

ZUR ENTWICKLUNGSGESCHICHTE VON GRATIOLA OFFICINALIS L.

von

Ljub. M. Glišić

(Beograd, X-1933)

Mit 20 Zeichnungen im Text

Einleitung

Wenn man die bestehende embryologische Literatur durchsieht wird man finden, daß die Familie der Scrophulariaceen oft zum Gegenstand sehr eifriger und eingehender entwicklungs-geschichtlichen Untersuchungen gemacht worden ist. Es muß aber gleich zugegeben werden, daß die bisherigen Untersuchungen auf eine verhältnismäßig kleine Anzahl der Vertreter dieser artenreichen Pflanzenfamilie, die gegen 2600 Arten umfaßt, beschränkt sind. Viele Arten, Gattungen und selbst Tribus blieben ganz unberührt.

Da die Familie der Scrophulariaceen in Bezug auf die embryologischen Verhältnisse noch mangelhaft untersucht worden ist und da anderseits diese Familie als Entwicklungsherd angesehen werden darf, von welcher die meisten übrigen nahe stehenden Familien der Tubifloren phylogenetisch abzuleiten sind, so schien es mir nicht nur verlockend, sondern auch dringend nötig, die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen auf einige bisher nicht untersuchte Vertreter dieser Familie auszudehnen.

Eine recht große Anzahl der Übereinstimmungen, welche zwischen den Scrophulariaceen und den Lentibulariaceen bestehen, spricht für ihre nähere verwandtschaftliche Beziehungen. Nach Hallier (1901) sind die Lentibulariaceen von den Gratioleen herzuleiten, und zwar von solchen Typen, die dem Ufer- und Wasserleben angepaßt sind, wie: *Hydrotriche*, *Limnophila*, *Limosella* und *Lindernia*.

Die Tribus der Gratioleen umfaßt gegen 40 Gattungen. Diesen sind äußerst wenig embryologische Untersuchungen

gewidmet worden. In der älteren Literatur liegen einige kurze und zum Teil unvollständige Mitteilungen über die Samenentwicklung von *Torenia*-Arten (Merz, 1897; Balicka-Iwanowska, 1899; Löttscher, 1905; Schmid, 1906) und *Scoparia dulcis*) (Balicka-Iwanowska, 1899) vor. Am ausführlichsten behandelt ist die Entwicklungsgeschichte von *Limosella aquatica*. Betreffs der Bildungsweise des Endosperms bei dieser Art haben Samuelsson (1913) und Schnarf (1925) einige kurze Notizen geliefert. Die wichtigste Untersuchung stammt aber von Svensson (1928), welcher sich mit der Entwicklungsgeschichte von *Limosella aquatica* eingehend beschäftigte. Auf alle erwähnten Arbeiten werde ich später zurückkommen. Wenn ich noch hinzufüge, daß Westermaier (1890) in seiner berühmten Abhandlung über die Antipoden der Angiospermen einige Anmerkungen über die „Beschaffenheit der Embryosackwandung im Zusammenhalt mit der Art der Stärkevertheilung“ (nach Behandlung mit Schwefelsäure und Jod) bei *Gratiola officinalis* gemacht hat, und daß Heil (1927) den Bau der reifen Samen bei *Limosella*, *Gratiola*, *Lindernia* und *Chamaeigigas* untersucht hat, habe ich alles angeführt, was meines Wissens bis jetzt über die Samenentwicklung der Gratiolen bekannt geworden ist.

Wenn ich mich entschloß, die Samenentwicklung von *Gratiola officinalis* einer Untersuchung zu unterwerfen und hier ihre, so weit möglich, vollständige Beschreibung folgen zu lassen, hoffte ich in der Embryologie dieser Pflanze, welche der Tribus selbst ihren Namen (Gratiolen) verleiht, auf einige Anhaltspunkte zu stoßen, die bei der Beurteilung der gegenseitigen verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Typen innerhalb der Scrophulariaceen eine gewisse Beachtung finden könnten. Außerdem, suchte ich durch die Berücksichtigung der embryologischen Merkmale der Gratiolen und der nahe stehenden Familie der Lentibulariaceen die Ansicht über ihre genetischen Beziehungen näher zu begründen.

Im Laufe meiner Beobachtungen hat es sich erwiesen, daß die embryologischen Eigentümlichkeiten bei *Gratiola officinalis*, insbesondere die Art und Weise wie sich die Endospermbildung vollzieht, sowohl von denjenigen der übrigen bisher untersuchten

*) Nach Hallier (1903) soll *Scoparia* von den Digitaleen abgetrennt und den Gratiolen angeschlossen werden.

Scrophulariaceen, als auch von denjenigen der nahe verwandten Familien, in einem so hohem Grade abweichen, daß ich mich zur Zeit veranlaßt sehe, von weitergehenden phylogenetisch-systematischen Schlüssen abzusehen. Es müssen daher die entwicklungs-geschichtlichen Untersuchungen über eine viel größere Anzahl der Gattungen und Arten, als die bisher untersuchten, ausgedehnt werden, um die Lücken in unseren bisherigen Kenntnissen auszufüllen und somit einige sichere Schlüsse zu erlauben.

Das Material zu vorliegender Untersuchung wurde größtenteils den in der Natur wildwachsenden, aus verschiedenen Lokalitäten (Umgebung von Kraljevo und Beograd) stammenden Pflanzen entnommen; zum Teil stammt es aus dem Botanischen Garten der Universität zu Beograd. Das Material wurde zu verschiedenen Zeiten gesammelt, um möglichst viele Entwicklungsstadien zu erhalten. Die Fixierungen wurden am Standort der Pflanze gemacht. Günstige Resultate erhielt ich bei Anwendung des Bouin'schen Pikro-Formols und des Carnoy'schen Alkohol-Eisessigs. Die 10—20 μ dicken Mikrotomschnitte (je nach dem Alter der Stadien) wurden mit Heidenhain's Eisenhämatoxylin gefärbt und nach Bedarf mit Eosin BA extra nachgefärbt.

Megasporen- und Embryosackbildung

Aus Querschnitten durch den Fruchtknoten ergibt sich, daß er aus zwei Fruchtblättern gebildet wird und zweifächerig ist. In jedem Fruchtfache kommt eine überaus große Anzahl der tenuinuzellaten Samenanlagen vor, die am Rande der Fruchtblätter befestigt und dicht aneinander gedrückt sind. Hinsichtlich des Fruchtknotenbaues, der Plazentation und der Organisation der Samenanlagen stimmen die Verhältnisse bei *Gratiola officinalis* mit denjenigen der meisten Scrophulariaceen gut überein.

Die Samenanlagen treten als kleine Gewebehöcker auf der Plazenta hervor. Sie wachsen und strecken sich zuerst gerade in die Fruchtknotenöhhlung hinein; sehr bald findet aber ihre anatrophe Umbiegung statt. Bei beginnender Biegung sind die ersten Andeutungen des einzigen Integumentes zu beobachten.

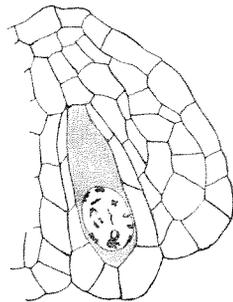


Abb. 1

Auf der frühesten Entwicklungsstufe der Samenanlage läßt sich das einzellige Archespor unter der Epidermis des Nuzellus von den benachbarten Zellen deutlich unterscheiden. Diese Zelle tritt durch ihre Größe und Plasmareichtum und besonders durch einen vergrößerten Kern und Kernkörperchen und stärkere Färbbarkeit hervor.

