

ÜBER DIE ENDOSPERM- UND HAUSTORIENBILDUNG BEI OROBANCHE HEDERAE DUBY UND OROBANCHE GRACILIS SM.

(Zugleich ein Beitrag zur Phylogenie der *Orobanchaceae*)

— Ljubiša M. Glišić —

(Beograd, 20. IV. 1929)

Mit 9 Zeichnungen und 2 Mikrophotographien im Text.

Einleitung und Historisches.

Die Umgrenzung und die systematische Stellung der Familie der *Orobanchaceae* den anderen Familien der *Tubiflorae*-Reihe gegenüber ist noch ungeklärt und recht schwierig. Die sehr unsichere systematische Stellung von *Lathraea*, welche einmal zu den Scrophulariaceen, dann zu den Orobanchaceen oder zu den Gesneriaceen eingereiht wurde, ist ein deutlicher Beweis hierfür. Indem einige Forscher die Orobanchaceen in genetische Beziehungen zu den Scrophulariaceen brachten, wollten andere sie jedoch an die Seite der Gesneriaceen stellen.

In Eichler's Blütendiagrammen (1875, S. 220) sind die Orobanchaceen den Gesneriaceen als eine Abteilung, „geradezu als eine parasitische Seitenlinie“, angegliedert. Auch mehrere andere Autoren (Schimper, 1894; Baillon, 1891; Warming, 1895; Fritsch, 1893; Hallier, 1901; u. a.) stellten, aus rein morphologischen Gründen, die systematische Selbstständigkeit der Orobanchaceen in Zweifel, und hielten die verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Gesneriaceen für berechtigt. Die Vereinigung der beiden Familien wurde nur auf Grund eines einzigen Unterscheidungsmerkmals durchgeführt, und zwar auf Grund des einfächerigen Fruchtknotens mit parietaler Plazentation, welches Merkmal die Orobanchaceen mit den Gesneriaceen gemeinsam haben und wodurch sie sich von den Scrophulariaceen unterscheiden.

In seiner Bearbeitung der Scrophulariaceen hebt Wettstein (1895) hervor, daß die Scrophulariaceen „zu einer

Als ich vor einigen Jahren (1924) die Endosperm Bildung bei *Ramondia*-Arten untersuchte, fiel mir die große Übereinstimmung der Endospermmerkmale bei den Gesneriaceen und Orobanchaceen auf (die beiden ersten Teilungsschritte des Endosperms, die Einkernigkeit der chalazalen Endospermzelle), und folglich wies ich auf die Möglichkeit hin, die Orobanchaceen in zytologisch-embryologischer Hinsicht den Gesneriaceen anzuschließen. Bei diesem Vergleiche stützte ich mich damals hinsichtlich der Orobanchaceen auf die zytologischen und embryologischen Angaben anderer Forscher. Die Befunde Boeshore's veranlaßten mich aber, die Richtigkeit dieser Vermutung anzuzweifeln, um so mehr als die Angaben früherer Forscher über die Samenentwicklung bei den Orobanchaceen aus einer weit zurückliegenden Zeit herrühren und eine Bestätigung brauchen.

In der vorliegenden Arbeit handelt es sich um die Beantwortung der Frage: inwiefern die vermutlichen genetischen Beziehungen der *Orobanchaceae* zu den erwähnten Familien der *Tubiflorae*-Reihe auch durch die Entwicklungsweise der weiblichen Haploidgeneration, des Endosperms und der Endospermhaustorien als berechtigt zu betrachten sind.

Die Embryologie der *Orobanchaceae* ist verhältnismäßig wenig untersucht worden. Über die Embryosack- und Endosperm Bildung liegen in der Literatur die älteren Angaben vor, wie von Schacht (1850, für *Orobanche ramosa*), Caspary (1854, für *Orobanche Hederae*), Solms-Laubach (1868, für *Orobanche minor*, *Hederae* und *ramosa*), Koch (1876, 1878, für *Orobanche Hederae*; 1887, für *Orobanche speciosa*), Worsdell (1896, für *Christisonia neilgherrica*) und Ch. Bernard (1903, für *Orobanche* sp. und *Phellipaea coerulea*). In jüngster Zeit hat Persidsky (1926) eine kurze Mitteilung über die Embryologie von *Orobanche cumana* und *O. ramosa* gemacht. Dabei hat er sich im wesentlichen auf die Befruchtungsvorgänge und die Entwicklungsgeschichte der chalazalen Endospermzelle beschränkt. Seine Arbeit gibt keinen Aufschluß über die Art der Endosperm Bildung bei den Orobanchaceen, da er den ersten Teilungsschritten des Endosperms leider keine Aufmerksamkeit gewidmet hat. Außerdem, sind seine Befunde unvollständig und in mancher Hinsicht anfechtbar, worüber ich später noch berichten werde.

