Ferner weist man darauf hin, dass die Endospermbildung bei den Gymnospermen mit freien Kernteilungen beginnt. Allerdings kennt man die nächsten Vorfahren der Angiospermen nicht, aber der letzte Grund wäre meiner Meinung nach überaus schwerwiegend, wenn die Homologie des Endosperms der Angiospermen und Gymnospermen klar und bewiesen wäre. Dies ist indes nicht der Fall. Sowohl Miss SARGANT's (1900) Auffassung als PORSCII's (1907) bekannte Theorie schliessen eine solche Homologie aus. Ohne Rücksicht auf die Auffassung, die man von der Natur des Endosperms haben mag, schliesse ich mich unbedingt der Ansicht an, dass der mit freien Kernteilungen beginnende Typ der ursprünglichste bei den Angiospermen ist. Aber auch wenn diese Meinung richtig ist, so ist damit nicht die Möglichkeit ausgeschlossen, dass dieser Typ sekundär aus einem zellularen entstanden sein kann. Einen solchen Übergang von dem zellularen zu dem nuklearen Endospermtyp glaubte JACOBSSON-STIASNY (1914) innerhalb verschiedener Ordnungen, z. B. *Rosales*, *Polycarpiceae* zu bemerken. Jedoch zwingt nichts zu einer solchen Auffassung. Die von JACOBSSON-STIASNY als regressive Entwicklungsreihen aufgeführten Fälle können vielleicht mit grösserer Wahrscheinlichkeit als Übergangsserien von dem nuklearen zu dem zellularen Endosperm betrachtet werden. Eine STRASBURGER's Ansicht entgegengesetzte Auffassung liegt wohl folgender Äusserung von COULTER u. CHAMBERLAIN (1919,

S. 172) zu grunde: »Even when the endosperm begins with free nuclear division, a rudimentary plate often appears, suggesting derivation from an endosperm in which nuclear division was followed by cellformation».

Es wäre sehr interessant zu wissen, welche Pflanzen mit nuklearem Endosperm bei der Teilung des primären Endospermkerns transitorische Zellplatten bilden. Vielleicht *Erigeron philadelphicus* (LAND 1900) und *Antennaria dioica* (JUEL 1900)? Diese Beispiele haben indes eine andere Deutung gefunden (vgl. DAHLGREN 1920). Sonst kenne ich keine derartigen Fälle.

Eine ebenso kühne wie originelle Hypothese hat PALM (1915, S. 31—32) aufgestellt. Aus dem Umstande, dass beide Endospermhaupttypen in der Familie *Magnoliaceae* vorkommen [bei *Drimys Winteri* (STRASBURGER 1905) nuklear, bei *Magnolia virginiana* (MANEVAL 1914) zellular], welche Familie von vielen Systematikern als die primitivste und ursprünglichste der Angiospermen betrachtet wird, zieht PALM den Schluss, dass diese beiden Endospermhaupttypen gleich ursprünglich seien. Er schreibt ihnen auch grosse Stabilität zu und ist nicht zu der Annahme geneigt, dass sich der eine Haupttyp im Laufe der Entwicklung aus dem anderen entwickelt haben kann, wenn er auch eine solche Möglichkeit nicht bestimmt abweist. Er zieht auch entschlossen die phylogenetischen Konsequenzen aus seinem Standpunkt (vgl. z. B. S. 33—40). Ich kann mir nicht das Vergnügen versagen, hier ein Beispiel für seine Folgerungen zu geben. Unter den *Piperaceen* kommt ein nukleares Endosperm bei *Piper*-Arten, ein zelluläres z. B. bei gewissen *Peperomia*-Arten vor. Es steht dann völlig im Einklang mit PALM's Standpunkt, wenn er eine nähere Verwandtschaft zwischen *Piper*- und *Drimys*-artigen Vorfahren als zwischen *Piper* und *Peperomia* voraussetzt! Dennoch glaube ich nicht, dass PALM eine entsprechende Folgerung für *Borrago officinalis* und *Myosotis arvensis* oder für *Phacelia tanacetifolia* und *Ph. congesta* ziehen will, und doch haben diese Arten Endosperme von grundverschiedenem Typ.

Wenn ich nun den nuklearen *Borrago*-Typ als den primären bei den *Borraginaceen* ansehe — und diese Auffassung ist mindestens ebenso wahrscheinlich wie irgend eine andere — so folgt daraus, dass die Vorfahren der *Borraginaceen* ein normales nukleares Endosperm hatten und dass also *Borrago* und *Onosma* diese primitive Eigenschaft am längsten bewahrt haben. Andere *Borragina-*

ceen schlugen eine Entwicklungsrichtung ein, die mit einer höheren Spezialisierung und Differenzierung des Endosperms verbunden war und bei *Myosotis* in einem typisch zellularen Endosperm endete. Die ersten Ansätze zu einer solchen Entwicklung sind meiner Ansicht nach schon bei *Borrago* und *Onosma* merkbar. Ich habe bereits darauf aufmerksam gemacht, dass die Zellbildung im Endosperm bei diesen in dem plasmareichen, dem Funiculus zugekehrten Teil des Embryosackes begann. Dieser Hinweis scheint mir wichtig und interessant, denn in dem *Lycopsis*-, *Echium*- und *Lappula*-Endosperm treten die ersten Endospermzellen gerade in der entsprechenden Embryosackregion auf. Ich habe auch bereits der Vermutung Ausdruck gegeben, dass die reichliche Nahrungszufuhr in dem funikularen Teil des Embryosackes auf irgend eine Weise die Zellbildung beschleunigt hat. Man kann die Sache so ausdrücken, dass die nutritiven Prozesse in diesem Teil des Embryosackes die Entstehung der spezifischen, für eine Wandbildung notwendigen Hormone beeinflusst haben. Grössere Befriedigung oder eine nennenswert bessere Erklärung gewährt wohl auch diese Ausdrucksweise nicht. Sie bedeutet nur, dass man die Sache unter dem Gesichtspunkt der sog. Hormonentheorie betrachtet, die auch auf pflanzenphysiologische Probleme Anwendung zu finden beginnt und wohl eine wertvolle Arbeitshypothese ist. Dagegen kann ich nicht die Auffassung billigen, dass der Wandbildungsprozess im Endosperm einen direkten Zusammenhang mit der Embryosackgrösse hat oder durch Wachstumskorrelationen bedingt wird, wie STRASBURGER (1905, S. 266) annimmt. Er schreibt: «Es ist vielleicht nicht überflüssig, hier daran zu erinnern, dass die Endosperm-bildung in den Samenanlagen der Angiospermen nur da durch freie Kernteilung eingeleitet wird, wo die sekundäre Embryosack-höhle noch an Grösse zunimmt, nicht dort, wo sie, wie vorwiegend bei Dikotylen, nur langsam wächst. Ob also die Endosperm-bildung durch freie Kernteilung und hierauf folgende Viel-zellbildung oder durch succedane Zellteilung erfolgt, wird somit durch Wachstumskorrelationen bedingt.» Gleichartige Auffassungen hegen viele Autoren, und zuletzt hat SUESSENGUTH (1921) ausschliesslich in den «räumlichen Momenten des Embryosackes» die Faktoren sehen wollen, welche bestimmen, nach welchem Haupttyp sich das Endosperm entwickeln wird. In engen, langen Embryo-säcken würden zellulare, in weiten, grossen dagegen nukleare Endo-

sperme vorherrschen. Diese Meinung dürfte nicht haltbar sein. Zunächst wissen wir jetzt, dass auch in voluminösen, gerundeten Embryosäcken, z. B. bei *Magnolia virginiana* (MANEVAL 1914), *Peperomia*-Arten, *Heckeria umbellata* (JOHNSON 1900, 1902), *Gunnera macrophylla* (SAMUELS 1912), *Sarcophyte sanguinea* und *Balanophora*-Arten (HOFMEISTER 1859) die Endospermbildung mit Zellteilungen eingeleitet werden kann. Wie SAMUELSSON (1913, S. 133) bemerkt, kann diese Erklärung auch nicht in solchen Fällen gelten, wo die erste Wand longitudinal ist. Weiter können die Embryosäcke bei nahe verwandten Arten gleiche Grösse und Form besitzen, und doch entwickelt sich das Endosperm in diesen bisweilen nach verschiedenen Grundtypen. Schöne derartige Beispiele liefern die *Phacelia*-Arten. Das Problem ist sicher nicht so einfach, wie STRASBURGER und SUESSENGUTH annehmen. Vom Standpunkt der Hormonentheorie aus kann man sich allerdings, wie TISCHLER (1921—22, S. 201) bemerkt, denken, dass das Embryosackvolumen auf den Endospermtyp Einfluss hat. Ich zitiere folgende Zeilen aus TISCHLER'S Arbeit: »Man hat den Eindruck, in »breiten« Embryosäcken mit ihren rasch verlaufenden Kernteilungen wären anfangs noch zu wenig von den spezifischen für die Wandbildung nötigen Hormonen vorhanden. Ist aber die entsprechende »Konzentration« einmal im Synzytium da, so kann mit einem Schlage das Versäumte nachgeholt werden.« Aber diese Betrachtungsart beseitigt die oben angeführten Schwierigkeiten nicht. Ebenso wenig gibt sie eine Erklärung für die Entstehung der eigentümlichen Endospermtypen, die eine »intermediäre« Stellung zwischen typisch zellularen und nuklearen Endospermen einnehmen. In einem helobialen Endosperm z. B. muss ja »die für Wandbildung nötige Hormonenkonzentration« bereits bei Teilung des Zentralkerns erreicht sein, da letztere von einer Wandbildung begleitet ist. Warum sind dann nicht auch die folgenden Kernteilungen mit Wandbildungen verbunden? Solcher Einwendungen liessen sich viele erheben.

Wir kehren nun zu den Verhältnissen bei den *Borraginaceen* zurück. Von dem *Borrago*- zu dem *Lycopsis*-Typ ist es freilich ein grosser Schritt. Doch denke ich mir, dass die Entwicklung des Endosperms in der Richtung erfolgt ist, dass die Zellbildung in der funikularen Embryosackregion früher und früher begonnen hat und schliesslich wie beim *Lycopsis*-Typ schon nach der zweiten Kernteilung im Endosperm eingetreten ist. Hierdurch wurde dieses

in zwei Abteilungen geteilt, aber nur in der kleineren, lateralen setzten sich die Zellteilungen fort. Der nächste Schritt war, dass wie beim *Echium*-Typ eine solche Fächerung nach der ersten Kernteilung im Endosperm eintrat. Dem *Lycopsis*- und *Echium*-Typ gemeinsam ist, dass die freien Kernteilungen längere Zeit in der grösseren, zentralen Endospermabteilung weitergehen. Der *Lappula*-Typ zeigt deutliche Übereinstimmungen mit dem *Echium*-Typ, dürfte aber nicht ohne weiteres von diesem herzuleiten sein. In einem Präparat von *Echium plantagineum* beobachtete ich, dass die erste Wand nicht vollständig war, sondern blind im unteren Teile des Embryosackes endete. Die Gleichheit mit dem *Lappula*-Typ wird in solchen Fällen noch augenfälliger, denn es war ja einer der für den *Lappula*-Typ charakteristischen Züge, dass das longitudinale Wandfragment, das nach der Teilung des Zentralkerns ausdifferenziert wurde, nur den oberen Teil des Sackes halbierte. Der wichtigste Unterschied zwischen dem *Echium*- und *Lappula*-Typ besteht wohl darin, dass sich die Zellteilungen bei dem letzteren sukzessiv in beiden mikropylaren Endospermfächern fortsetzen, während beim *Echium*-Typ nur das laterale Endosperm eine Teilung erfährt, ehe die freien Kernteilungen beginnen. Leichter scheint es mir zu sein, den *Myosotis*-Typ von dem *Lappula*-Typ herzuleiten. Denken wir uns, dass die erste Wand im *Lappula*-Endosperm vollständig würde — dass ihre Länge beträchtlich variieren kann, habe ich gezeigt — und dass sich die Zellteilungen auch im unteren Teil des Sackes fortsetzten, so bekämen wir ja ein Endosperm von *Myosotis*-Typ. Die Orientierung der ersten Wände im Endosperm bei *Myosotis* ist ja völlig dieselbe wie bei *Lappula*. Auch darin sehe ich eine Gleichheit mit dem *Lappula*-Typ, dass die Zellteilungen im oberen Teil des Endosperms bei *Myosotis* schneller erfolgen als in dem unteren und dass das mikropylare Endospermgewebe dadurch anfangs kleinzelliger wird.