Wenn wir die weitere Entwicklung der Archesporzelle verfolgen, finden wir, daß sie einen immer größeren Teil des Nu-

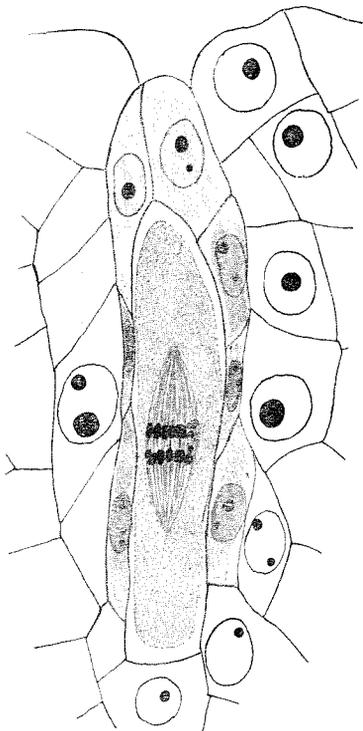


Abb. 2

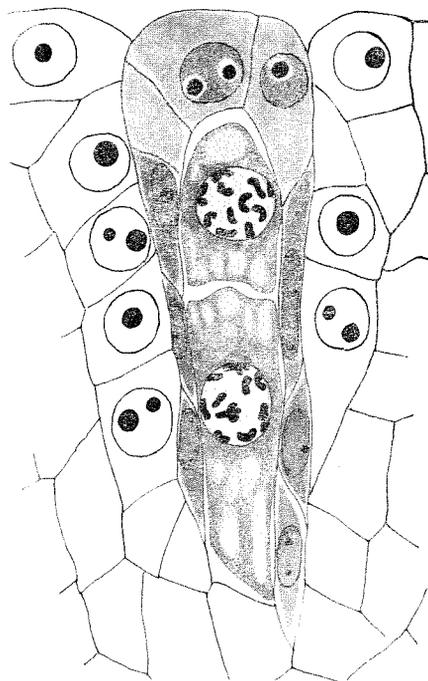


Abb. 3

zellus einnimmt und, ohne irgendeine Deckzelle abzusondern, direkt in die Embryosackmutterzelle übergeht. Diese ist somit syndermal im Sinne Dahlgren's (1928).

Die weitere Entwicklung der Embryosackmutterzelle verläuft nach dem üblichen wohlbekannten Schema. Der Kern zeigt charakteristische Prophasenstadien, die eine Reduktionsteilung kennzeichnen. In Abb. 1 ist ein Längsschnitt durch die Samenanlage dargestellt; wenn das Integument in die Höhe des

Nuzellusscheitels gelangt ist, ist der Kern der Embryosackmutterzelle ins Stadium der Diakinesis eingetreten. Durch zwei aufeinanderfolgende Teilungsschritte, denen Wandbildungen folgen, werden vier Megasporen gebildet. Die heterotypische Kernspindel stellt sich immer in die Längsrichtung des Nuzellus ein, wie dies aus der Abb. 2 deutlich hervorgeht. Es entstehen somit zwei übereinander gelagerte Dyadenzellen (Abb. 3). Bemerkenswert ist, daß auf dieser Entwicklungsstufe der Samen-

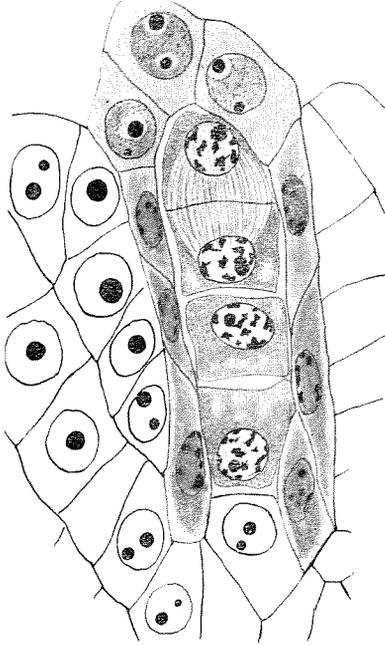


Abb. 4



Abb. 5

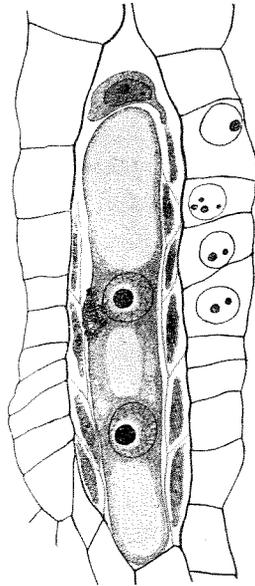


Abb. 6

anlage die Pollenkörner in ihrer Ausbildung weit voraus sind (Proterandrie). Bei der darauf folgenden homoiotypischen Teilung werden die beiden Dyadenzellen quergeteilt, wodurch vier in einer Längsreihe liegende Tetradenzellen entstehen (Abb. 4). Auffallend ist, daß die Teilungsvorgänge in den Dyadenzellen nicht gleichen Schritt halten und ein bestimmter Zeitunterschied vorhanden ist. Es macht sich in der mikropylar gelegenen Dyadenzelle eine gewisse Verzögerung bemerkbar. Diese Verspätung ist vermutlich mit der später eintretenden Degeneration und Auflösung der beiden mikropylaren Tetradenzellen in Zusammenhang zu bringen.

Von den vier so entstandenen Megasporen entwickelt sich immer die unterste, welche der Chalaza am nächsten steht, weiter. Sie wächst zum Embryosack aus, während die drei oberen gleich nach ihrer Entstehung der Degeneration und Auflösung anheimfallen und sehr früh von der chalazalen heranwachsenden Megaspore verdrängt werden. In Abb. 5

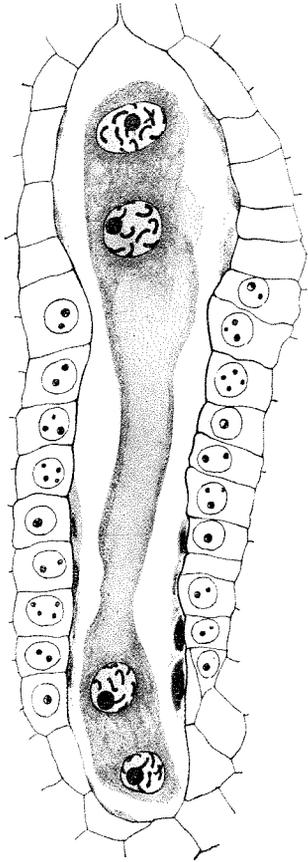


Abb. 7

sind die Tetradenzellen dargestellt, von denen die drei oberen noch als degenerierte, stark farbenspeichernde Massen, welche die chalazale im Wachstum begriffene Megaspore überdecken, zu sehen sind.

Der Keimung der chalazalen Megaspore folgt ihre beträchtliche Zunahme an Länge und Breite. Bei ihrer Streckung werden die drei degenerierten Megasporen zur Seite verschoben. In Zusammenhang mit der weiteren Entwicklung des jungen Embryosackes beginnen die umliegenden, lateral gelegenen Nuzelluszellen deutliche Degenerationszeichen aufzuweisen. Bald erscheinen diese in ihrer Gesamtheit als zusammengedrückte, ausgezogene und abgeplattete Zellen, die durch stärkere Färbbarkeit hervortreten; an älteren Stadien sind von ihnen nur noch einige Membranfetzen an den Seiten des basalen Teiles des Embryosackes sichtbar.

Die Entwicklung der chalazalen Megaspore zum achtkernigen Embryosack erfolgt nach dem Normaltypus

Nachdem diese Zelle durch Wachstum mit den Zellen des Nuzelluscheitels in Berührung gekommen ist, schickt sich der primäre Embryosackkern zur Teilung an. Die beiden Tochterkerne weichen auseinander, und die zentrale Vakuole tritt zwischen ihnen auf (Abb. 6). Diese Vakuole entsteht durch Zusammenfließen der beiden polar gelegenen Vakuolen, die im Einkernstadium zu sehen sind (Abb. 5). Am Ende des Zweikernstadiums findet ein

gewaltiges Wachstum des Sackes in die Länge statt; dieser durchbricht den Nuzellusscheitel und dringt weit in den Mikropylkanal hinein. Nun grenzt der junge Embryosack unmittelbar an die Innenepidermis des Integumentes, dessen plasmareiche und radial gestreckte Zellen zu dieser Zeit deutlich als Mantelschichte zu unterscheiden sind. Die beiden Kerne des Sackes nehmen die entsprechende Pole ein, wo auch die Hauptmenge des Zytoplasmas angesammelt ist. Währenddessen hat sich die zentrale Vakuole bedeutend vergrößert und fast den ganzen Raum zwischen den beiden Kernen ausgefüllt. Es folgen dann zwei weitere Teilungsschritte, welche in der bekannten Weise über das Vierkernstadium (Abb. 7) zum Achtkernstadium führen.