grösseren Anzahl anderer Familien nahe verwandtschaftliche Beziehungen haben, die vielfach eine Umgrenzung derselben schwierig gestalten... Die *Orobanchaceae* und *Gesneriaceae* lassen sich durch den einfächerigen Fruchtknoten mit parietaler Plazentation... unterscheiden“. Im Nachtrag (1897) gibt derselbe Autor zu, daß „deutliche Beziehungen zu den *Orobanchaceae* einerseits die Gattungen *Hyobanche*, *Harveya*, *Campbellia*, *Buechnera*, andererseits die *Rhinantheae* aufweisen“. In seinem Handbuche (1924) führt Wettstein aus, daß die Orobanchaceen den Scrophulariaceen nahe stehen, besonders den Gattungen *Hyobanche* und *Harveya*, und „wohl von ihnen abzuleiten“ sind.

Hallier (1901) vereinigte zuerst die Orobanchaceen auf Grund einfächerigen Fruchtknotens mit den Gesneriaceen. In einer späteren Arbeit (1903) aber sonderte er die Orobanchaceen davon ab, indem er schrieb, daß *Orobanche* vielen *Gerardieae* einerseits, den *Rhinantheae* andererseits nahe steht, und „dass man bei rein wissenschaftlicher Betrachtungsweise die *Orobanchaceae* unbedingt mit den *Rhinantheen* vereinigen müsste“ (S. 204). Auf Grund seiner vergleichenden Untersuchungen innerhalb der Familie der Scrophulariaceen kam Hallier (1903) zu dem Schluß, daß die Orobanchaceen (inkl. *Lathraea*) eine Unterabteilung der Scrophulariaceen darstellen, und an die *Rhinantheae* am nächsten anzuschließen sind.

Eine schöne und sehr ausführliche Arbeit von Boeshore (1920) spricht klar für einen unmittelbaren genetischen Zusammenhang, geradezu für eine morphologische, anatomische und biologische Kontinuität zwischen den Scrophulariaceen und Orobanchaceen. Auf die Hauptergebnisse dieser Dissertation komme ich am Schluß dieser Arbeit wieder zurück.

Während Beck-Mannagetta (1891) die Orobanchaceen (inkl. *Lathraea*) als eine selbstständige Familie behandelt, hebt Fritsch (1893) die nahen Beziehungen der Gesneriaceen zu den Scrophulariaceen, Orobanchaceen und Bignoniaceen hervor, so „dass eine scharfe Grenze zwischen diesen Familien kaum gezogen werden kann... Hingegen stehen die *Orobanchaceae* und *Gesneriaceae* so nahe, dass die Auffassung derselben als einer parasitischen, laubblattlosen Unterabteilung der *Gesneriaceae* keinen grossen Fehler involvieren dürfte. Immerhin ist die Placentation und der Bau des Fruchtknotens überhaupt ein Unterscheidungsmerkmal zwischen den *Gesneriaceae*, *Orobanchaceae* und *Scrophulariaceae*.“

Daß den Endosperm- und Haustorialbildungen eine gewisse Bedeutung für die systematische Verwandtschaft zukommt, wurde schon früher von verschiedenen Forschern mehr oder weniger ausdrücklich betont (Samuelsson, 1913; Jacobsson-Stiasny, 1914; Palm, 1914; Schnarf, 1917, 1925, 1928; Dahlgren, 1923, 1924; Schürhoff, 1922, 1926; Håkansson, 1926; Gscheidle, 1924; u. v. a.). Meiner Meinung nach haben wir in der Art der Endosperm- und Haustorienbildung ein Merkmal, dem die gleiche Bedeutung für die systematische Verwandtschaft zukommt, wie auch vielen anderen auf dem Gebiete der Morphologie, Anatomie, Physiologie u. s. w., und welches mit dem gleichen Erfolge für die Erklärung der verwandtschaftlichen Beziehungen angewendet werden kann. Wie dort, darf man auch hier nicht alles von einem einzigen Merkmal erwarten. Erst die Summe aller, oder mindestens aller wichtigsten Merkmale, wird uns ermöglichen, der Lösung verwickelter phylogenetischer Probleme näher zu kommen.