Es ist also deutlich, dass zwischen den extremen Endospermtypen bei *Borrago* und *Onosma* einerseits, *Myosotis* andererseits keine unüberbrückbare Kluft besteht, sondern dass der Übergang zwischen ihnen unzweideutig durch den *Lycopsis*-, *Echium*- und *Lappula*-Typ vermittelt wird. Ich halte es für höchst wahrscheinlich, dass man noch mehr Endospermmodifikationen bei den *Borraginaccen* antreffen wird, und weitere Untersuchungen eines grösseren Materials scheinen mir darum überaus wünschenswert. Über die tieferen

Ursachen der Endospermentwicklung, die ich soeben bei den *Borraginacen* skizziert habe, wissen wir nichts. Die physiologische Bedeutung, die eine Fächerung des Endosperms besitzt, habe ich oben klarzulegen gesucht. Von besonderem Interesse scheint mir zu sein, dass ein Übergang zwischen nuklearem und zellularem Endosperm innerhalb der Grenzen einer einzigen Familie zu bemerken ist.

Wenn wir uns nun den Endospermverhältnissen in der Familie *Hydrophyllaceae* zuwenden, so finden wir bald, dass diese nicht so leicht zu deuten sind, vor allem deswegen, weil wir in dieser Familie nicht so viele Endospermmodifikationen kennen, die den Übergang zwischen den ausgeprägt nuklearen und zellularen Endospermtypen vermitteln. Am variabelsten gestaltet sich die Endospermbildung innerhalb der Gattung *Phacelia*. Zwischen dem nuklearen *Tanacetifolia*-Typ und dem rein zellularen *Congesta*-Typ steht eine eigentümliche intermediäre Endospermform, der *Parryi*-Typ. Es wäre vielleicht verlockend anzunehmen, dass die Entwicklung hier regressiv von zellularen zu nuklearen Typen verlaufen sei. Doch ist es ebenso berechtigt, eine entgegengesetzte Entwicklungsrichtung vorauszusetzen. Ich bin auch der Ansicht, dass sich bei den *Hydrophyllaceen* in der Entwicklung des Endosperms eine entsprechende Tendenz geltend gemacht hat wie bei den *Borraginacen*. Ich stelle mir also vor, dass das nukleare Endosperm bei *Phacelia tanacetifolia* und *Ph. malvifolia* eine ursprüngliche und primitive Eigenschaft ist, und dass sich die zellularen *Congesta*- und *Nemophila*-Typen aus nuklearen Typen entwickelt haben. Den einzigen Übergangstyp stellt bisher der *Parryi*-Typ dar. Meine Studien über die Endospermbildung bei den *Hydrophyllaceen* beziehen sich nur auf drei Gattungen. Es ist deshalb zu hoffen, dass erweiterte Untersuchungen mehr Licht auf das fragliche Problem werfen werden. Von dem einen bin ich jedenfalls überzeugt, dass sich das zellulare *Myosotis*-Endosperm unabhängig von und auf einem ganz anderen Wege als die zellularen Endospermtypen bei den *Hydrophyllaceen* entwickelt hat. Diesem Umstande messe ich eine grosse, prinzipielle Bedeutung bei.

Die rein zellularen Endospermtypen innerhalb der engen Verwandtschaftssphäre, welche die zweifellos nahe verwandten Familien *Borraginaceae* und *Hydrophyllaceae* bilden, sind mit grösster Wahrscheinlichkeit diphyletischen Ursprungs. Das Vorkommen eines

ab initio zellularen Endosperms in diesen beiden Familien kann deshalb nicht ohne weiteres als ein Beweis für nahe Verwandtschaft gelten. Ich glaube, dass diese Ergebnisse eine heilsame Lehre von allgemeinerer Bedeutung in sich schliessen. Sie mahnen zu einer ausserordentlich kritischen und vorsichtigen Verwertung der Endospermcharaktere für die Systematik. Wenn man in Familien oder Ordnungen, die man aus verschiedenen Gründen als nahe verwandt ansah, Endosperme von gleichem Haupttyp fand — dieselben konnten im übrigen sehr verschieden aussehen — so benutzte man diesen Umstand ohne weiteres als ein Argument für die Verwandtschaft. Man erörterte niemals im Ernst die Möglichkeit, dass diese Endospermtypen auf verschiedenen Entwicklungslinien entstanden sein könnten, und doch lag in gewissen Fällen eine solche Annahme zum Greifen nahe. Es genügte oft, auf SAMUELSSON's (1913) elegante Arbeit hinzuweisen, um die oft überaus kühnen systematischen Schlüsse zu rechtfertigen, die man aus den Endospermcharakteren zog. Diese letzteren wurden als ungemein stabil angesehen. Wenn man in einer Familie beide Endospermhaupttypen vertreten fand, so glaubte man, gute Gründe zu haben, die Homogenität dieser Familie zu bezweifeln. Ich meine, dass man in solchen Fällen zuerst prüfen muss, ob sich die extremen Endospermtypen nicht in einen verständlichen phylogenetischen Zusammenhang bringen lassen, ob nicht innerhalb einer solchen Familie Zwischentypen bestehen, welche die extremen Typen verbinden. Die Ergebnisse der letzten Jahre auf dem Gebiet der Embryologie begründen eine solche Mahnung mehr als ausreichend und zeigen deutlich, dass die Endospermcharaktere systematische Hilfsmittel von weit bescheidenerem Rang sind, als man gewöhnlich angenommen hat.

Unter den *Hydrophyllaceen* kommen innerhalb der Gattung *Nemophila* sowohl mikropylare als chalazale Endospermhaustorien vor. Das chalazale Haustorium bei *Phacelia viscida* wird auf andere Weise gebildet als bei *Nemophila*. Bei den übrigen untersuchten Arten fehlen Endospermhaustorien vollständig. Auch die Haustoreneigenschaften liefern also keinen brauchbaren Familiencharakter.

Die Ergebnisse, zu denen meine Studien über das Endosperm bei den Familien *Hydrophyllaceae* und *Borraginaceae* geführt haben, lassen sich in folgende drei Punkte zusammenfassen. 1). Sowohl typisch nukleare als typisch ab initio zellulare Endospermtypen



sind in beiden Familien vertreten (sogar innerhalb einer Gattung, nämlich *Phacelia*). 2). Ausser den extremen Endospermtypen kommen auch intermediäre vor. 3). Für die Aufklärung der Systematik dieser Familien besitzen die Endospermcharaktere einen sehr untergeordneten Wert. — Ausserdem halte ich mich zu der Annahme berechtigt, dass die zellularen Endosperme bei den fraglichen Familien auf zwei getrennten Entwicklungslinien entstanden sind.

Es fragt sich nun, ob *Borraginaceae* und *Hydrophyllaceae* durch ihre eigentümlichen und variablen Endospermverhältnisse eine Ausnahmestellung einnehmen oder ob man auch innerhalb anderer Verwandtschaftskreise Übergänge zwischen den extremen Endospermtypen wahrnehmen kann. Sind schliesslich die Endospermcharaktere so stabil und von so grosser systematischer Bedeutung, wie man seit dem Erscheinen von SAMUELSSON's Arbeit (1913) besonders in gewissen schwedischen Embryologenkreisen hat annehmen wollen? Wir wollen sehen, ob uns die Angaben in der Literatur eine befriedigende Antwort auf diese Fragen geben können. Mit Rücksicht auf den Raum muss ich mich darauf beschränken, ganz kurz die Endospermverhältnisse in einigen wenigen Ordnungen zu behandeln, besonders in denen, innerhalb deren beide Endospermhaupttypen angetroffen worden sind. Vollständigere Literaturnachweise finden sich in Arbeiten von SAMUELSSON (1913), JACOBSON-STIASNY (1914) und DAHLGREN (1923, 1924).

*Synandrac*: Ehe DAHLGREN's (1920) wertvolle Arbeit über die *Kompositen* erschienen war, herrschte die Auffassung, dass das Endosperm in dieser Familie im Gegensatz zu anderen *Synandrac*-Familien, *Campanulaceae*, *Lobeliaceae* u. a., anfangs nuklear sei. DAHLGREN konnte jedoch bei einer Anzahl *Kompositen* das Vorkommen eines ab initio zellularen Endosperms konstatieren und, da er von dem grossen systematischen Wert der Endospermcharaktere überzeugt war, ist es natürlich, dass er in diesem Endospermtyp einen guten Familiencharakter sehen wollte. Die Richtigkeit all der zahlreichen Literaturangaben, die darauf hindeuteten, dass die Endospermbildung mit freien Kernteilungen beginnt, wurde bezweifelt oder verdächtig gemacht. Es ist bezeichnend, dass man nur widerwillig das Vorkommen beider extremer Endospermtypen innerhalb derselben Familie anerkennen wollte. Durch DAHLGREN's Auffassung wurde die *Synandrac*-Ordnung in bezug auf den Endo-

spermtyp ausserordentlich einheitlich, nur wurde die Kluft zwischen dieser Ordnung und *Cucurbitaceae*, die man bisweilen unter *Synandreae* gereiht hat, erweitert. Ich hatte jedoch gute Gründe, mich DAHLGREN'S Resultaten gegenüber skeptisch zu verhalten. Ausser den strittigen Angaben in der Literatur hatte ich bei *Arctium tomentosum* ein nukleares Endosperm gefunden. Dies teilte ich DAHLGREN mit, der inzwischen auch nukleare Endosperme gefunden hatte. In einer kürzlich erschienenen Arbeit hat DAHLGREN (1924) auch gezeigt, dass nukleare Endosperme unter den *Kompositen* nicht so selten sind, und auch seine Auffassung von der Brauchbarkeit des Endosperms für die Systematik wesentlich revidiert. Dem, welcher DAHLGREN'S (1924) Arbeit liest, kann es wohl kaum entgehen, dass seine Ansichten über die Endospermprobleme zum grossen Teile mit denen übereinstimmen, die ich in dieser Abhandlung vertrete. Dennoch darf ich mich in dieser Beziehung als selbständig ansehen. Meine Ergebnisse und meine Auffassung über die hier behandelten Endospermfragen waren fertig und DAHLGREN auch bekannt — ich hatte sie in mehreren Vorträgen dargelegt — ehe er seine Untersuchungen über die *Kompositen* veröffentlichte, die wohl in erster Linie dazu beitrugen, seine Auffassung zu modifizieren. DAHLGREN'S letzte Untersuchungen sind von grossem Interesse nicht nur deshalb, weil sie mit voller Evidenz das Vorkommen beider Endospermhaupttypen bei *Compositae* konstatiert haben, sondern auch weil sie einen Übergang zwischen den extremen Endospermtypen vermuten lassen. Doch kann ich nicht zustimmen, wenn er bei den *Kompositen* einen Rückgang von dem zellularen zu dem nuklearen Typ sieht. Wäre dem so, so sollte man erwarten, dass der zellulare Typ in den primitivsten Gruppen, *Cynareae*, *Mutisicae* u. dgl. vorherrschend wäre und nicht, wie es der Fall ist, bei den abgeleiteten, den *Cichorieen*. Die ab initio zellularen Endospermformen bei den *Kompositen* erscheinen mir überaus primitiv, weil die Orientierung der ersten Wände wenig konstant ist und Haustorien fehlen. Ich bin allerdings davon überzeugt, dass die *Campanulaceen* und *Lobeliaceen* etc. mit den *Kompositen* verwandt sind, aber ich bin nicht geneigt, diese Verwandtschaft auf die Endospermverhältnisse zu stützen. Ich halte es für wahrscheinlicher, dass sich der zellulare Typ bei den *Kompositen* selbständig in später Zeit entwickelt hat. Ebensowenig möchte ich in dem Umstand, dass nukleare Endospermtypen wirklich bei

den *Kompositen* vorkommen, ein Zeichen für nähere Verwandtschaft zwischen diesen und den *Cucurbitaceen* sehen.

*Rubiales*: Wie bekannt, ist das Endosperm bei den *Rubiaceen* anfangs nuklear (LOYD 1899, 1902; FABER 1912). Doch lassen sich zwei recht verschiedene nukleare Typen unterscheiden. Bei z. B. *Diodia*, *Houstonia* und *Richardsonia* werden zahlreiche Endospermkerne in einer parietalen Plasmaschicht gebildet, und die zentripetale Gewebebildung tritt spät ein. Bei mehreren *Galiceae*, *Vaillantia*, *Sherardia*, *Cellipeltis*, liegen die ersten Endospermkerne gleichmässig in dem plasmagefüllten Embryosackraum verstreut, und die Wandbildung tritt sehr früh ein, wodurch der Embryosack sogleich mit solidem Gewebe gefüllt wird. Der Schritt von diesem letzteren Endospermtyp zu einem zellularen erscheint mir nicht so gross. Primitive zellulare Endosperme hat ASPLUND (1920) bei den *Valerianaceen* beschrieben. Beide Endospermhaupttypen kommen bei den *Caprifoliaceen* vor (HEGELMAIER 1886, WENT 1887, LAGERBERG 1907 u. a.) In den nuklearen Endospermen tritt jedoch die Wandbildung sehr zeitig ein. Die Endospermbildung bei den *Rubiaceen* und *Caprifoliaceen* verdient wohl erneute Untersuchungen.