Der Embryosack befindet sich, wie meist üblich, nur sehr kurze Zeit in dem achtkernigen undifferenzierten Stadium. Die Vierergruppen in den Polen des Sackes liefern in gewöhnlicher Weise einen normalen Ei- bzw. Antipodenapparat (Abb. 8). Die beiden Polkerne liegen ziemlich lange nebeneinander, ohne zu verschmelzen, vereinigen sich aber immer zum sekundären Embryosackkern, ehe die Befruchtung stattfindet.

Die Synergiden zeigen deutliche hakenförmige Leistenbildungen. Die drei Antipoden nehmen eine wechselnde Lage zueinander ein; bald liegen sie in einer Längsreihe, bald im Dreieck. Sie fallen sehr früh der Degeneration anheim, bleiben aber im degenerierten Zustande lange nach der Befruchtung bestehen, und ihre Reste sind noch in halbreifen Samen unterhalb der basalen Endospermzelle nachweisbar.

Der fertiggebildete Embryosack nimmt die für die meisten Scrophulariaceen charakteristische Form an. Der größte von der

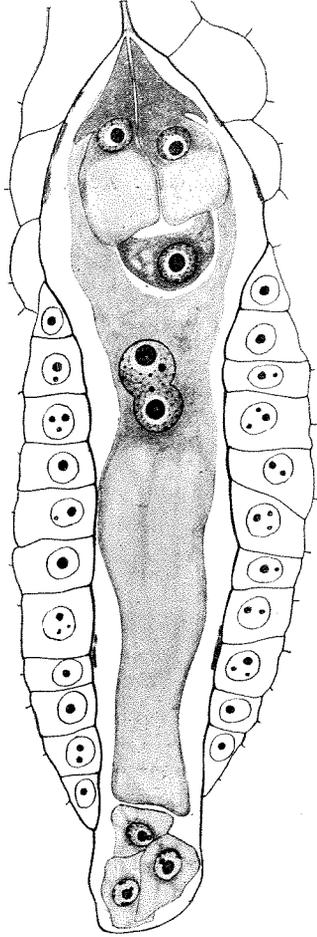


Abb. 8

Mantelschichte umhüllte Teil ist schmal und ausgezogen; oberhalb der Mantelschichtezone sieht man eine unbedeutende vordere (mikropylare) Erweiterung, in der der Eiapparat liegt. Diese Erweiterung ist auf Kosten der umliegenden Zellen des Integumentes entstanden, die an den Seiten des Embryosackes als degenerierte Reste eine kurze Zeit bestehen bleiben und bald darauf völlig aufgelöst werden. Der ganze Embryosack besitzt eine langgestreckte und mäßig gebogene Form.

In der Chalazagegend findet man einen scharf hervortretenden Gewebekomplex, der sich durch stärker verdickte und lichtbrechende Zellwände deutlich von den benachbarten Zellen unterscheidet. Ohnedies zeichnen sich die Zellen dieser Gruppe durch reichlicheren Inhalt und lockere Chromatinstruktur der Kerne aus. Dieses Gewebe kann wohl als ein Hypostasengewebe im Sinne van Thiegem's betrachtet werden.

In einigen Fällen habe ich zwei nebeneinander liegende Embryosackmutterzellen in ein und derselben Samenanlage feststellen können. Solche Samenanlagen waren bedeutend größer und stets von einem gemeinsamen Integument umgeben. Jede der beiden Embryosackmutterzellen war dabei mit eigener Nuzellusepidermis versehen, so daß es sich hier offenbar nicht um zweizelliges Archespor, sondern um zwei zusammengewachsene Ovularhöcker handelte. Ein einziges Mal habe ich in solchen Zwillingesnuzelli zwei fertiggebildete Embryosäcke gesehen.

Endospermbildung

Den Befruchtungsakt selbst habe ich nicht verfolgen können. Daß die Ei- und Doppelbefruchtung in normaler Weise erfolgten, ergab sich aus der häufig beobachteten Doppelzahl der Kernkörperchen im befruchteten Eikern, sowie aus dem Vorhandensein einer recht hohen Chromosomenzahl im Endosperm, welche sich unschwer als triploid schätzen ließ. Außerdem war in sämtlichen beobachteten Fällen, wo die Endosperm- und Embryoentwicklung begonnen hatte, eine der Synergiden zerstört, und es gelang, degenerierte Reste von dem Pollenschlauch sowohl in der Nähe des Mikropyleneinganges als auch in dem Mikropylenkanal deutlich durch Eosinfärbung nachzuweisen (Porogamie). Die andere Synergide bleibt längere Zeit erhalten, auch dann noch, wenn die Bildung des Endosperms weit vorgeschritten ist.

Die Ausbildung des Endosperms eilt der Embryoentwicklung bedeutend voraus. Das Endosperm ist bei *Gratiola officinalis* von

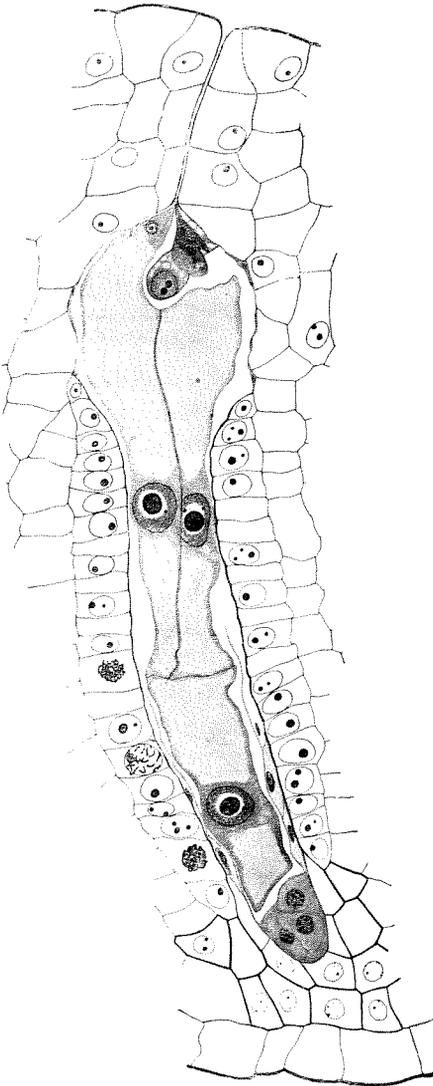


Abb. 9

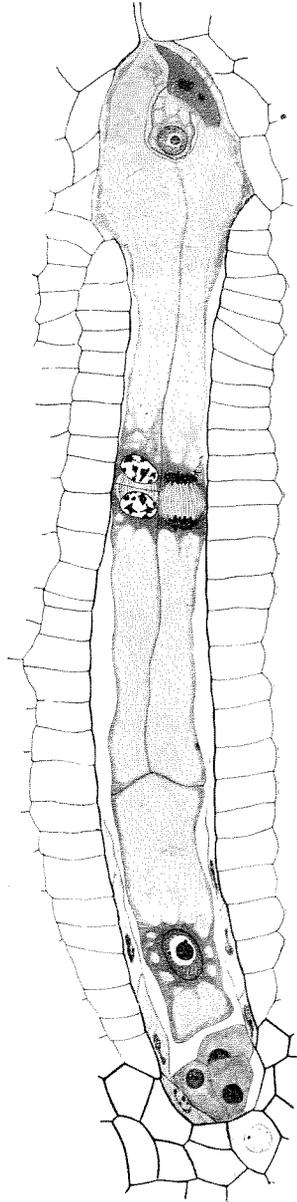


Abb. 10

Anfang an zellular. Die erste Kernteilung des sekundären Embryosackkernes wurde mehrmals angetroffen. Sie vollzieht sich

unter Ausbildung einer quergestellten Teilungswand, und die Endospermanlage wird auf diese Weise in zwei primäre Endospermkammern zerlegt: eine größere mikropylare und eine kleinere chalazale. Aus Abb. 9 und 10 geht deutlich hervor, wie die erste Teilungswand verlief.