Unter den vielen wichtigsten Tatsachen, welche für eine Zugehörigkeit der Gattung *Lathraea* zu den Scrophulariaceen sprechen, führt Heinricher (1896, S. 391) „Der Bau und die Entwicklung des Eichens, insbesondere der Embryosack mit seinen, nach der Befruchtung entstandenen, so charakteristischen Divertikelbildungen,“ an. Er schreibt weiter: „Die Embryosackdivertikel finden sich zum Theil allerdings in einem weiteren Verwandtschaftskreise vor, als ihn die *Scrophulariaceae* umfassen; immerhin sind sie gerade bei den *Rhinanthideen* am stärksten entwickelt und stimmen hier mit denen von *Lathraea* am meisten überein. Bei den *Orobanchen** hingegen fehlt jegliche Spur derselben“ (S. 391).

Nach Bernard (1903, S. 125) kommt den Haustorialbildungen eine große systematische Bedeutung zu. Er sagt, daß „les suçoirs constatés chez *Lathraea*, et qui sont très semblables à ceux décrits chez les Scrophularinées, doivent être un argument décisif pour rattacher définitivement cette plante à ce groupe, contrairement à l'avis de certains auteurs qui... la placent ailleurs: soit dans les Rhinanthacées, soit dans les Gesnéracées, soit enfin et surtout parmi les Orobanchées. Or, cette dernière famille... ne présente jamais de véritables suçoirs, ni du sac embryonnaire, ni de l'albumen, ni de l'embryon; ou du moins ces suçoirs restent si rudimentaires, qu'ils ne pourraient être comparés à ceux que l'on rencontre chez *Lathraea*.*“ Schacht, il est vrai, dit bien avoir

* Durch Kursivschrift von mir hervorgehoben.

constaté des caecums chez *Orobancha ramosa*. Nous en doutons un peu cependant, d'abord parce que l'auteur lui-même n'en paraît pas bien sûr, ses dessins portant en ligne pointillée indistincte le contour de ces soi-disant caecums“.

Meine Untersuchungen über die Endosperm Bildung von *Orobancha Hederae* und *gracilis* haben aber gezeigt, daß die Angaben von Heinricher und Bernard, was das Vorkommen und die Bildung der Endospermhaustorien betrifft, nicht der Tatsache entsprechen. *Die Orobanchaceen zeichnen sich durch stark entwickelte Endospermhaustorien aus, welche sehr an die wohlbekannteren entsprechenden Haustorialbildungen bei den Scrophulariaceen erinnern.*

Als Untersuchungsmaterial standen mir zwei *Orobancha*-Arten aus der Sectio¹⁾ **Osproleon**, Subsectio **Angustatae** zur Verfügung, und zwar *Orobancha Hederae* (Trib. *Minores*) und *Orobancha gracilis* (Trib. *Cruentae*). Die Fruchtknoten von *O. gracilis* wurden den in der Natur wildwachsenden Pflanzen (auf *Cytisus leucanthus*, Berg Avala nächst Beograd), diejenigen von *O. Hederae* den im hiesigen Botanischen Garten der Universität gezogenen Pflanzen, entnommen.

Als Fixierungsflüssigkeit wurde ausschließlich Bouin, nach Lénor (1926) modifiziert, verwendet. Die Färbungen der zu meist 10 μ dicken Mikrotomschnitte wurden mit Heidenhain's Eisenalaun-Hämatoxylin, oder mit saurem Hämalaun nach Meyer ausgeführt, und mit Eosin BA extra nachgefärbt.

Eigene Untersuchungen.

Embryosackentwicklung, Befruchtung.

Die jüngsten von mir untersuchten Ovularhöcker zeigten im Nuzellus eine subepidermale Archesporzelle, deren Kern sich im oberen Teil der Zelle im Stadium der Synapsis befand. Die anatrophe Umbiegung der unitegmischen Samenanlagen war noch nicht vollendet. Soweit ich sehen konnte, wird immer nur eine Archesporzelle angelegt.