*Tubiflorae*: Für diese Ordnung hat man das zellulare Endosperm als überaus charakteristisch angesehen. Dieses Kennzeichen gilt ausnahmslos für mehrere Familien, besonders für *Scrophulariaceae* und *Labiatae* sowie für die, welche sich an diese anschliessen, nämlich *Gesneraceae*, *Bignoniaceae*, *Orobanchaceae*, *Lentibulariaceae*, *Martyniaceae* und *Verbenaceae* u. s. w. Der Endospermtyp darf hier wohl als ein Indiz für nahe Verwandtschaft angesehen werden. Betreffend EVANS' (1919) Angaben über ein nukleares Endosperm bei *Pentstemon secundiflorus* teile ich DAHLGREN's (1923) Zweifel. KANDA's (1920) eigentümliche Ergebnisse — er fand bei *Verbena*-Arten einen Endospermtyp, der sich an das *Helobiac*-Endosperm anschliesst — wage ich nicht ohne weiteres als unwahrscheinlich anzusehen. *Labiatae* — *Verbenaceae* bilden bei einigen Systematikern eine besondere Ordnung *Verbenales*, und es ist wohl nicht ausgeschlossen, dass sich das zellulare Endosperm innerhalb derselben selbständig entwickelt hat. Von diesem Standpunkt aus sind KANDA's Angaben nicht so überraschend.

Bei den als ursprünglich betrachteten *Tubiflorae*-Familien kommen auch nukleare Endospermtypen vor. Ausschliesslich nukleare Endosperme hat man bei den *Polemoniaceen* (BILLINGS 1901,

SCHNARF 1921 a, DAHLGREN 1922, S. 81) gefunden. Über die wechselnden Endospermverhältnisse bei *Hydrophyllaceae* und *Borraginaceae* und ihre Deutung habe ich oben ausführlich berichtet. Die Familie *Solanaceae* verdient hier unsere Aufmerksamkeit. Bei den meisten untersuchten *Solanaceen* entsteht das Endosperm durch Zellteilungen, nur bei *Schizanthus pinnatus* hat SAMUELSSON (1913, S. 141) ein nukleares Endosperm gefunden. Er sah »in der Entwicklungsgeschichte des Endosperms der Solanaceen eine Stütze für die Auffassung, dass diese Familie eine Zusammenfassung ähnlicher Entwicklungsstufen mehrerer Entwicklungsreihen war«. Bei *Hyoscyamus niger* fand ich jedoch einen intermediären Endospermtyp, der am nächsten mit dem *Helobiac*-Typ verglichen werden kann. Nach Teilung des Zentralkerns entsteht eine transversale Wand, die den Embryosack in eine grosse basale und eine kleine mikropylare Kammer teilt. In beiden folgen freie Kernteilungen. Das Vorkommen eines solchen intermediären Typs spricht nicht für SAMUELSSON's Ansicht. Das *Hyoscyamus*-Endosperm bildet ein deutliches Zwischenglied zwischen den beiden Haupttypen. Die Tatsachen, die bereits über die Entstehungsart des Endosperms bei *Hydrophyllaceae*, *Borraginaceae* und *Solanaceae* festgestellt worden sind, deuten darauf hin, dass die zellularen Endosperme bei *Tubiflorae* verschiedenen Ursprungs sind. Es gelingt auch nicht, sämtliche zellularen Endosperme innerhalb dieser Reihe aus einem »Strickleitertyp«, wie es SCHNARF (1917 b) will, herzuleiten.

*Contortae*: Zellulare Endosperme kommen bei *Menyanthaceae* (STOLT 1921) und *Buddleiaceae* (DOP 1913, DAHLGREN 1922), nukleare bei *Gentianaceae* (STOLT 1921 u. a.), *Loganiaceae* (DAHLGREN 1922) und *Asclepiadaceae* (FRYE 1902 u. a.) vor. Bei *Asclepias Cornuti* (FRYE 1902) tritt Wandbildung im Achtkernstadium des Endosperms ein. Nach BILLINGS (1901) wird der Embryosack bei *Vincetoxicum officinale* wie bei *Phacelia congesta* sogleich mit festem Endospermgewebe gefüllt. Diese Angabe deutet darauf hin, dass *Vincetoxicum* ein ab initio zelluläres Endosperm besitzt. Weitere Untersuchungen sind überaus wünschenswert. Das zellulare Endosperm bei *Buddleiaceae* wird von DAHLGREN (1922) als eine weitere Stütze für eine nahe Verwandtschaft mit *Scrophulariaceae* betrachtet, und STOLT (1921) findet in dem zellularen Endosperm der *Menyanthaceen* einen Charakter, der dafür spricht, dass die Ordnungen *Contortae* und *Tubiflorae* in phylogenetischer Beziehung

einander nahestehen. Solange die Endospermverhältnisse bei *Contortac* nicht besser bekannt sind, wage ich nicht, mich über den Wert dieser Spekulationen zu äussern. Doch darf man sich mit Recht skeptisch stellen, wenn bei Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen zwei Ordnungen, die so wechselnde Endospermtypen wie *Contortac* und *Tubiflorac* zeigen, einem bestimmten Endospermtyp so grosse systematische Tragweite beigemessen wird.

*Bicornes*: SAMUELSSON (1913) sucht in seiner hier bereits mehrfach zitierten Arbeit zu zeigen, dass die ganze *Bicornes*-Ordnung durch ein ab initio zelluläres Endosperm von bestimmtem Typ charakterisiert ist. Doch glaubt PELTRISOT (1904) bei mehreren *Ericaceen* nukleare Endosperme gefunden zu haben. In einem Fall konstatierte SAMUELSSON, dass PELTRISOT sich geirrt hat, und es ist möglich, dass, wie SAMUELSSON annimmt, sämtliche Angaben PELTRISOT's über nukleare Endosperme unrichtig sind. Doch ist es überaus eigentümlich, dass nach STEVENS (1919) die Endospermbildung bei *Vaccinium corymbosum* bisweilen mit freien Kernteilungen, in anderen Fällen mit Zellteilungen beginnen kann, d. h. dass sich beide Endospermhaupttypen bei derselben Art finden. Wenn STEVENS' Beobachtungen richtig sind, muss man die Angaben PELTRISOT's wohl in einem anderen Lichte sehen. Der eigentümliche Endospermtyp, den dieser Autor bei *Cassandra calyculata* beschreibt, ist dann wohl als ein intermediärer Endospermtyp zu betrachten, der an den von mir beschriebenen *Phacelia Parryi*-Typ erinnert. Bei *Pieris japonica* und den *Pirolaceen* *Monotropa Hypopitys*, *Moneses grandiflora* und *Pirola*-Arten hat PELTRISOT (vgl. Fig. 154, 156, 160, 168) offenbar zelluläre Endosperme beobachtet.

*Rosales*: Ich will hier nur auf die interessanten Endospermverhältnisse bei den *Saxifragaceen* aufmerksam machen, die besonders durch GÄUMANN's (1919) Untersuchungen besser bekannt geworden sind. Bei diesen Pflanzen hat man mehrere Endospermtypen, nukleare, helobiale und typisch zelluläre gefunden. Diese Typen lassen sich in eine morphologische Reihe einordnen, die zweifellos darauf hindeutet, dass bei *Saxifragaceae* eine Entwicklung von dem einen extremen Typ zu dem anderen stattgefunden hat (vgl. DAHLGREN 1923, S. 12—15). Das von GÄUMANN beschriebene Endosperm bei *Francoa* scheint mir die Kluft zwischen einem nuklearen und helobialen Endosperm zu verringern. Der helobiale Typ — zuerst von JUEL (1907) bei *Saxifraga granulata* beschrieben

— bildet einen deutlichen Übergang zu dem zellularen Endosperm bei *Heuchera* (GÄUMANN 1919). Hauptsächlich auf Grund der Endospermcharaktere haben JACOBSSON-STIASNY (1913, 1914) und PALM (1915) weitgehende Kombinationen über die Verwandtschaftsverhältnisse der *Rosales*-Familien und die Anknüpfung der *Rosales*-Ordnung an andere Ordnungen angestellt. Wenn man nun innerhalb einer einzigen *Rosales*-Familie so grosse Variationen in bezug auf die Endospermbildung findet, so muss die Anwendung der Endospermcharaktere für systematische Zwecke sehr schwierig und heikel sein. Bei *Hypericum japonicum* hat PALM (1922) gezeigt, dass sich die Endospermentwicklung an das helobiale Schema anschliesst. An diese Tatsache knüpft er folgende Betrachtung: »Das Auftreten eines Endosperms des zellularen Typus in der Gattung *Hypericum* kann nicht ohne Einfluss sein auf unsere Auffassung von den Verwandtschaftsverhältnissen derselben. Ohne Zweifel tritt hierdurch der Anschluss an die *Saxifragales* in die Erscheinung, da wir ja hier durch die Untersuchungen von JUEL (1907), JACOBSSON-STIASNY (1913) und GÄUMANN (1919) Endosperme eines homologen Typus kennen gelernt haben.» Gegen eine solche Argumentation muss ich mich auf das Entschiedenste wenden.

*Piperales*: In der Familie *Piperaceae* sind beide Endospermhaupttypen vertreten (vgl. JOHNSON 1900 a, 1902 u. s. w.). Die ab initio zellularen Endosperme bei *Peperomia* und *Heckeria* machen den Eindruck, dass sie primitiv sind, weil die Orientierung der ersten Wände regellos ist. Interessant ist, dass in dem nuklearen Endosperm bei *Piper* Wandbildung in einem sehr frühen Stadium eintritt. Die zellularen Endosperme bei *Saururaceen* (JOHNSON 1900 b, SHIBATA und MIYAKE 1908) und *Chloranthaceen* (EDWARDS 1920) besitzen keinen einheitlichen Typ.

*Polycarpicae*: In mehreren *Polycarpicae*-Familien ist das Endosperm ausnahmslos nuklear, bei *Nymphaeaceae* (YORK 1904, COOK 1902, 1906, 1909, HEGELMAIER 1886 u. s. w.), *Anonaceen* (HERMS 1907, NICOLSI-RONCATI 1905, VOIGT 1888), *Aristolochiaceen* (HOFMEISTER 1859, JACOBSSON-STIASNY 1918 u. a.), *Ceratophyllaceae* (STRASBURGER 1902 u. a.), *Sarraceniaceae* (SHREVE 1906) sind nur ab initio zellulare Endosperme beschrieben. Bei *Magnoliaceae* kennt man, wie bereits bemerkt, beide Endospermhaupttypen. *Magnoliaceen* und *Anonaceen* zeigen in mehreren Beziehungen eine primitive Organisation, mit der sie jedoch wohl auch abgeleitete Eigenschaften

vereinigen; als solche betrachte ich ihre zellularen Endosperme, die besonders bei den *Anonaceen* einem speziellen Typ angehören. Das Endosperm der *Nymphaeaceen* ist entweder typisch zellular oder von helobialem Typ. Es macht keine Schwierigkeiten, sich den ersteren Typ aus dem letzteren hergeleitet zu denken. Ich stelle mir vor, dass die zellularen Endospermtypen in der Ordnung *Polycarpicac* keinen monophyletischen Ursprung haben.