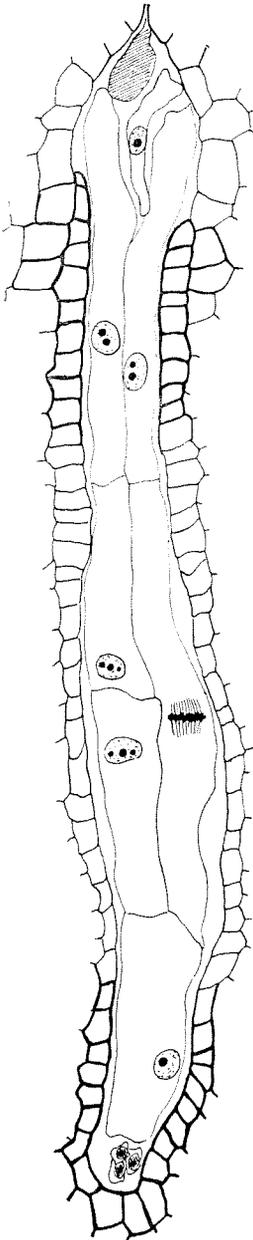


Abb. 11

Von den beiden so entstandenen Endospermkammern nimmt in der Regel die chalazale keinen Anteil mehr an der Bildung des Endosperms und bleibt während der folgenden Entwicklungsstadien ungeteilt und einkernig. Beim zweiten Teilungsschritt wird nur die mikropylare Kammer unter Ausbildung einer längs verlaufenden Teilungswand, die zur ersten Querwand winkelrecht angelegt wird, in zwei nebeneinander liegende Längszellen geteilt. Das sich so ergebende Stadium ist in Abb. 9 dargestellt, in welcher uns auch die befruchtete Eizelle mit noch unverschmolzenen Kernkörperchen und die beiden Synergiden, davon die rechte in Auflösung begriffen, auffallen.

Die dritte Teilung bei der Endosperm-bildung erfolgt in den beiden mikropylaren schlauchförmigen Zellen; sie verläuft transversal, und dadurch werden zwei zweizellige Etagen gebildet. Nach diesem Teilungsschritte besteht somit der junge Endospermkörper aus fünf Zellen; zu unterst liegt die einkernige basale Endospermzelle, darüber sind vier in zwei Paaren gelagerte Zellen. Zwischen den beiden Zellen des oberen Paares beginnt sich die langsam wachsende Oospore einzudrängen. An der Chalaza sind die Antipodenreste zu vermerken. Ein solches Fünfzellstadium ist in Abb. 10 wiedergeben; die beiden Kerne sind in Teilung begriffen, in der linken Zelle sind die Tochterkerne schon abgegrenzt und die Plasmateilung durchgeführt. Die vierte Teilung ist ebenfalls eine Quertei-

lung; durch sie werden die beiden Zellen des unteren Paares querteilt. Die Kernteilungen setzen in beiden Zellen nicht simultan ein (Abb. 11), und folglich stehen die Querwände nicht in derselben Höhe.

Nach der Beendigung der letzterwähnten Teilungen erfahren nun die beiden Zellen des mikropylaren Paares ebenfalls eine Querteilung (Abb. 12). Die Kernteilungen gehen auch in diesen Zellen zu ungleicher Zeit von statten, was zur Folge hat, daß die Teilungswände nicht in dieselbe Höhe zu liegen kommen. Die beiden Querwände befinden sich kurz unterhalb des oberen Randes der Mantelschichte, in einer Region, die von den Zellen der Mantelschichte umgeben ist, die sich durch stark verdickte Zellwände auszeichnen. Der Embryoschlauch ist zu dieser Zeit in die Länge gewachsen und schon in die Höhe der Kernteilungsbilder gelangt.

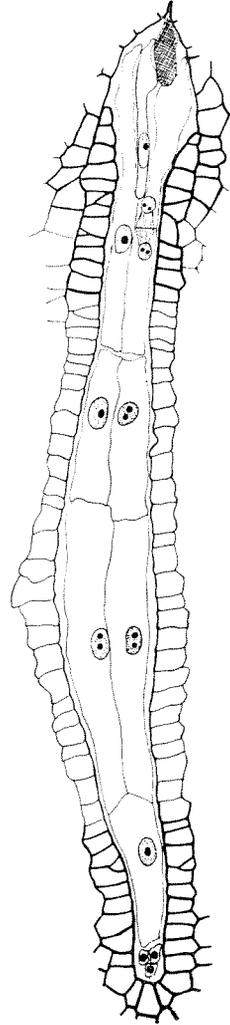


Abb. 12

Durch die zwei letztgenannten Teilungsschritte wird die Zahl der zweizelligen Etagen auf vier erhöht. Insgesamt sind neun Endospermzellen vorhanden; zu unterst liegt die unpaarige basale Endospermzelle, darüber sind vier Etagen aus je zwei Zellen. Im weiteren Verlauf der Endospermbildung wird die Anzahl der Zellpaare durch wiederholte Querteilungen immer größer (Abb. 13 und 14). Die befruchtete Eizelle hat sich währenddessen zu einem ungewöhnlich langen Schlauche verlängert, der von der Mikropylengende schnurgerade zwischen den Zellpaaren hineinwächst und tief im Endosperm zu liegen kommt.

Die Reihenfolge, in der weitere Teilungswände entstehen, habe ich nicht im einzelnen verfolgt. Im allgemeinen ist es weiterhin nicht möglich, eine bestimmte Regelmäßigkeit in der Entstehung der Teilungswände wahrzunehmen, trotzdem läßt sich noch eine zeitlang an weit

vorgeschrittenen Endospermstadien die ursprüngliche Anordnung von zwei Längsreihen beobachten.

Auf dem in der Fig. 15 abgebildeten Stadium lassen sich sehr charakteristische Formveränderungen des Endospermkörpers erkennen. Das Endospermgewebe ist in drei deutliche Abschnitte

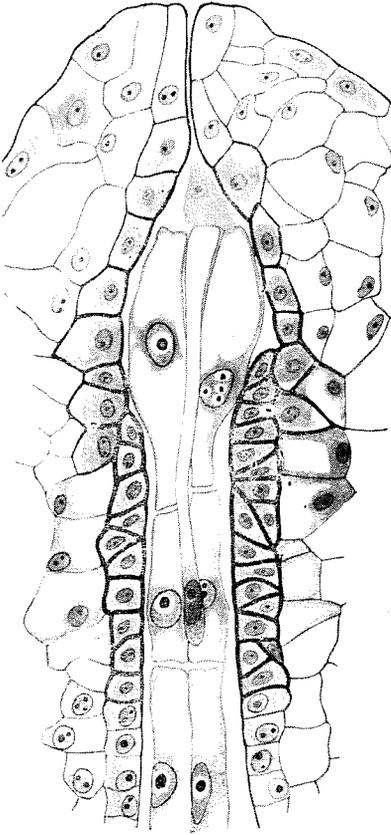


Abb. 13

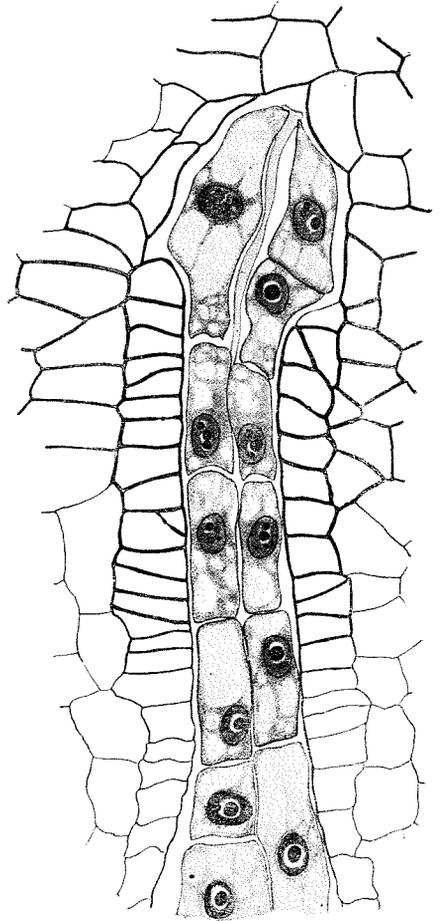


Abb. 14

gegliedert, die ich als mikropylares, zentrales (eigentliches) und chalazales Endosperm bezeichnen kann. Wie schon erwähnt, zeichnen sich die Zellen der Mantelschichte am oberen und unteren Ende durch stark verdickte Zellwände aus. Dadurch ist in diesen Regionen dem Zuwachs des Endosperms ein Hindernis ge-

boten, was auf Wachsen und Form des Endosperms einen gewissen Einfluß ausübt. Die Hauptmasse des Endosperms bildet sich daher im mittleren Teile aus, der von den dünnwandigen Zellen der Mantelschichte umschlossen ist. Hier treten lebhaftere Teilungen ein. Die Volumenzunahme äußert sich hauptsächlich als eine Breitenzunahme des eigentlichen Endospermkörpers, so daß dieser Gewebekörper bald eine mehr ovoide Form annimmt. Bei zunehmender Größe erfahren die Zellen der Mantelschichte antikline Teilungen, allmählich aber macht sich ein Zusammenrücken auf die Zellen der Mantelschichte bemerkbar und diese Zellen erfahren dadurch eine Längsausdehnung und Abplattung. In späteren Stadien sind diese Zellen als dünne, dem Endosperm dicht aufgelagerte Haut zu unterscheiden.