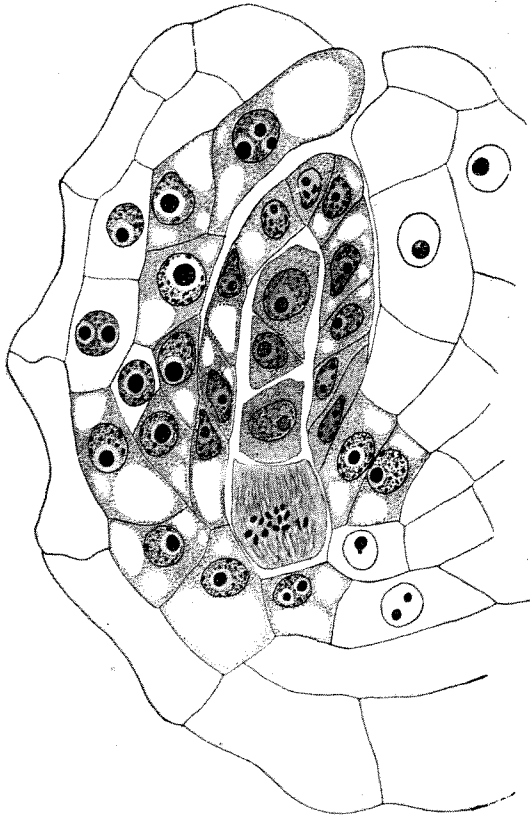
Die Embryosackentwicklung folgt dem Normal-Typus. Die Archesporzelle wird, ohne Deckzellen abzutrennen, direkt zur Embryosackmutterzelle (syndermal im Sinne Dahlgrén's, 1927). Sie erfährt in typischer Weise eine Tetradenteilung, und wird

¹⁾ Siehe Beck-Mannagetta, G.: Monogr. d. Gatt. *Orobancha*, 1890.

dabei jede Kernteilung von einer Wandbildung begleitet. Von den vier so entstandenen, in einer Längsreihe liegenden Makrosporen nimmt die chalazale immer die Überhand, sie keimt aus und wächst unter Verdrängung und Auflösung der drei oberen Schwesterzellen zum achtkernigen Embryosack heran (Abb. 1 und 2). Die basale Makrospore zeigt häufig im unteren Teile eine leichte Umbiegung gegen den Funikulus zu (Abb. 1).



1.



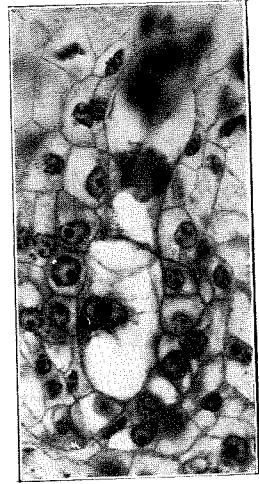
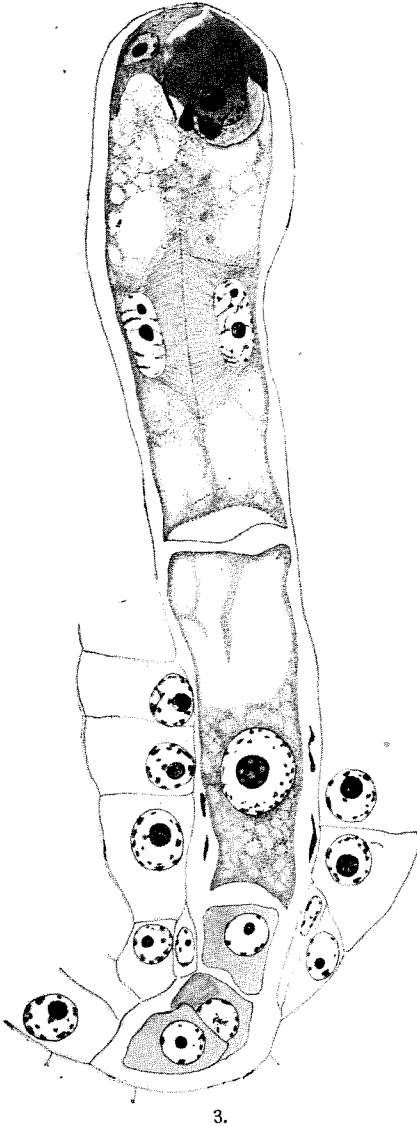
2.

Abb. 1. *Orobanche gracilis*; Abb. 2. *Orobanche Hederae*. Syndermaler Nuzellus mit Makrosporentetrade. Einkerniger Embryosack. Drei obere Makrosporen degeneriert (1) oder in Degeneration begriffen (2). Kernteilung des jungen Embryosackes (2). — Vergr. 1420 \times (Abb. 1) und 910 \times (Abb. 2).