*Spadiciflorac*: In der Familie *Araceae* findet man auch eine grosse Variation in bezug auf die Bildung des Endosperms. Leider sind in vielen Fällen die jüngsten Endospermstadien nicht untersucht worden, weshalb man dann nicht mit Sicherheit entscheiden kann, ob das Endosperm nuklear oder ab initio zellular ist. Der zellulare Typ scheint jedoch zu dominieren. Es ist ziemlich sicher, dass er innerhalb folgender Gattungen vorkommt: *Aglaonema* (GOW 1908 b, 1913; CAMPBELL 1900, 1903), *Anthurium* (GOW 1908 b, CAMPBELL 1905), *Arisarum* (JACOBSSON-PALEY 1920 a), *Arum* (HOFMEISTER 1861, JACOBSSON-PALEY 1920 b), *Calla*, *Pistia*, *Pothos* (HOFMEISTER 1861), *Spathicarpa* (CAMPBELL 1903). Nukleare Endosperme sind bei *Acorus* (MÜCKE 1908), *Arisacma* (GOW 1908 a), *Dieffenbachia* (GOW 1908 b), *Nephtytis* (GOW 1908 b), *Symplocarpus* (ROSENDAHL 1909) konstatiert worden. Eigentümlich ist, dass das Endosperm bei *Nephtytis liberica* nach CAMPBELL's (1905) Angaben zellular zu sein scheint, während GOW (1908 b) bei *Nephtytis Graveureuthii* mit Sicherheit normale nukleare Endosperme fand. Die zellularen Endosperme können bei den *Araceen* anfangs sehr verschieden aussehen. Bei *Aglaonema versicolor* (GOW 1908 b) wird Endospermgewebe zuerst in dem funikularen Teil des Embryosackes gebildet, bei *Calla palustris* (HOFMEISTER 1861) zuerst in dem antipodalen; in dem anderen Teil scheinen freie Endospermkerne entwickelt zu werden. Diese Angaben bedürfen einer Kontrolluntersuchung. Eine lange Reihe Endospermzellen wird in den schmalen Säcken bei *Pistia* und *Arum* gebildet, während das Endosperm bei z. B. *Aglaonema*- und *Anthurium*-Arten als ein unregelmässiges Parenchym aus verschiedenen grossen Zellen entwickelt werden kann. Dass helobiale Endospermtypen bei den *Araceen* vorkommen, wie PALM (1915, S. 20) und JACOBSSON-STIASNY (1914, S. 92—94) annehmen, ist nicht sicher. Bei *Arum maculatum* und wahrscheinlich auch bei *Spathicarpa sagittifolia* und *Pothos longifolia* bleibt die untere der primären Endospermzellen ungeteilt, in der oberen Kam-

mer aber setzen sich die Zellteilungen fort. Dass CAMPBELL (1899) bei *Lysichiton amurense* ein basales Endosperm mit einem Antipodenkomplex verwechselt haben sollte, wie PALM (1915, S. 29) annimmt, ist wohl wenig wahrscheinlich.

Zum Schluss will ich einige Bemerkungen über das Vorkommen des helobialen Endosperms hinzufügen. Wie bekannt, ist dies ein für die Ordnung *Helobiac* charakteristischer Endospermtyp. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass auch nukleare Typen in dieser Ordnung vorkommen. So beschreibt HILL (1900) ein rein nukleares Endosperm bei *Triglochin maritimum*, und nach HOLFERTY (1901) wird bei *Potamogeton natans* nicht immer ein basaler Endospermabschnitt gebildet. Wir kennen jetzt monokotyle Familien, in denen sowohl nukleare als helobiale Endosperme konstatiert sind. Bei *Tofieldia calyculata* fand SEELIEB (1924) ein helobiales Endosperm, die übrigen untersuchten *Liliaceen* haben nukleare Endosperme. Gleichartig gestalten sich die Verhältnisse bei *Amaryllidaceae*. Die Mehrzahl derselben besitzt nukleare Endosperme, doch hat kürzlich STENAR (1924, S. 524 und 527) bei *Ixiolirion montanum* und *Hypoxis decumbens?* eine Entwicklung nach dem helobialen Schema festgestellt. Als morphologische Übergangstypen zwischen einem nuklearen und einem helobialen Endosperm können die Endosperme bei *Alyris indica* (WEINZIEHER 1914) und *Thismia javanica* (ERNST u. BERNARD 1909) betrachtet werden. Ich halte es für höchst wahrscheinlich, dass helobiale Endospermtypen an mehreren Stellen innerhalb des Monokotyledonensystems entstanden sind. Unter den Dikotyledonen trifft man helobiale Endospermtypen bei *Nymphaeaceen*, *Saxifragaceen*, *Hypericum*, *Hyoscyamus* u. s. w. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass die helobialen Endospermtypen bei diesen weit getrennten Pflanzen unabhängig voneinander entstanden sind.

Wie oft in der Literatur hervorgehoben wird, fasst man unter den Bezeichnungen zelluläres resp. nukleares Endosperm eine grosse Menge überaus verschiedenartiger Endospermtypen zusammen. Gemeinsam für die erstere Gruppe ist nur, dass die Endospermbildung unmittelbar durch eine Zellteilung eingeleitet wird. In primitiven zellulären Endospermen ist die Orientierung der ersten Wände gewöhnlich weniger bestimmt, es wird dann anfangs ein grobmaschiges, unregelmässiges Endospermgewebe gebildet (z. B. *Piperaceen*, *Valerianaceen*, *Kompositen*, *Myosotis*).



In höher spezialisierten Typen nehmen die ersten Wände eine konstante Lage ein, und oft finden mehr oder weniger auffallende Differenzierungen zwischen haustoriellen und nahrungsspeichernden Teilen des Endosperms statt. Solche Endospermtypen wie der *Helobiac.*, *Parryi*- und *Lappula*-Typ stellen offenbar intermediäre Formen zwischen nuklearen und mehr typischen zellularen Endospermen dar und tragen zweifellos dazu bei, die Kluft zwischen diesen weniger tief zu machen. Der für ein nukleares Endosperm charakteristische Zug ist nur, dass die Teilung des Zentralkerns nicht mit einer Zellteilung verbunden ist; im übrigen aber können die nuklearen Endosperme auch überaus verschiedenes Aussehen haben, und der Zeitpunkt für den Eintritt der Wand- resp. Zellbildung kann sehr erheblich wechseln. Man kennt Fälle, wo die Zellbildung nach der zweiten (*Lycopsis*-Typ, *Thismia javanica*), dritten [*Rafflesia Patma* (ERNST u. SCHMID 1909), *Voyria*-Arten (JOHOW 1889), *Asclepias* (FRYE 1902)], vierten [*Rubiaceen* (LLOYD 1902), *Rafflesia Patma*, *Hamamelis virginiana* (SHOEMAKER 1905)] Kernteilung u. s. w. eintritt. Als Einteilungsgrund für die verschiedenen Endospermtypen konnte man also den Zeitpunkt für den Eintritt der Zellbildung im Verhältnis zur Anzahl ausgeführter Kernteilungen im Endosperm verwenden. In vielen Fällen beginnt die Zellbildung in nuklearen Endospermen in einer bestimmten Region des Embryosackes, gewöhnlich in der antipodalen oder mikropylaren. Ein prinzipieller Unterschied in bezug auf den Wandbildungsprozess in einem zellularen und einem nuklearen Endosperm dürfte nicht vorhanden sein.

Es ist somit klar, dass zwischen dem gewöhnlichen nuklearen Endospermtyp, bei dem spät Wandbildung zwischen freien Endospermkernen in einer plasmatischen Wandschicht eintritt, und einem ab initio zellularen Endosperm so gut wie alle denkbaren morphologischen Zwischentypen vorkommen.

Aus der oben gegebenen kleinen Übersicht geht hervor, dass sich in mehreren Ordnungen und Familien neben den extremen Endospermtypen auch Modifikationen finden, die den Übergang zwischen den ersteren vermitteln. Diese Tatsachen scheinen mir in bester Übereinstimmung mit der Auffassung zu stehen, dass die Entwicklung an vielen Punkten des Systems die Tendenz hatte, in einer Richtung zu verlaufen, die zu einer früheren Gewebebildung im Endosperm führte. In mehreren Ordnungen haben diese Ent-

wicklungstendenzen mit der Ausbildung ab initio zellulärer Endospermtypen geendet. Die Endospermcharaktere besitzen zweifellos in verschiedenen systematischen Gruppen einen ungemein verschiedenen systematischen Wert und sehr ungleiche Stabilität. Es ist wohl bekannt, dass in vielen und grossen *Archichlamydeen*-Ordnungen ausschliesslich Endosperme von dem gewöhnlichen nuklearen Typ vorkommen, aber andererseits findet man nicht selten beide extreme Endospermtypen in niedrigeren systematischen Einheiten, z. B. in derselben Familie, Gattung oder Art vertreten. Von diesem Standpunkt aus und mit diesen Tatsachen vor Augen muss man die Frage nach der Bedeutung der Endospermcharaktere als systematischer Hilfsmittel beurteilen. SAMUELSSON sah in dem Endospermtyp einen systematischen Faktor von derselben Bedeutung wie die Sympetalie oder Choripetalie der Blüten, die Zahl der Integumente und der Bau des Nuzellus der Samenanlagen. Ich glaube, dass hierin eine Übertreibung liegt. In noch höherem Grade überschätzen PALM und JACOBSSON-STIASNY bei der Behandlung systematischer Probleme die Bedeutung der Endospermcharaktere. Es sind insbesondere die zellulären Endospermtypen, auf die man bei den systematischen Erörterungen das grösste Gewicht gelegt hat. Dem gegenüber will ich hervorheben, dass ausschliesslich zelluläre Endosperme nur in zwei Ordnungen, *Santalales* und *Oleales* (nur zwei *Syringa*-Arten untersucht, vgl. DAHLGREN 1923, S. 4) vorkommen. Weiter ist die Anzahl Familien, in denen man sowohl nukleare als zelluläre Endospermtypen gefunden hat, überaus gross. Dass beide extreme Endospermtypen in derselben Gattung vorkommen können, haben meine Untersuchungen über *Phacelia* gezeigt. Dasselbe dürfte mit *Sambucus* der Fall sein (vgl. z. B. HEGELMAIER 1886, S. 535, Taf. IV, Fig. 8 und LAGERBERG 1909, S. 75). Endlich weise ich auf STEVENS' Angaben über die Endospermbildung bei *Vaccinium corymbosum* hin. Bei den apogamen *Hieracium aurantiacum* (SCHINARF 1919) und *Eupatorium glandulosum* (HOLMGREN 1919) entwickelt sich das Endosperm bald nach dem zellulären, bald nach dem nuklearen Schema. Die letztgenannten Autoren glauben gefunden zu haben, dass das Endosperm, wenn es aus einem durch Verschmelzung der Polkerne entstandenen Fusionskern hervorgeht, zellular wird, dass dagegen, wenn es unmittelbar von den Polkernen her stammt, eine Anzahl freier Endospermkerne entsteht, ehe die Wandbildung eintritt. Zu dieser Erklärung stelle ich mich skeptisch.

Auch HOLMIGREN (1919, S. 99) schreibt: »Es lässt sich kaum vermuten, dass die unterbliebene Wandbildung mit der selbständigen Entwicklung der Polkerne in Verbindung stehen dürfte«. Er bemerkt weiter, dass es nur ausnahmsweise möglich ist zu entscheiden, ob die freien Endospermkerne von einem Zentralkern oder von unvereinigten Polkernen herkommen.

Das oben Angeführte dürfte genügen, um die grossen Schwierigkeiten zu zeigen, die mit der Verwertung der Endospermcharaktere für die Systematik verbunden sind. Diese Charaktere sind keine zuverlässige Wünschelrute zur Aufklärung dunkler Verwandtschaftsverhältnisse, oft nicht einmal bei denkbar grösster Berücksichtigung der Gesamtmorphologie. Besonders ehe man sich auf ein grösseres Untersuchungsmaterial einer Gruppe oder Ordnung stützen kann, ist es überaus bedenklich, systematische Schlüsse aus dem Endospermtyp zu ziehen. Ausserdem genügt es nicht zu entscheiden, ob das Endosperm von Anfang an zellular oder nicht zellular ist, sondern man muss auch vorkommenden Endospermmodifikationen die grösste Aufmerksamkeit schenken. Durch das Studium solcher Modifikationen lassen sich wertvolle Fingerzeige und Anregungen bei Beurteilung der phylogenetisch-systematischen Probleme gewinnen.

### Einige systematische Schlüsse.

Leider muss ich aus gewissen Gründen gänzlich auf eine eingehende Diskussion der phylogenetischen Beziehungen der untersuchten Familien und ihrer Stellung unter den *Tubifloren* verzichten. Im vorigen Kapitel habe ich jedoch die prinzipiell wichtigsten Resultate, die ja die Endospermcharaktere betreffen, erörtert. Die Schlüsse systematischer Art, die ich aus meiner Untersuchung ziehen zu können glaube, lassen sich kurz folgendermassen zusammenfassen. Trotzdem sich z. B. Endosperm- und Embryocharaktere als variabel erwiesen haben, müssen die fraglichen Familien als sehr nahe verwandt betrachtet werden. *Heliotropioideen* wie *Ehretioideen* und *Cordioideen* stehen den *Hydrophyllaceen* näher als den echten *Borraginaceen*, bilden aber eine gut abgegrenzte Gruppe. Ich habe daher diese Unterfamilien als eine Familie, *Heliotropiaceae*, abgetrennt. *Borraginaceae* und *Heliotropiaceae* betrachte ich als getrennte Entwicklungsserien, die von hydrophyllaceenähnlichen Vorfahren abstammen.