Das mikropylare Endosperm umfaßt die vordere Erweiterung um den ehemaligen Eiapparat — welche sich unterdessen nicht wesentlich vergrößert hat — und die Region, welche von der Mantelschichte mit stark

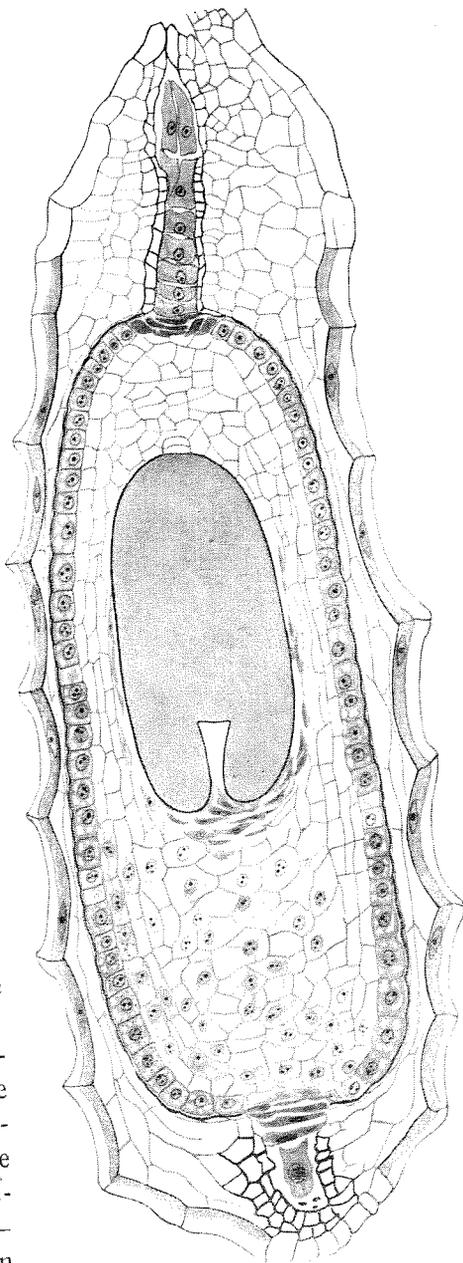


Abb. 15

verdickten Zellwänden umgeben ist. Dieser Abschnitt des Endosperms ist von Endospermzellen ausgefüllt, die deutlich in zwei Längsreihen angeordnet sind (Abb. 16). Durch einige Querteilungen wird die Etagenzahl auf 6—8 erhöht; die beiden ursprünglichen Zellen in der vorderen Erweiterung werden desgleichen quergeteilt. Die Zellen dieses Endospermabschnittes zeichnen sich durch Plasmareichtum und stärkere Färbbarkeit aus.

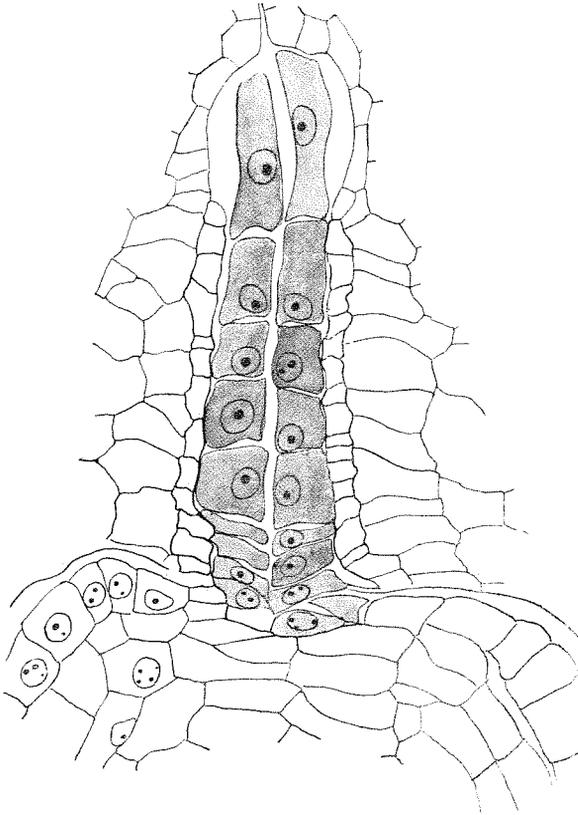


Abb. 16

Das chala-
zale Endosperm
umfaßt die basale
Endospermzelle,
die ebenfalls von
den Zellen der
Mantelschichte
mit stark ver-
dickten Zellwän-
den umhüllt ist.
In der Regel fin-
det hier keine
Zellvermehrung
statt, so daß die-
ser Endosperm-
abschnitt mei-
stens nur auf die
basale Endo-
spermzelle be-
schränkt ist.

Zwischen den
inneren und pe-
ripher gelegenen
Zellen des eigent-
lichen (zentralen)
Endosperms
macht sich in

weit vorgeschrittenen Stadien ein deutlicher Unterschied bemerkbar. Die peripheren bilden eine Schicht von kubischen Zellen, die plasmareich und dicht mit eiweißartigen Reservestoffen ausgefüllt sind; die inneren sind dagegen plasma- und inhaltsärmer, ihre Form unregelmäßiger. Der Embryo, an welchem die beiden Kotyledonen und Plumula ausdifferenziert sind, nimmt einen großen Raum

ein. Mit dem Wachsen des Embryo nimmt der Reichtum an Plasma der benachbarten Endospermzellen ab, und diese fallen der Degeneration und Auflösung anheim, besonders diejenigen welche an die Kotyledonenspitzen grenzen. Am oberen und unteren Ende des zentralen Endosperms sind einige degenerierte Zellen zu sehen. Dadurch wird das zentrale Endosperm ganz von dem mikropylaren und chalazalen abgegrenzt.

Mit dem Wachsen des Embryo und Endosperms wird das Integumentgewebe, welches zwischen der Innen- und Außenepidermis des Integumentes liegt, allmählich inhaltsärmer. Bei der

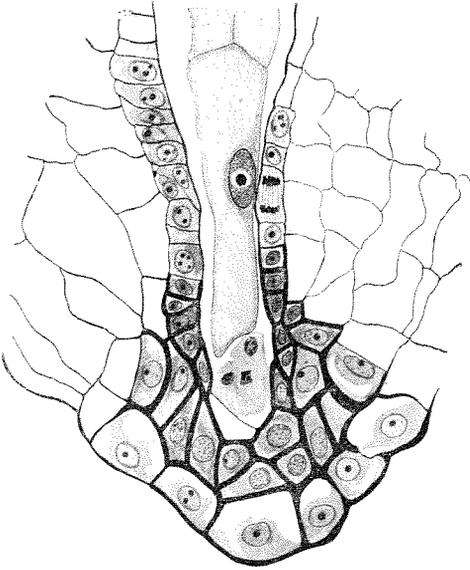


Abb. 17

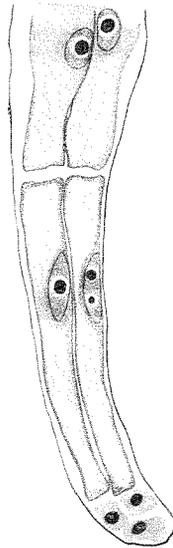


Abb. 18

Samenreife sind Zellbegrenzungen in diesem Gewebe sowie in der Mantelschichte größtenteils nicht mehr oder kaum zu unterscheiden. Diese Zellen werden stark ausgedehnt und abgeplattet und als dünne Haut dem Endosperm dicht aufgelagert. Die äußere Epidermis bleibt lange erhalten. Ihre Zellen erfahren sehr charakteristische Formumwandlung unter gleichzeitiger Ausbildung der Membranverdickungen.