Nach Bernard teilt sich manchmal die Embryosackmutterzelle bei *Orobanche* sp. zuerst in zwei und dann in vier Zellen. Er sagt noch dazu (S. 183), daß „plus souvent elle forme les quatre noyaux avant de produire des cloisons“ (Siehe seine Tafel VII, fig. 3). Ich habe eine recht große Anzahl der Samenanlagen von *Orobanche gracilis* und *Hederae* auf die Tetradenteilung untersucht und nie Stadien gefunden, wo vier freie Kerne vorkommen. Deshalb scheint es mir unwahrscheinlich,

daß sich *Orobanche* sp. in dieser Hinsicht anders verhalten könnte, um so mehr als meine Beobachtungen mit den Angaben von Koch für *Orobanche Hederae* (1887, S. 176) übereinstimmen. Die Zentrosomen oder zentrosomenähnlichen Gebilde, welche

von Bernard an beiden Polen der Kernspindel „wahrgenommen“ und abgezeichnet wurden, sind wie bekannt nur Phantasiegebilde.

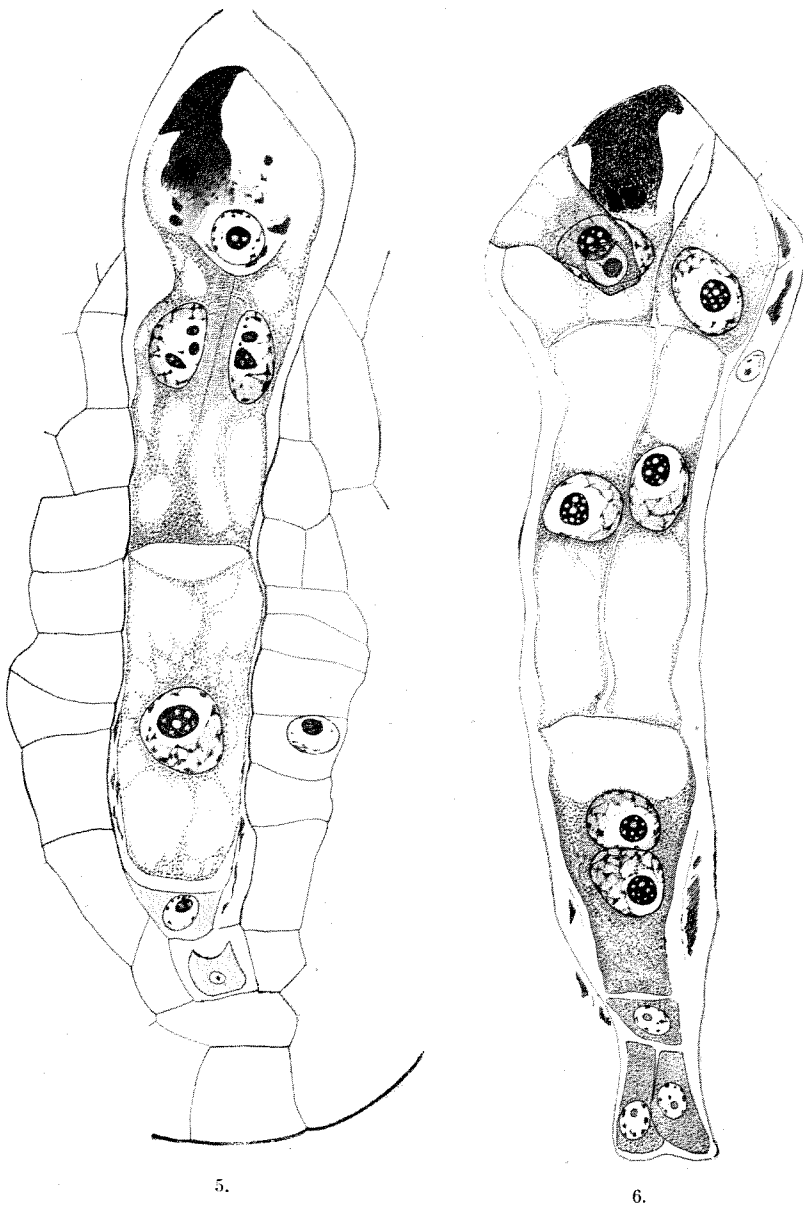


4.

Abb. 3. *Orobanche Hederae*. Zweizelliges Eosperm. Durch die erste Querwand werden zwei Endospermkammern gebildet. Die mikropylare Kammer teilt sich durch eine Längswand (Telophase und Wandbildung). Der Kern in der chalazalen Kammer in Vorbereitung für die nächste Kernteilung. Im oberen Teile die befruchtete Eizelle und beide Synergiden. Hakenförmige Leistenbildung der Synergide ist sichtbar. Unten drei Antipoden. — Vergr. 910 \times .