## Literaturverzeichnis.

1858. AGARDH, J. G., Theoria Systematis Plantarum. — Lund.
1920. ASPLUND, E., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Valerianaceen*. — K. Sv. Vet. Ak. Handl. B. 61, N:o 3.
1888. BAILLON, H., Histoire des plantes. Bd. X. 95. Paris.
1899. BALICKA-IWANOWSKA, GABRIELLE, Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certain Gamopétales. — Flora, 86.
1894. BENSON, M., Contributions to the embryology of the *Amentiferae* I. Trans. Linn. Soc. Bot., II Vol. 3.
1903. BERNARD, CH., Sur l'embryogénie de quelques plantes parasites. — Journ. Bot., 17. Auch Thèse, Genève.
1909. BERNARD, CH., und ERNST, A., Embryologie von *Thismia Javanica* J. J. S. — Ann. Jard. Bot. Buitenz., (2), 8.
1901. BILLINGS, F. H., Beiträge zur Kenntniss der Samenentwicklung. — Flora, 88.
1911. BRAND, A., Beiträge zur Kenntnis der *Hydrophyllaceen*. — Beilage z. Jahresber. Kgl. Gymnasium in Sorau N. L.
1913. —, *Hydrophyllaceae* in Das Pflanzenreich herausg. von A. Engler. Leipzig. 1913. H. 59. IV: 251.
1921. —, *Borraginaceae — Borraginoideae Cynoglosseae*, in Das Pflanzenreich IV, 252. H. 78 herausg. von A. ENGLER.
1922. BRENNER, W., Zur Kenntnis der Blütenentwicklung einiger *Juncaceen*. — Acta Soc. Sci. Fennicae. T. 50. N:o 4.
1911. BROWN, H. W., and SHARP, W., The embryo-sac of *Epipactis*. — Bot. Gaz., 52.
1899. CALDWELL, O. W., On the life-history of *Lemna minor*. — Bot. Gaz., 27.
1899. CAMPBELL, D. H., Notes on the structure of the embryo-sac in *Sparganium* and *Lysichiton*. — Bot. Gaz., 27.
1900. —, Studies on the *Araceae*. — Ann. of Bot., 14.
1903. —, Studies on the *Araceae*. The Embryo-sac and Embryo of *Aglaonema* and *Spathicarpa*. — Ann. of Bot., 17.
1905. —, Studies on the *Araceae* III. — Ann. of Bot., 19.
1878. CAPUS, G., Anatomie du tissu conducteur. — Ann. sci. nat. Bot., (6), 6.
1876. ČELAKOVSKÝ, L., Vergleichende Darstellung der Placenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen. — Abh. d. k. böhm. Ges. d. Wiss., IV; Bd. 8.
1897. CHAMBERLAIN, C. J., Contribution to the life-history of *Salix*. Bot. Gaz., 23.
1898. —, Winter characters of certain sporangia. — Bot. Gaz., 25.
1874. CHATIN, M. J., Études sur le développement de l'ovule et de la graine dans les *Scrophularinées*, les *Solanacées*, les *Borraginées* et les *Labiées*. — Ann. sci. nat. Bot., (14), 5.
1902. COOK, M. T., Development of the embryo-sac and embryo of *Castalia odorata* and *Nymphaea advena*. — Bull. Torr. Bot. Club, 24.
1906. —, The embryology of some Cuban *Nymphaeaceae*. — Bot. Gaz., 42.
1907. —, The embryology of *Rhytidophyllum*. — Bull. Torr. Bot. Club, 34.
1909. —, Notes on the embryology of the *Nymphaeaceae*. — Bot. Gaz., 48.
1904. COOK, E., and SHIVELY, A., Observations on the structure and development of *Epiphegus Virginiána*. — Contrib. Lab. of Univ. Pennsylvania. Vol. II.

1919. COULTER, J. M., and CHAMBERLAIN, Ch. J., Morphology of Angiosperms. — New York.
1908. COULTER, J. M., Relation of megaspores to embryo-sacs in Angiosperms. Bot. Gaz., 45.
1916. DAHLGREN, K. V. O., Zytologische und embryologische Studien über die Reihen *Primulales* und *Plumbaginales*. K. Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 56, No 4.
1920. —, Zur Embryologie der *Kompositen* mit besonderer Berücksichtigung der Endospermibildung. — Zeitschrift f. Bot., Bd. 12.
1922. —, Die Embryologie der Loganiaceengattung *Spigelia*. Sv. Bot. Tidskr., Bd. 16, H. 1.
1923. —, Notes on the ab initio cellular endosperm. — Bot. Not.
1924. —, Studien über die Endospermibildung der *Kompositen*. — Sv. Bot. Tidskr., Bd. 18, H. 2.
1913. DOP, P., Recherches sur le développement et la nutrition du sac embryonnaire et de l'endosperme des *Buddleia*. — Bull. Soc. Bot. France, 60.
1901. EASTWOOD, A., Some small-flowered species of *Nemophila* from the Pacific Coast. — Bull. Torr. Bot. Club, 28.
1920. EDWARDS, J. G., Flower and seed of *Hedyosmum nutans*. — Bot. Gaz., 70.
1875. EICHLER, A. W., Blüthendiagramme, I. — Leipzig.
1919. ENGLER, A.—GILG, E., Syllabus der Pflanzenfamilien. — Berlin.
1901. ERNST, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryos (Polyembryonie) von *Tulipa Gesneriana* L. — Flora, 88.
1902. —, Chromosomenreduktion, Entwicklung des Embryosackes und Befruchtung bei *Paris quadrifolia* L. und *Trillium grandiflorum* SALISB. — Flora, 91.
- 1908 a. —, Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen. — Ber. deutsch. Bot. Ges., 26.
- 1908 b. —, Ergebnisse neuerer Untersuchungen über den Embryosack der Angiospermen. — Verhandl. der Schweiz. Naturforschenden Gesellschaft 91. Jahresversammlung. Glarus. Bd. 1.
1909. —, Apogamie bei *Burmannia coelestis* DON. — Ber. deutsch. Bot. Ges., 27.
1914. —, Embryobildung bei *Balanophora*. — Flora, 106.
- 1912 a. ERNST, A., u. BERNARD, CH., Entwicklungsgeschichte des Embryosackes und des Embryos von *Burmannia candida* ENGL. und *B. Championii* THW. — Ann. Jard. Bot. Buitenz., (2), 10.
- 1912 b. —, Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryos und des Endosperms von *Burmannia coelestis* DON. — Ann. Jard. Bot. Buitenz., (2), 11.
1909. ERNST, A., u. SCHMID, E., Embryosackentwicklung und Befruchtung bei *Rafflesia Patma* BL. — Ber. deutsch. Bot. Ges., 27.
1919. EVANS, A. T., Embryo sac and embryo of *Pentstemon secundiflorus*. — Bot. Gaz., 67.
1912. FABER, F. C. v., Morphologisch-physiologische Untersuchungen an Blüten von *Coffea*-Arten. — Ann. Jard. Bot. Buitenz., (2), 10.
1880. FISCHER, A., Zur Kenntniss der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. — Jen. Zeitschr. f. Naturw., 14.
1846. FISCHER, FR. L. E., u. MEYER, C. A., Sertum Petropolitanum.
1901. FRITSCH, K., Über Gynodiöcie bei *Myosotis*. — Ber. deutsch. Bot. Ges., 18.
1902. FRYE, T. C., A morphological study of certain *Asclepiadaceae*. — Bot. Gaz., 34.
1919. GÄUMANN, E., Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger *Saxifragales*. — Rec. Trav. Bot. Néerlandais, 16.
1923. GOEBEL, K., Organographie der Pflanzen. III. Jena.
- 1908 a. GOW, J. E., Embryogeny of *Arisaema triphyllum*. — Bot. Gaz., 45.
- 1908 b. —, Studies in *Araceae*. — Bot. Gaz., 46.
1913. —, Observations on the morphology of the *Aroids*. — Bot. Gaz., 56.
1878. GRAY, ASA, Synoptical Flora of North America.
- 1901—1902. GUGUEN, F., Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des Phanérogames. — Journ. Bot., 15—16. Auch Diss. Paris.

1881. GUIGNARD, N. L., Recherches d'embryogénie végétale comparée: *Legumineuses*. — Ann. sci. nat. Bot., (4), 12.
1882. —, Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. — Ann. sci. nat. Bot., (6), 13.
1893. —, Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. — Journ. Bot., 7.
1900. —, L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. — Ann. sci. nat. Bot., (8), 6.
1902. —, La double fécondation chez les *Solanées*. — Journ. Bot., 16.
1893. GÜRKE, M., *Borraginaceae (Asperifoliaceae)* in ENGLER—PRANTL: Die nat. Pflanzenfamilien. 4: 3 a. Leipzig 1897.
1906. HABERMANN, A., Der Fadenapparat in den Synergiden der Angiospermen. — Beih. Bot. Centralbl. 20: 1.
1902. HALL, J. G., An embryological study of *Limncharis emarginata*. — Bot. Gaz., 33.
1923. HALLIER, H., Über die *Lennoeen*, eine zu LINNÉ's *Bicornes* verirrte Sippe der *Borraginaceen*. — Beih. z. Bot. Centralbl., 40.
1911. HANNIG, E., Über die Bedeutung der Periplasmodien. III. Flora, 102.
1921. HÅKANSSON, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Taccaceen*. — Bot. Not.
1923. —, Studien über die Entwicklungsgeschichte der *Umbelliferen*. — Lunds Univ. Årsskrift. N. F. Avd. 2, 18: 7.
1916. HEATLEY, M., A study of the life history of *Trillium cernuum* L. — Bot. Gaz., 61.
1885. HEGELMAIER, F., Untersuchungen über die Morphologie des Dikotyledonen-Endosperms. — Nova Acta Leopold. — Carol. Acad., 49.
1886. —, Zur Entwicklungsgeschichte endospermatischer Gewebekörper. — Bot. Zeit. 44.
1891. —, Ueber partielle Abschnürung und Obliteration des Keimsacks. — Ber. deutsch. Bot. Ges., 9.
1895. —, Über Orientirung des Keimes in Angiospermensamen. — Bot. Zeit., 53.
1907. HERMS, W. B., Contribution to the Life History of *Asimina triloba*. — Ohio Nat., 8.
1900. HILL, T. G., The structure and development of *Triglochin maritimum* L. — Ann. of Bot., Vol. 14.
1909. HIMMELBAUER, W., Eine blütenmorphologische und embryologische Studie über *Datisca cannabina*. — Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss., 118. Wien.
1849. HOFMEISTER, W., Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. — Leipzig.
1851. —, Zur Entwicklungsgeschichte des Embryo der *Personaten*. — Flora.
1855. —, Embryologisches. — Flora.
1858. —, Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. — Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. I.
1859. —, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen mit ursprünglich einzelligem, nur durch Zelltheilung wachsendem Endosperm. — Abh. Math. Phys. Cl. Sächs. Ges. Wissensch., 4.
1861. —, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. — Abhandl. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss., 7.
1901. HOLFERTY, G. M., Ovule and embryo of *Potamogeton natans*. — Bot. Gaz., 31.
1913. HOLMGREN, I., Zur Entwicklungsgeschichte von *Butomus umbellatus* L. — Sv. Bot. Tidskr., 7.
1919. —, Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. — K. Sv. Vet. Ak. Handl. Bd. 59, N:o 7.
1906. HUSS, H. A., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. — Beih. z. Bot. Centralbl. 20: 1.
- 1920 a. JACOBSON-PALEY, ROSE, Sur le suçoir de *l'Arisarum vulgare* TARG. & TOZZ. et le rôle de la région chalazienne du sac embryonnaire. — Bull. Soc. Bot. Genève, 2<sup>me</sup> sér. 12.