Keine von den Endospermzellen, weder die basale noch die mikropylaren, sind als eigentliche Haustorialbildungen, welche an die wohlbekannten entsprechenden Haustorialbildungen bei den

übrigen Scrophulariaceen erinnern könnten, zu bezeichnen. Auf welche Weise die Nährstoffe dem heranwachsenden Endosperm zuströmen, und inwieweit die basale Endospermzelle und die mikropylaren Zellen an der Ernährung des Endosperms Anteil nehmen, diese Frage lasse ich vorläufig offen. Die Verhältnisse bei *Gratiola officinalis* weichen von denjenigen der übrigen Scrophulariaceen

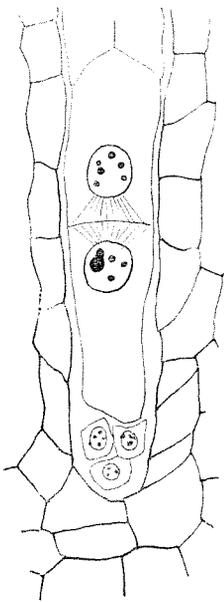


Abb. 10

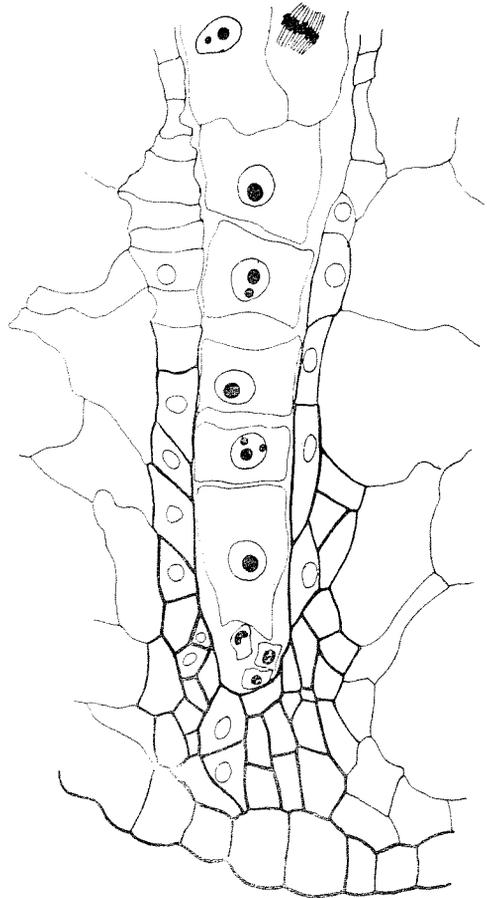


Abb. 20

sehr ab, und es würde verfrüht sein, hier näher darauf einzugehen, bevor die Samenentwicklung einer größeren Zahl der Arten bekanntgeworden ist.

An dieser Stelle mögen auch einige Abweichungen, die sich in der chalazalen Region des Endosperms beobachten ließen, Er-

wählung finden. Wie schon oft betont, gibt es an der Chalaza in der Regel nur eine einzige, einkernige basale Endospermzelle (Abb. 17). Daß diese Zelle manchmal längsgeteilt angetroffen werden kann, geht aus der Abb. 18 deutlich hervor. Ob diese Teilung aber gleichzeitig mit der Längsteilung der mikropylaren Endospermkammer, beim zweiten Teilungsschritte des Endosperms, oder nachträglich vor sich geht, bin ich leider nicht in der Lage zu entscheiden. Eine derartige Verdoppelung der basalen Endospermzelle stellt einen äußerst seltenen Ausnahmefall dar, den ich in meinen Präparaten nur einige Male zu beobachten Gelegenheit hatte.

Von speziellem Interesse müßte es sein, hier noch auf ein überaus interessantes und vom Bauplan der übrigen Scrophulariaceen ganz abweichendes Verhalten hinzuweisen, das bei *Gratiola officinalis* ausnahmsweise festgestellt wurde. Es erfährt nämlich die basale Endospermzelle wiederholte Querteilungen, so daß 4—6 in einer Längsreihe angeordnete Endospermzellen entstehen. In der Abb. 19 und 20 ist ein solcher Fall dargestellt.

Diese Abweichungen von dem normalen Entwicklungsverlauf scheinen mir von einer gewissen Bedeutung zu sein, insofern, als sie, für phylogenetische Zwecke ausgewertet werden können. Leider stehen die bei *Gratiola officinalis* beobachteten Tatsachen nicht nur innerhalb der Scrophulariaceen, sondern auch innerhalb des weiteren Verwandtschaftskreises isoliert da. Wie erwähnt, sind die Scrophulariaceen in bezug auf die Samenentwicklung noch sehr mangelhaft bekanntgeworden; infolgedessen erscheinen weitere embryologische Untersuchungen einer größeren Zahl der Arten überaus wünschenswert. Es werden höchst wahrscheinlich noch mehr Endospermtypen und -modifikationen angetroffen und voraussichtlich eine vollständigere Serie der Endospermtypen gewonnen werden, die auf einige wichtige morphologische und phylogenetisch-systematische Fragen mehr Licht werfen könnten.

Schlußfolgerungen

Im Anschluß an meine oben dargestellten Beobachtungen bei *Gratiola officinalis* möchte ich die bei den übrigen Gratioleen festgestellten Angaben über die Samenentwicklung zum Vergleiche heranziehen und gleichzeitig auf einige genetische Beziehungen aufmerksam machen.

1) In der Gynäzeummorphologie macht sich ein wichtiger Unterschied zwischen *Gratiola officinalis* und *Limosella aquatica* bemerkbar. Während der Fruchtknoten bei *Gratiola*, wie üblich bei den Scrophulariaceen, zweifächerig ist, sind die Scheidewände bei *Limosella*, wie Svensson (1928) in seiner Arbeit klar hervorgehoben hat, in extremen Fällen auf unbedeutende Wälle in der Gynäzeumbasis reduziert, so daß der Fruchtknoten einfächerig erscheint und die Plazenta den Charakter einer freien Plazenta annimmt. Die Befunde Svensson's sind von einer gewissen systematischen Bedeutung insofern, als in dem Vorkommen einer freien Zentralplazenta bei der *Limosella* die Annahme einer engeren phylogenetischen Beziehung zwischen den Scrophulariaceen und Lentibulariaceen eine gute Stütze gewinnt. Bekanntlich ist die Abgrenzung der Lentibulariaceen von den Scrophulariaceen hauptsächlich auf Grund der Gynäzeummorphologie durchgeführt; in dem Vorkommen einer freien Zentralplazenta bei den Lentibulariaceen wollte man ein Unterscheidungsmerkmal zwischen den beiden Familien sehen. Das Vorkommen einer freien Zentralplazenta bei *Limosella* zeigt, daß diesem Unterscheidungsmerkmal keine große Bedeutung zukommt und spricht eher dafür, daß die Lentibulariaceen ihren Ursprung von den Gratiolen genommen haben.

2) Von besonderem Interesse ist die Tatsache, daß sich *Torenia*-Arten in der Ausgestaltung des Embryosackes¹⁾ wesentlich von derjenigen bei *Limosella* und *Gratiola* unterscheiden. Merz (1897) und Balicka-Iwanowska (1899) stellten für *Torenia* fest, daß der Embryosack aus der Mikropyle herauswächst und sich dem Funikulus (dem funikulären Nährgewebe) anlegt. Lötšcher (1905) untersuchte zwei nicht näher bestimmte *Torenia*-Arten und fand, daß der Embryosack bei der einen desgleichen aus der Mikropyle hervorwächst, während er bei der anderen nur selten die Mikropylenmündung erreicht. Eine ähnliche Erscheinung gibt Balicka-Iwanowska (1899) für *Scoparia dulcis*²⁾ an, mit dem einen Unterschied, daß der Embryosack hier mit dem plazentären Gewebe in Berührung kommt. Dagegen konnte ein derartiges Verhalten des Embryosackes

¹⁾ Es könnte sich hier vielleicht nicht um den Embryosack, sondern um die mikropylaren Haustorialbildungen handeln.