- 1920 b. JACOBSON-PALEY, ROSE, Sur le haustorium et la formation de l'albumen dans *Arum maculatum* L. — Bull. Soc. Bot. Genève, 2<sup>me</sup> sér. 12.
1913. JACOBSSON-STIASNY, EMMA. Die spezielle Embryologie der Gattung *Sempevium* im Vergleich zu den Befunden bei anderen *Rosales*. — Denkschr. Wiener Ak., 89.
1914. —, Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildung bei den Angiospermen. — Sitzungsber. d. K. Ak. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. 123. I.
1918. —, Zur Embryologie der *Aristolochiaceae*. — Denkschr. d. K. Ak. d. Wiss. Wien. Math.-Naturw. Kl. Bd. 95.
- 1900 a. JOHNSON, D. S., On the endosperm and embryo of *Peperomia pellucida*. — Bot. Gaz., 30.
- 1900 b. —, On the development of *Saururus cernuus* L. — Bull. Torr. Bot. Club, 27.
1902. —, On the development of certain *Piperaceae*. — Bot. Gaz., 34.
1889. JOHOW, F., Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. — Jahrb. f. wiss. Bot., 20.
1880. JÖNSSON, B., Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. — Lunds Univ. Årsskr., 16.
1892. JORDAN, K. F., Der Blütenbau und die Bestäubungseinrichtung von *Echium vulgare*. — Ber. deutsch. Bot. Ges., 10.
1888. JOST, L., Zur Kenntniss der Blütenentwicklung der Mistel. — Bot. Zeit., 46.
1900. JUEL, H. O., Vergleichende Untersuchungen über typische und partenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. — K. Sv. Vet. Ak. Handl. Bd. 33, N:o 5.
1905. —, Die Tetradenteilungen bei *Taraxacum* und anderen *Cichoricen*. — K. Sv. Vet. Ak. Handl. Bd. 39, N:o 4.
1907. —, Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. — Nov. Acta Soc. Sci. Ups., (4), 1, 9.
1911. —, Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Hippuris vulgaris*. — Nov. Acta Soc. Sci. Ups., (4), 2.
1915. —, Untersuchungen über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. — Jahrb. f. wiss. Bot., 56.
1920. KANDA, M., Field and laboratory studies of *Verbena*. — Bot. Gaz., 69.
1898. KNUTH, P., Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. Leipzig.
1918. KRATZER, J., Die verwandtschaftlichen Beziehungen der *Cucurbitaceen* auf Grund ihrer Samenentwicklung. — Flora, 110.
1909. LAGERBERG, T., Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa moschatellina* L. — K. Sv. Vet. Ak. Handl. Bd. 44, N:o 4.
1900. LAND, W. J. G., Double fertilization in *Compositae*. — Bot. Gaz., 30.
1903. LAURENT, M., Sur la formation de l'œuf et la multiplication d'une antipode dans les *Fonctés*. — C. R. Ac. Sci. 157. Paris.
- 1899—1902. LLOYD, F. E., The comparative embryology of the *Rubiaceae*. — Mem. Torr. Bot. Club, 8.
1905. LÖTSCHER, K., Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. — Flora, 94.
1909. Mc ALLISTER, F., The development of the embryo-sac of *Smilacina stellata*. — Bot. Gaz., 48.
1913. —, On the cytology and embryology of *Smilacina racemosa*. — Trans. Wisconsin Acad. Sci., Arts and Letters, Vol. XVII.
1914. —, The development of the embryo-sac in the *Convallariaceae*. — Bot. Gaz., 58.
1898. Mc KENNEY, R. E. B., Observations on the development of some embryo-sacs. — Contrib. Bot. Lab. Univ., Pennsylvania. Vol. II. 1904.
1914. MANEVAL, W. E., The development of *Magnolia* and *Liriodendron*, including a discussion of the primitiveness of the *Magnoliaceae*. — Bot. Gaz., 57.
1908. MODILEWSKI, J., Zur Samenentwicklung einiger *Urticifloren*. — Flora, 98.

1892. MOTTIER, D. M., On the development of the embryo-sac of *Arisaema triphyllum*. — Bot. Gaz., 17.
1908. MÜCKE, M., Über den Bau und die Entwicklung der Früchte und über die Herkunft von *Acorus Calamus* L. — Bot. Zeit., 66.
1884. MÜLLER, C., Uebersicht der morphologischen Verhältnisse im Aufbau des in einem grossen Theile Südamerikas vorkommenden *Sambucus australis*. CHAM. et SCHLECHDL. — Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin.
1905. MÜLLER, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Inflorescenzen der *Borraginaceen* und *Solanaceen*. — Flora, 94.
1901. MURBECK, S., Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. — Lunds Univ. Årsskrift. Bd. 36. Afd. 2, N:o 7.
1902. —, Über die Embryologie von *Ruppia rostellata* KOCH. — K. Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 36, N:o 5.
1905. NICOLosi RONCATI, F., Sviluppo dell'ovulo e del seme nella *Anona Cherimolia* MILL. — Atti Accad. Gioenia Sci. Nat. Catania, (4), 18.
1924. NILSSON, E., Taktagelser öfver några blommorfologiska egenskaper hos *Anchusa officinalis* L. och deras variation. — Bot. Not. H. 5—6.
- 1913 a. OSAWA, J., Studies on the cytology of some species of *Taraxacum*. — Arch. f. Zellf., 10.
- 1913 b. —, On the development of the pollengrain and embryo-sac of *Daphne*, with special reference to the sterility of *Daphne odora*. — Journ. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo. Vol. 4.
1898. OSTERWALDER, A., Beiträge zur Embryologie von *Aconitum Napellus* L. — Flora, 85.
1918. OTTLEY, A. M., A contribution to the life history of *Impatiens Sultani*. — Bot. Gaz., 66.
1904. OVERTON, J. B., Über Parthenogenesis bei *Thalictrum furfurascens*. — Ber. deutsch. Bot. Ges., 22.
1914. PACE, LULA, Two species of *Gyrostachys*. — Baylor Univ. Bull., N:o I, 17.
1915. PALM, B., Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. — Akad. Abh., Stockholm.
1922. —, Das Endosperm von *Hypericum*. — Sv. Bot. Tidskr., Bd. 16.
1922. —, The embryosac of *Vittadinia*. — Ann. Jard. Bot. Buitenz., 32, I.
1857. PAYER, J. B., Traité d'organogénie comparée de la fleur. — Paris.
1904. PELTRISOT, C. N., Développement et structure de la graine chez les *Ericacées*. — Journ. Bot., 18.
1892. PETER, A., *Hydrophyllaceae* in ENGLER—PRANTL: Die nat. Pflanzenfamilien IV: 3 a. Leipzig 1897.
1908. PETERS, K., Vergleichende Untersuchungen über die Ausbildung der sexuellen Reproduktionsorgane bei *Convolvulus* und *Cuscuta*. — Diss. Zürich.
1913. PICKETT, F. L., The development of the embryosac of *Arisaema triphyllum*. — Bull. Torr. Bot. Club, 40.
1907. PORSCH, O., Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. — Jena.
1916. RAITT, A. H., Development of ovule of *Impatiens pallida*. — Plant World, 19.
1914. RENNER, O., Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. — Flora, 107.
- 1866—67. ROSANOFF, S., Morphologische Studien. — Jahrb. f. wiss. Bot., 5.
1907. ROSENBERG, O., Cytological Studies on the apogamy in *Hieracium*. — Bot. Tidskr. Köbenhavn, Bd. 28.
1909. —, Über die Chromosomenzahlen bei *Taraxacum* und *Rosa*. — Sv. Bot. Tidskr., Bd. 3. H. 2.
1912. —, Über die Apogamie bei *Chondrilla juncea*. — Sv. Bot. Tidskr., 6.
1909. ROSENDAHL, C. O., Embryo-sac development and embryology of *Symlocarpus foetidus*. — Minn. Bot. Stud., Vol. 4.
1923. RUTGERS, F. L., The female gametophyte of Angiosperms. Reliquia Treubianae III. — Ann. Jard. Bot. Buitenz., 33.



1912. SAMUELS, J. A., Études sur le développement du sac embryonnaire et sur la fécondation du *Gunnera macrophylla* Bl. — Arch. f. Zellforsch., 8.
1913. SAMUELSSON, G., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen. — Sv. Bot. Tidskr., Bd. 7.
1900. SARGANT, E., Recent work on the results of fertilization in Angiosperms. — Ann. of Bot., 14.
1896. SCHAFFNER, J. H., The embryo-sac of *Alisma Plantago*. — Bot. Gaz., 21.
1897. —, Contribution to the life history of *Sagittaria variabilis*. — Bot. Gaz., 23.
1910. SCHKORBATOW, L., Parthenogenetische und apogame Entwicklung bei den Blütenpflanzen. Entwicklungsgeschichtliche Studien an *Taraxacum officinale*. — Trav. Soc. nat. Univ. imp. Kharkow. 45. 1912.
1906. SCHMID, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae*. — Beih. Bot. Centralbl., 20: 1.
- 1917 a. SCHNARF, K., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der *Labiatae*. — Denkschr. d. K. Ak. d. Wiss. in Wien. Math.-Naturwiss. Kl., Bd. 94.
- 1917 b. —, Zur Entwicklungsgeschichte von *Plantago media*. — Sitzungsber. d. K. Ak. d. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl. I. Bd. 126.
1919. —, Beobachtungen über die Endospermentwicklung von *Hieracium aurantiacum*. — Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl. I., 128.
- 1921 a. —, Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. I. *Gilia Millefoliata* FISCH. et MEY. — Österr. Bot. Zeitschr., 70.
- 1921 b. —, Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. II. *Klugia zeylanica* (R. BROWN) GARDN. — Österr. Bot. Zeitschr., 70.
1917. SCHNEIDER, C. K., Illustriertes Handwörterbuch der Botanik. Zweite Auflage, herausgegeben von K. Linsbauer. — Leipzig.
1901. SCHNIEWIND-THIES, J., Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. — Diss. Jena.
1820. SCHRADER, H. A., De Asperifoliis Linnei commentatio. — Comm. Soc. Sci. Göttingensis, IV.
1922. SCHÜRHOFF, P. N., Zur Polyembryonie von *Allium odorum*. — Ber. deutsch. Bot. Ges., 40.
1924. SEELIER, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Tofieldia calyculata* (L.) WAHLENB. — Bot. Not., H. 2.
1906. SERNANDER, R., Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. — K. Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 41. N:o 7.
1911. SHARP, L. W., The embryo sac of *Physostegia*. — Bot. Gaz., 52.
1912. —, The orchid embryo sac. — Bot. Gaz., 54.
1908. SHIBATA, K., und MIYAKE, K., Über Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata*. — Bot. Mag., 22.
1905. SHOEMAKER, D. N., On the development of *Hamamelis virginiana*. — Bot. Gaz., 39.
1906. SHREVE, F., The development and anatomy of *Sarracenia purpurea*. — Bot. Gaz., 42.
1882. SOLTWEDEL, F., Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen mit besonderer Berücksichtigung der hierbei stattfindenden Vorgänge der Kerntheilung. — Jenaisch. Zeitschr. f. Naturwiss., 15.
1921. SOUÈGES, R., Embryogénie végétale. Embryogénie des *Boragacées*. Les premiers termes du développement de l'embryon chez le *Myosotis hispida* SCHLECHT. — C. R. d. Sci. d. l'Acad. d. Sci., T. 173. N:o 17.
1921. —, Embryogénie végétale. Les derniers stades du développement de l'embryon chez le *Myosotis hispida* SCHLECHT. — C. R. d. Sci. de l'Acad. d. Sci., T. 173. N:o 19.
1924. STENAR, S.-SON, H., Embryologien hos *Hyposidoideae-Hypoxideae*. Vortragsreferat. — Sv. Bot. Tidskr., Bd. 18. H. 3, p. 524.
1924. —, Embryologien hos amaryllidaceer. Vortragsreferat. — Sv. Bot. Tidskr., Bd. 18. H. 3, p. 526—527.
1919. STEVENS, N. E., The development of the endosperm in *Vaccinium corymbosum*. — Bull. Torr. Bot. Club, 46.

1921. STOLT, K. A. H., Zur Embryologie der *Gentianaceen* und *Menyanthaceen*. — K. Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 61, N:o 14.
1878. STRASBURGER, E., Ueber Befruchtung und Zelltheilung. — Jena.
1879. —, Die Angiospermen und die Gymnospermen. — Jena.
1880. —, Zellbildung und Zelltheilung. — Jena.
1902. —, Ein Beitrag zur Kenntniss von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. — Jahrb. f. wiss. Bot., 37.
1904. —, Die Apogamie der *Eualchimillen* und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. — Jahrb. f. wiss. Bot. 41.
1905. —, Die Samenanlage von *Drimys Winteri* und die Endosperm bildung bei Angiospermen. — Flora, 95.
1909. —, Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. — Histol. Beiträge. H. 7. — Jena.
1921. SUESSENGUTH, K., Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen. — Beih. z. Bot. Centralbl., 38, Abt. 2.
1922. SVENSSON, H., Embryologien hos *Lycopsis arvensis* L. — Vortragsreferat. — Sv. Bot. Tidskr., 16, p. 137—138.
1923. —, Om endospermet hos *Lappula*. Vortragsreferat. — Sv. Bot. Tidskr., Bd. 17. H. 3., p. 387—388.
1923. —, Om *Heliotropium*-gruppens embryologi. Vortragsreferat. — Sv. Bot. Tidskr., Bd. 17. H. 3, p. 388—389.
1923. —, Embryologien hos borraginacé-släkten *Echium* och *Onosma*. — Vortragsreferat. — Sv. Bot. Tidskr., Bd. 17. H. 3, p. 390.
1915. TÄCKHOLM, G., Beobachtungen über die Samenentwicklung einiger *Onagraceen*. — Sv. Bot. Tidskr., Bd. 9.
1921. TAHARA, M., Cytologische Studien an einigen *Kompositen*. — Journ. of the Coll. of Sci., Imp. Univ. of Tokyo, 43.
1900. TALIEW, W., Zum Bestäubungsmechanismus von *Borrago officinalis*. — Bot. Centrbl. I.
- 1921—1922. TISCHLER, G., Allgemeine Pflanzenkaryologie, in Handbuch der Pflanzenanatomie, herausg. von K. LINSBAUER. I. Abt. I. Teil. Bd. 2.
1882. TREUB, M., Observations sur les *Loranthacées*. — Ann. sci. nat. Bot. (6), 13.
- 1883 a. —, Observations sur les *Loranthacées*. — Ann. Jard. Bot. Buitenz., 3.
- 1883 b. —, Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. — Ann. Jard. Bot. Buitenz., 3.
1880. TREUB, M., u. MELLINK, J. F., Notice sur le développement du sac embryonnaire dans quelques Angiospermes. — Archiv. Néerland., 15.
1849. TULASNE, L. R., Études d'embryogénie végétale. — Ann. sci. nat. Bot., (3), 12.
1855. —, Nouvelles études d'embryogénie végétale. — Ann. sci. nat. Bot. (4), 4.
1901. VAN TIEGHEM, PH., l'Hypostase, sa structure et son rôle constants, sa position et sa forme variables. — Bull. Mus. d'Hist. Nat. Paris, 7.
1906. —, Sur les *Heliotropiacées*. — Ann. sci. nat. Bot. (9), 4.
1907. —, Structure du pistil et du fruit des *Labiées*, des *Boragacées* et des familles voisines. — Ann. sci. nat. Bot. (9), 4.
1878. VESQUE, J., Développement du sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. — Ann. sci. nat. Bot., (6), 6.
1879. —, Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. — Ann. sci. nat. Bot. (6), 8.
1888. VOIGT, A., Untersuchungen über Bau und Entwicklung von Samen mit ruminierendem Endosperm aus den Familien der Palmen, *Myristicaceen* und *Anonaceen*. — Ann. Jard. Bot. Buitenz., 7.
1878. WARMING, E., De l'ovule. — Ann. sci. nat. Bot., (6), 5.
1912. —, Fröplanterne (Spermatophyter). — Kjøbenhavn og Kristiania.
1914. WEINZIEHER, S., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Xyris indica* L. Flora, 106.
1887. WENT, F. A., Beobachtungen über Kern- und Zelltheilung. — Ber. deutsch. Bot. Ges., 5.

1890. WESTERMAIER, M., Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden. — Nova Acta Kais. Leop.-Carol. Deutsch. Ak. d. Naturf., Bd. 52. N:o 1, Halle.
1911. WETTSTFIN, R. V., Handbuch der systematischen Botanik. — Leipzig, Wien.
1900. WIEGAND, K. M., The development of the embryo-sac in some monocotyledonous plants. — Bot. Gaz., 30.
1886. WILLE, N., Ueber die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachstum der Membranen durch Intussusception. — Christiania Vidensk.-Selsk. Forhandl., N:o 5.
1895. WILLIS, J. C., Contributions to the Natural History of the Flower. P. I. Fertilization of *Claytonia*, *Phacelia* and *Monarda*. — Journ. Linn. Soc. Bot., 30.
1917. WINGE, Ö., The Chromosomes. Their numbers and general importance. — C. R. des Trav. du Lab. de Carlsberg. Vol. 13.
1904. WINKLER, H., Über Parthenogenesis bei *Wikstroemia indica* (L.) C. A. MEY. — Ber. deutsch. Bot. Ges., Bd. 22.
1904. WYLLIE, R. B., The morphology of *Elodea canadensis*. — Bot. Gaz., 37.
1904. YORK, H. H., The embryo-sac and embryo of *Nelumbo*. — Ohio Nat., IV, 8.

### Tafelerklärung.

#### Tafel I.

**Fig. 1–2.** *Phacelia tanacetifolia*. Fig. 1. Nukleares Endosperm mit chala-  
zaler Plasma-Anhäufung. Vergr. 140. Fig. 2. Oberer Teil von unreifem Samen.  
Zellbildung im Endosperm. Vergr. 40. **Fig. 3–4.** *Phacelia congesta*. Fig. 3.  
Zwei Samenanlagen; in der linken ein Embryosack mit fünfzelligem Endosperm,  
in der rechten ein soeben befruchteter Embryosack. Vergr. 110. Fig. 4. Junges  
Endospermstadium. Vergr. 250. **Fig. 5–6.** *Lycopsis arvensis*. Fig. 5. Kern der  
E.M.-Zelle in Dolichonema. Vergr. 1480. Fig. 6. Diagonalschnitt durch junge  
Klause. In der Samenanlage ist die E. M.-Zelle in Teilung begriffen. Vergr. 65.

#### Tafel II.

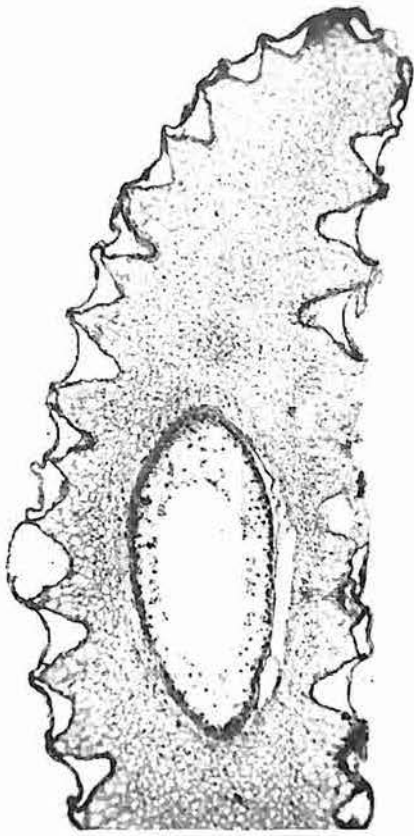
**Fig. 7–12.** *Lycopsis arvensis*. Fig. 7. Samenanlage mit jungem Embryosack  
mit Anlage des Seitendivertikels. Vergr. 100. Fig. 8. Samenanlage mit etwas  
mehr entwickeltem Embryosack. Vergr. 50. Fig. 9. Derselbe Embryosack wie  
der vorige stärker vergrößert. Vergr. 400. Fig. 10. Der sekundäre Embryosack-  
kern im lateralen Divertikel gebildet. Vergr. 200. Fig. 11. Befruchteter Embryo-  
sack. Teilung des sekundären Embryosackkerns. Vergr. 300. Fig. 12. Schnitt  
durch Fruchtknotenklause. Der Embryosack mit zweizelligem Embryo und jungem  
Endosperm. Zwei laterale Endospermzellen sichtbar. Vergr. 90.

#### Tafel III.

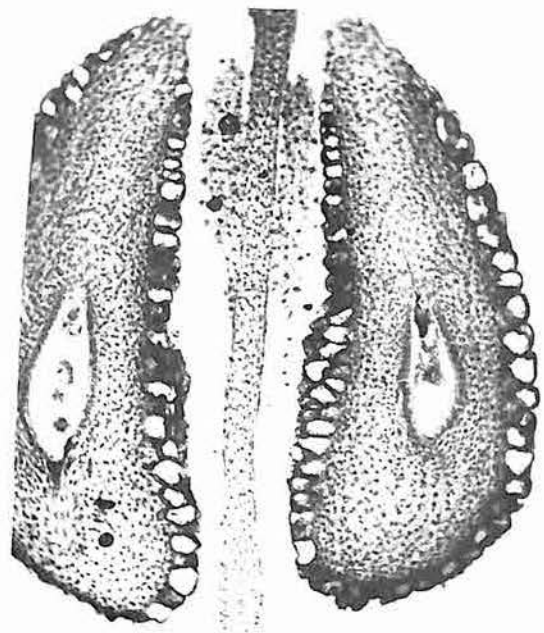
**Fig. 13–15.** *Lycopsis arvensis*. Fig. 13. Junge Dyade in Samenanlage.  
Vergr. 450. Fig. 14. Ältere Dyade. Vergr. 300. Fig. 15. Zweikerniger Em-  
bryosack in Samenanlage; obere Dyade degeneriert. Vergr. 300. **Fig. 16.** *Sym-  
phytum officinale*. Samenanlage mit Embryo und Endosperm. Der Kern in der  
sichtbaren, lateralen Endospermzelle in Amitose. Vergr. 40. **Fig. 17.** *Nonnea  
lutea*. Samenanlage mit jungem Endosperm. Gegen den Funiculus zu eine laterale  
Endospermzelle. Vergr. 70. **Fig. 18.** *Heliotropium europaeum*. Längsschnitt durch  
Fruchtknoten. Vergr. 40. **Fig. 19.** *Heliotropium parviflorum*. Längsschnitt durch  
Fruchtknoten. Vergr. 40.

## Inhaltsverzeichnis.

Einleitung . . . . .	3
<b>Hydrophyllaceae</b> . . . . .	7
Die Staubblätter . . . . .	8
Bau des Fruchtknotens. Bildung, Anzahl und Orientierung der Samenanlagen . . . . .	9
Der Bau der Samenanlagen und ihre Entwicklung vor der Befruchtung . . . . .	14
Die weitere Entwicklung des Embryosackes bis zur Befruchtungsreife . . . . .	20
Die Befruchtung und ihre Begleitumstände . . . . .	24
Das Endosperm . . . . .	25
Der Embryo und die spätere Entwicklung der Samen . . . . .	47
<b>Borraginaceae</b> . . . . .	50
Die Staubblätter . . . . .	52
Entwicklung und Bau des Gynäceums. Gestalt und Orientierung der Samenanlagen . . . . .	54
Entwicklung der Samenanlagen. Archespor, Nuzellus und Integument . . . . .	59
Tetradenteilung und Embryosackbildung . . . . .	63
Die weitere Entwicklung des Embryosackes bis zur Befruchtungsreife . . . . .	75
Die Befruchtung und mit ihr verbundene Umstände . . . . .	93
Das Endosperm . . . . .	97
Der Embryo . . . . .	126
<b>Heliotropiaceae</b> . . . . .	128
<i>Heliotropioideae</i> . . . . .	129
Die Antheren . . . . .	130
Der Bau des Gynäceums . . . . .	130
Die Entwicklung und Orientierung der Samenanlagen . . . . .	134
Nuzellus und Archespor . . . . .	135
Die Tetradenteilung und die Embryosackentwicklung . . . . .	138
Befruchtung, Endosperm und Embryo . . . . .	141
<i>Ehretioideae und Cordioideae</i> . . . . .	147
Die Endospermtypen und ihr entwicklungsgeschichtliches Verhältnis zueinander nebst einigen allgemeinen Erörterungen über die Anwendbarkeit von Endospermcharakteren für die Systematik . . . . .	148
Einige systematische Schlüsse . . . . .	167
Literaturverzeichnis . . . . .	168
Tafelerklärung . . . . .	175
Inhaltsverzeichnis . . . . .	176