²⁾ Siehe die Fußnote an der Seite 130.

weder von Svensson bei *Limosella aquatica* noch von mir bei *Gratiola officinalis* beobachtet werden.

Diese aber bei *Torenia* und *Scoparia* festgestellten Tatsachen stehen innerhalb der Scrophulariaceen nicht ganz isoliert da. Nach Weiss (1932) verlängert sich das Mikropylarhaustorium bei *Veronica*-Arten (aus der Gruppe Megasperma) in der Richtung zur Mikropyle und legt sich dem Funikulus an. Meine Beobachtungen (1932) haben gezeigt, daß bei *Lathraea squamaria* das Mikropylarhaustorium aus der Mikropyle herauswächst. Insbesondere aber kommt innerhalb der nahe verwandten Familie der Lentibulariaceen eine Anzahl derartiger Fälle vor. Von mehreren Forschern (Merz, 1897; Lang, 1901; Merl, 1915; Wyllie and Yoccom, 1923) wurde darauf aufmerksam gemacht, daß bei den Utricularieen der Embryosack aus der Mikropyle herauswächst und sich dem funikulären (*Polypompholyx*) oder dem plazentären (*Utricularia*) Nährgewebe anlegt, und ihm die nötigen Nährstoffe entzieht. Es sei aber hier darauf hingewiesen, daß unter den Lentibulariaceen (Utricularieen) *Pinguicula* und *Genlisea* diejenigen Gattungen sind, welche sich in der Ausgestaltung des Embryosackes ähnlich wie *Limosella* und *Gratiola* verhalten, d. h. jene wie diese weisen kein Austreten des Embryosackes aus der Mikropyle auf.

3) Die Übereinstimmungen zwischen *Torenia*, *Scoparia*, *Limosella* und *Gratiola* lassen sich weiterhin darin nachweisen, daß bei allen diesen Gattungen ein ausgeprägtes Hypostasengewebe vorkommt. Ein ähnliches Gewebe ist bei *Gratiola* auch am mikropylaren Ende (Epistasengewebe), wenigstens in späteren Entwicklungsstadien, zu beobachten. Ob etwas derartiges bei *Limosella* vorkommt, geht aus der Darstellung Svensson's nicht hervor. Die beiden übrigen Gattungen, *Torenia* und *Scoparia*, zeichnen sich, wie erwähnt, dadurch aus, daß ihr Embryosack (= mikropylare Haustorialbildungen) aus der Mikropyle herauswächst und sich dem Funikulus (*Torenia*) oder der Plazenta (*Scoparia*), dem sich dort befindenden Nährgewebe, anlegt. Infolgedessen findet man bei diesen Gattungen in der Mikropylarenregion kein Epistasengewebe.

Ähnlich wie *Gratiola* verhalten sich die Utricularien-Gattungen *Pinguicula* und *Genlisea*; wie *Torenia* besitzt *Polypompholyx* das funikuläre, und wie *Scoparia* zeichnet sich *Utricularia* durch ein plazentäres Nährgewebe aus. Auch bei vielen

anderen Scrophulariaceen aus den Unterfamilien der Pseudosolanoideen und Antirrhinoiden wurde das Vorkommen des Epi- und Hypostasengewebes festgestellt.

Das Vorkommen und die Lage dieser Gewebe dürften, m. E. in systematischer Hinsicht von Bedeutung sein, da die charakteristische Ausgestaltung des Embryosackes mit der Ausbildung derselben in einer gewissen Beziehung zu stehen scheint. Bemerkenswert ist, daß in allen jenen Fällen, wo das extraovulare Nährgewebe vorkommt, auch das Herauswachsen des Embryosackes aus der Mikropyle nachgewiesen wurde. Auf Grund dieser Tatsachen könnte man zu der Auffassung kommen, daß diese morphologischen Eigentümlichkeiten, die den erwähnten Gattungen gemeinsam sind, an ihre nahen phylogenetischen Beziehungen gebunden sind. Die ähnliche Bildungsweise des Embryosackes bei den Scrophulariaceen und Lentibulariaceen dürfte ein Merkmal sein, das bei der Besprechung ihrer genetischen Zusammenhänge in Betracht kommen könnte.

4) Das Endosperm ist bei *Scoparia*, *Torenia*, *Limosella* und *Gratiola*, wie bei allen übrigen Scrophulariaceen *ab initio* zellular. Die drei letzterwähnten Gattungen stimmen, was die beiden ersten Teilungsschritte anbelangt, völlig überein. Nach der ersten Querwand kommt es zur Zellteilung nur in der mikropylaren Endospermkammer, welche durch eine Längswand in zwei nebeneinander liegende Zellen geteilt wird. Die chalazale Endospermkammer nimmt an der Weiterbildung des Endosperms keinen Anteil und bleibt ungeteilt und einkernig. Wie der dritte und weitere Teilungsschritte bei *Torenia*-Arten verlaufen, geht aus der Darstellung von Balicka-Iwanowska nicht hervor. Dagegen sind wir über die Art der Endospermbildung bei *Limosella aquatica* durch kleine Notizen von Samuelsson (1913) und Schnarf (1925) und insbesondere durch die ausführliche Untersuchung von Svensson (1928) genau unterrichtet.

Was den dritten Teilungsschritt betrifft, so macht sich ein Unterschied zwischen *Limosella* und *Gratiola* bemerkbar. Während sich bei *Gratiola* die beiden mikropylaren Längszellen unter Ausbildung von Querwänden teilen, erfahren die beiden mikropylaren Längszellen bei *Limosella* eine nochmalige Längsteilung, welche senkrecht zur ersten steht, und auf diese Weise wird die mikropylare Endospermkammer in vier Längszellen

zerlegt. Diese vier Zellen werden erst beim nächsten (vierten) Teilungsschritt quergeteilt, so daß zwei Etagen aus je vier Zellen entstehen. Die Zellen der oberen Etage sind von den weiteren Teilungen ausgeschaltet und fallen bald der Degeneration anheim. Dagegen teilen sich die Zellen der unteren Etage zuerst ein paarmal quer, und dann wird durch wenig regelmäßig orientierte Teilungswände das eigentliche Endospermgewebe ausgebildet.

Ein Vergleich der Endospermstadien von *Limosella* und *Gratiola* zeigt eine verschiedene Aufeinanderfolge der Teilungsrichtungen. Der Unterschied läßt sich erst beim dritten Teilungsschritt bemerken. Auf die Längsteilung (beim zweiten Teilungsschritt) folgt bei *Gratiola* je eine Querwand in beiden mikropylaren Längszellen, wodurch zwei zweizellige Etagen entstehen. Danach kommt es zur Bildung der Querwände in beiden Zellpaaren, womit die Anzahl der zweizelligen Etagen immer größer wird. Bei den weit vorgeschrittenen Endospermstadien unterscheidet man drei deutliche Abschnitte des Endosperms: das mikropylare besteht aus 6–8 zweizelligen Etagen (auch sind die beiden Zellen in der vorderen Erweiterung um den ehemaligen Eiapparat quergeteilt), das zentrale entwickelt sich zum eigentlichen Endospermkörper, das chalazale umfaßt gewöhnlich nur die basale Endospermzelle.

Nach der Art wie die Teilungen im Endosperm bei *Gratiola officinalis* verlaufen, stimmt diese Pflanze mit keinem bis jetzt innerhalb des engeren und weiteren Verwandtschaftskreises bekanntgewordenen Endospermtypus überein. Demnach stellt das Endosperm dieser Pflanze ihren eigenen Endospermtypus dar, den ich als *Gratiola*-Typus bezeichnen möchte. Von einem Versuche, die Ableitung dieses Typus von den innerhalb der Scropulariaceen auftretenden Endospermtypen herzustellen, möchte ich vorläufig absehen, da die Angaben über die Samenentwicklung dieser artenreichen Familie noch sehr dürftig sind.