2



3



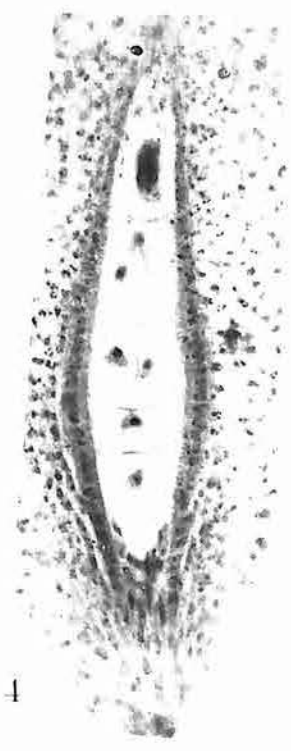
5



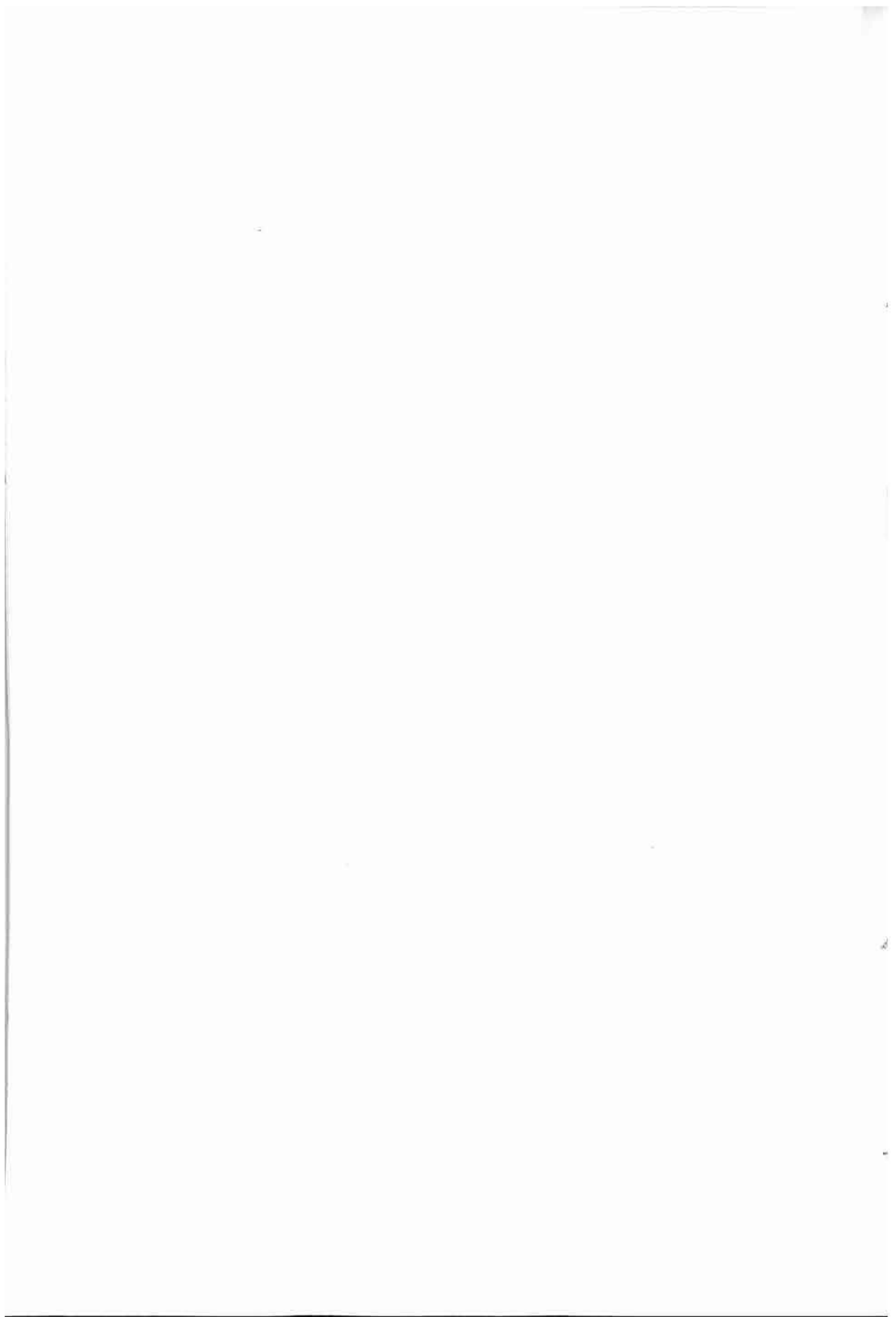
1

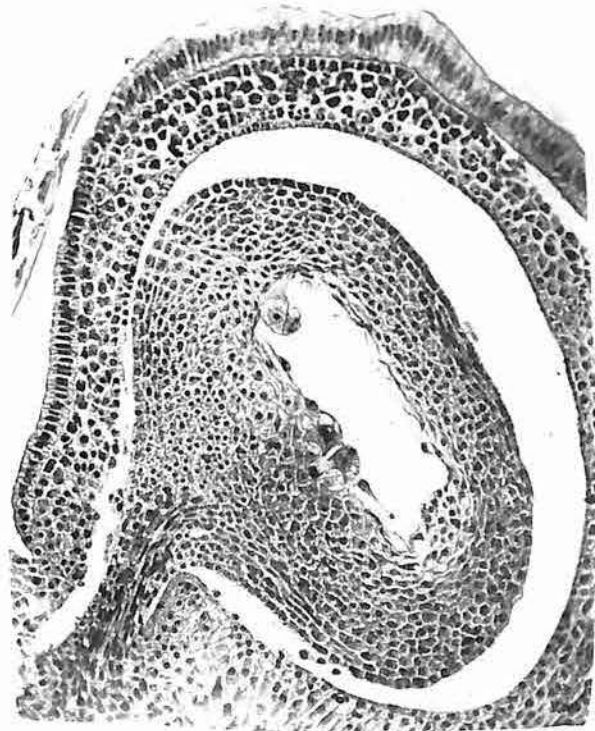
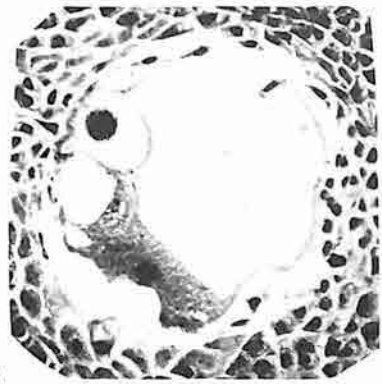
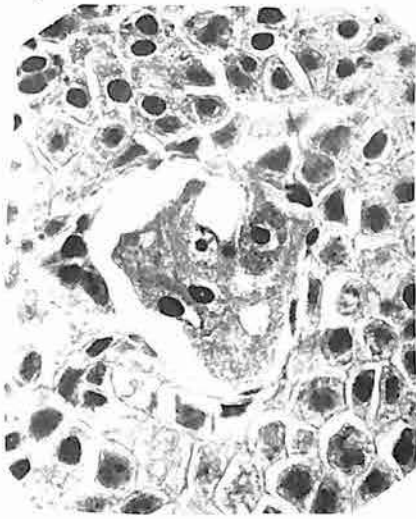
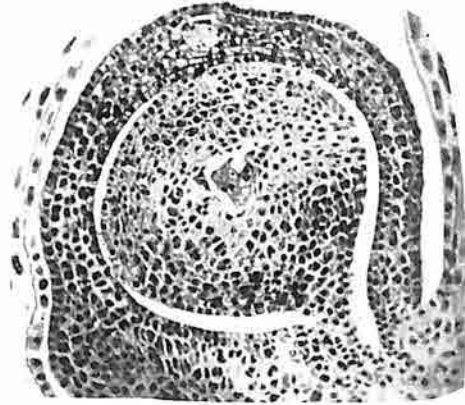


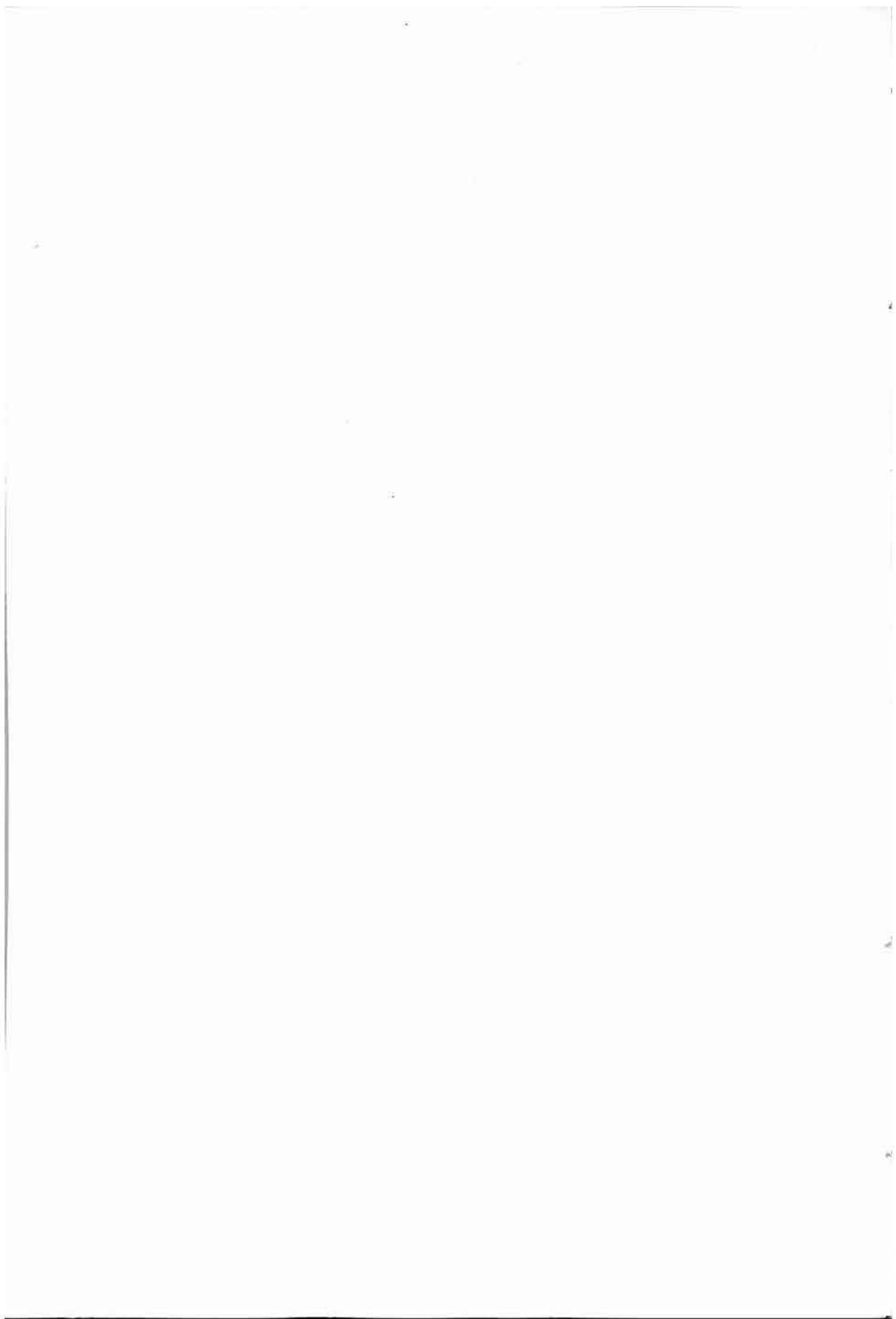
6



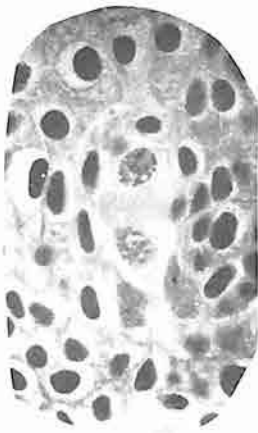
4



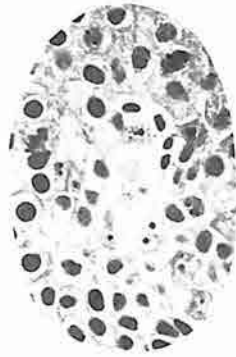








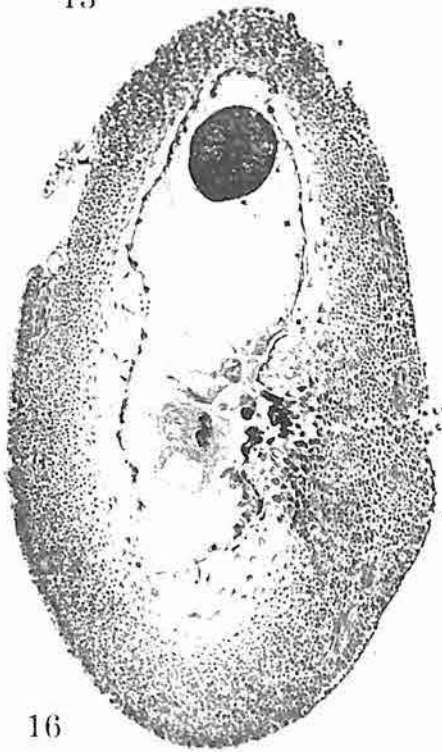
13



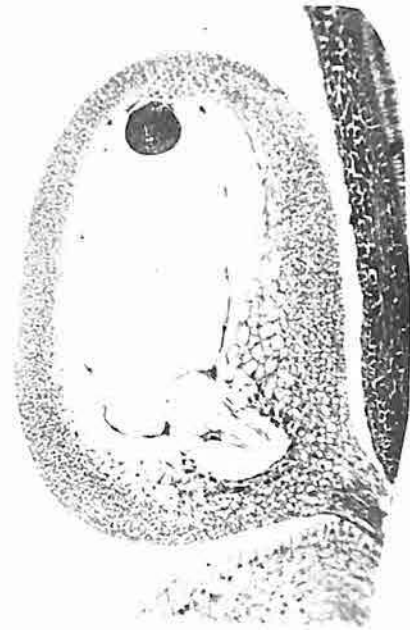
14



15



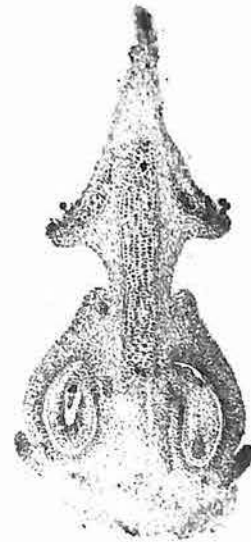
16



17



19



18





**UNAM**

**FECHA DE DEVOLUCIÓN**

El lector se obliga a devolver este libro antes  
del vencimiento de préstamo señalado por el  
último sello



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