5) Für *Torenia* und *Limosella* geben die Autoren die Ausbildung des Chalazalhaustoriums an, welches der basalen Endospermzelle entspricht und sich durch Besitz eines größeren Haustorialkernes auszeichnet. Bei *Scoparia* scheint es nach den Zeichnungen der Autorin zur Ausbildung eines zweizelligen Chalazalhaustoriums zu kommen. Die Verhältnisse bei *Gratiola*

scheinen darauf zu deuten, daß die basale Endospermzelle das reduzierte Chalazalhaustorium darstellt.

In der Mikropylengegend kommt es bei *Torenia* zur Ausbildung eines mächtig entwickelten Mikropylarhaustoriums, welches aus der Mikropyle herauswächst und sich der Plazenta anlegt. Bei *Limosella* sind am mikropylaren Ende vier Längszellen vorhanden, die bald degenerieren und von Svensson als mikropylare Haustorialzellen bezeichnet worden sind. Etwas derartiges, was an die Haustorialbildungen bei *Torenia* und *Limosella* erinnern könnte, war bei *Gratiola* nicht zu bemerken. Die ursprüngliche vordere Erweiterung bleibt während der folgenden Endospermstadien fast unverändert und die beiden sich dort befindenden Zellen erfahren ähnliche Querteilungen wie die darunter liegenden.

Bemerkenswert ist, daß die basale Endospermzelle bei *Limosella* und *Gratiola* manchmal längsgeteilt wird, was an die Verhältnisse bei *Scoparia* erinnert, wo diese Teilung in normaler Weise vor sich geht.

Wiederholte Querteilungen der basalen Endospermzelle, welche ich in einigen Fällen bei *Gratiola* zu beobachten Gelegenheit hatte, stellen einen Ausnahmefall dar, welcher bei dieser Pflanze einzig dasteht.

6) Man könnte nun vielleicht zu dem Schluß berechtigt sein, daß die abweichenden Endospermverhältnisse bei *Gratiola officinalis*, worüber früher berichtet wurde, entwicklungsmechanisch bedingt sind. Einige Forscher (Suessenguth u. a. m.) haben auf Grund ihrer Beobachtungen der Annahme Ausdruck gegeben, daß in den relativ schmalen Embryosäcken, die im Verhältnis zu dem Zellkern eng sind, die Bildung des Endosperms nach dem zellularen Typus erfolgt. Dabei pflegt die Teilungsebene in die kürzeste Dimension zu fallen. Die recht variablen Verhältnisse bei *Gratiola officinalis* scheinen mir dieser Annahme kaum eine gute Stütze zu bieten. Die Tatsache, daß die Teilung der basalen Endospermzelle verschieden ausfallen kann (einmal ist sie ungeteilt, andersmal wird aber längs- oder quergeteilt), spricht mehr für die Annahme, daß die Richtungen der Teilungswände nicht nur entwicklungsmechanisch zu erklären, sondern auch als erblich fixierte Organisationsmerkmale zu deuten sind. Die Abweichungen dürften ein Hinweis auf die

bei den Vorfahren vorherrschenden Verhältnisse sein. Weitere Schlüsse zu ziehen ist hier schwer möglich, da uns die vermutlichen Vorfahren in bezug auf die Samenentwicklung nicht näher bekannt sind.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

1) Die Makrosporen- und Embryosackbildung erfolgt nach dem Normaltypus.

2) Die Embryosackmutterzelle ist syndermal im Sinne Dahlgrén's. Durch zwei aufeinanderfolgende Teilungsschritte wird eine Tetradenreihe aus vier übereinander liegenden Makrosporen gebildet.

3) Die chalazale Makrospore entwickelt sich zum Embryosack weiter, während die drei oberen der Degeneration und Auflösung anheimfallen.

4) Die Innenepidermis des einzigen Integumentes wird als deutliche Mantelschichte ausgebildet, die den größten Teil des Embryosackes umhüllt.

5) Die Antipoden zeichnen sich durch Persistenz aus und sind auch in halbreifen Samen noch als degenerierte Reste nachweisbar.

6) Das Endosperm ist von Anfang an zellular. Durch die erste Querwand wird die Endospermanlage in zwei übereinander liegende Endospermkammern zerlegt. Die chalazale bleibt in der Regel von den weiteren Teilungen ausgeschaltet. An ihrer Stelle wurden in Ausnahmefällen zwei Längszellen oder eine Längsreihe von Zellen angetroffen. Die mikropylare Endospermkammer teilt sich zuerst durch eine Längswand in zwei Längshälften, und dann werden die beiden Zellen quergeteilt, wodurch zwei zweizellige Etagen entstehen. Danach folgen wiederholte Querteilungen, womit die Anzahl der Etagen vermehrt wird. Auf den weit vorgeschrittenen Stadien läßt sich eine deutliche Gliederung des Endosperms in drei Abschnitte unterscheiden. Im zentralen Endosperm kommt es zur Ausbildung des eigentlichen Endospermkörpers, in dem sich der Embryo entwickelt. Im Gegensatz zu dem eigentlichen Endosperm sind das Ober- und Unterendosperm von den Zellen der Mantelschichte umgeben, die sich durch stark verdickte Zellwände auszeichnen. Während das Oberendosperm aus etwa 8 zweizelligen Etagen besteht, umfaßt das Unterendosperm gewöhnlich nur die basale Endospermzelle.

7) Die Endospermzellen sind mit eiweißartigen Reservestoffen ausgefüllt; die peripher gelegenen (die Rinde des Endosperms bildenden) sind besonderes inhaltsreich.

8) Die basale Endospermzelle ist als reduziertes Chalazalhaustorium zu deuten. Das Mikropylarhaustorium fehlt.

9) Die Embryosack- und Endospermverhältnisse wurden innerhalb der Gratioleen zum Vergleiche herangezogen, und einige vorläufige Mitteilungen über die genetischen Beziehungen zwischen den Scrophulariaceen (Gratioleen) und Lentibulariaceen gemacht.

ANGEFÜHRTE LITERATUR :

- Balicka-Iwanowska, G.*: Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains Gamopétales. — (Flora, 86, 1899).
- Dahlgren, K. V. O.*: Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berücksichtigung der deckzellosen Typen. — (Jahrb. f. wiss. Bot., 67, 1927).
- Glišić, Lj. M.*: Zur Entwicklungsgeschichte von *Lathraea squamaria* L. — (Bull. Inst. Jard. bot. Univ. Beograd, 2, 1932).
- Heil, H.*: Vergleichend-anatomische Studien an Samen von *Chamaegigas* und verwandten Gattungen. — (Ber. d. d. bot. Ges., 45, 1927).
- Lang, F. X.*: Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von *Polypompholyx* und *Byblis gigantea*. — (Flora, 88, 1901).
- Lötscher, P. K.*: Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. — (Flora, 94, 1905).
- Merl, E. M.*: Beiträge zur Kenntnis der Utricularien und Genliseen. — (Flora, 108, 1915).
- Merz, M.*: Untersuchungen über die Samenentwicklung der Utricularieen. — (Flora, 84, 1897).
- Samuelsson, G.*: Studien über die Entwicklungsgeschichte der Bicornes-Typen. — (Svensk bot. Tidskr., 7, 1913).
- Schmid, Ed.*: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen. — (Beih. z. Bot. Centrbl., Bd. 20, Abt. 1, 1906).
- Schnarf, K.*: Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. V. Über zwei kritische Fälle der Endospermentwicklung (*Verbena* und *Triglochin*). — (Österr. bot. Zeitschr., 74, 1925).
- Suessenguth, K.*: Über die Gattung *Lennoa*. — (Flora, 122, 1927).
- Svensson, H.*: Zur Entwicklungsgeschichte der Blüten und Samen von *Limosella aquatica*. — (Svensk bot. Tidskr. 22, 1928).
- Weiss, G.*: Weitere Beiträge zur Kenntnis der Endospermhaustorien in der Gattung *Veronica*. — (Flora 126, 1932).
- Westermaier, M.*: Zur Embryologie der Phanerogamen insbesondere über die sogenannten Antipoden. — (Nova Acta Acad. Caes. Leop. germ. nat. curios., 57, 1892).
- Wyllie, R. B. and Yoccom, A. E.*: The endosperm of *Utricularia*. — (Univ. of Iowa Studies in Nat. Hist., 10, 1923).
-