Abb. 4. *Orobanche gracilis*. Dasselbe Endospermstadium wie Abb. 3.

Das Durchbrechen des Nuzellus geschieht wie gewöhnlich am Ende des zweikernigen, spätestens am Anfang des vierkernigen Stadiums des heranwachsenden Embryosackes.



5.

6.

Abb. 5. *Orobanche gracilis*. Gleiches Endospermstadium wie Abb. 4. — Vergr. 910 \times .

Abb. 6. *Orobanche Hederae*. Fünfzelliges Endosperm. Der Längsteilung der mikropylaren Endospermkammer folgt eine Querteilung der beiden Längszellen, während in der chalazalen Endospermkammer nur eine freie Kernteilung erfolgt (zweikernige chalazale Endospermzelle). Das Embryo beginnt zu wachsen. Hakenförmige Leistenbildung der Synergide. Unten drei Antipoden. — Vergr. 910 \times .

Unter frühzeitiger Verdrängung der Nuzelluszellen, welche als kleine Reste um die Basis herum des Embryosackes übrigbleiben (Abb. 3, 5 und 6), dringt der heranwachsende Embryosack weit in den Mikropylekanal ein und reicht oft bis in die Nähe der Mikropyle selbst. Der größte Teil des Embryosackes grenzt unmittelbar an die innerste Zellschicht des Integumentes, die als deutlich differenziertes Integumenttapetum ausgebildet ist. Auffallend sind die großen Zellen der Mantelschichte welche sich durch Plasmareichtum und größere Kerne auszeichnen. Im Gegensatz zu Bernard's Behauptung fand ich diese Zellen länger lebensfähig, als die übrigen inneren Zellen des Integumentes. Ihre längere Lebensdauer hängt jedenfalls mit den später eintretenden Veränderungen ihrer an den Embryosack grenzenden Zellwände zusammen. Diese verdicken sich stark und sind in den späteren Embryonalstadien mit einer mächtigen Kutikula versehen (Abb. 7, 8, 9 und 11). Die charakteristischen Wandverdickungen sind auch an den inneren und den radialen Zellwänden der Außenepidermis des Integumentes zu bemerken (Abb. 9). Die Mantelschichte bekleidet den größten Teil des Embryosackes, endigt aber oberhalb der künftigen Isthmusregion und unterhalb der chalazalen Endospermzelle auf (Abb. 5, 7, 8, 9 und 11).

Gleichzeitig mit dem Vorstoßen des Embryosackes in den Mikropylekanal, erweitert sich der obere Teil des Sackes oberhalb des Integumenttapetums und schwillt etwas bauchig an.

Der völlig ausgebildete und befruchtungsreife Embryosack von *Orobanche* zeigt die normale Zusammensetzung. Es mag nur für die Synergiden (Abb. 3, 4, 6, 7) die charakteristische hakenförmige Leistenbildung hervorgehoben werden (Dahlgren, 1928). Einmal habe ich in derselben Samenanlage zwei vollständig entwickelte Embryosäcke beobachtet.

Die drei einkernigen Antipoden sind kaum lebensfähig und beginnen frühzeitig, sobald die Endospermbildung einsetzt, zu degenerieren. Sie verharren aber im degenerierten Zustande und sind als sehr dauerhafte Gebilde fast bis zu den letzten Embryonalstadien zu verfolgen (Abb. 11). Sie sind auch an ihren chromatinarmen Kernen und an der Art der Zytoplasmafärbung leicht zu erkennen. Mit Eosin oder Safranin gefärbt verrät das Plasma der Antipoden einen krankhaften Zustand. Nach Bernard sind die Antipoden bei *Orobanche* sp. wenig differenziert, „à petits noyaux, et en somme dès leur naissance en voie de régression caractérisée“. Ob die Antipoden noch im

reifen Samen vorhanden sind, konnte ich aus Mangel am Untersuchungsmaterial nicht verfolgen. Persidsky gibt an, daß sie „bald nach der Degeneration der sie isolierenden Zelle verschwinden, und der von ihnen eingenommene Hohlraum wird leer (Abb. 8)“. Meine Abb. 11 zeigt aber, daß die drei Antipoden noch zu sehen sind, nachdem die chalazale Endospermzelle bereits abgestorben und fast inhaltsleer geworden ist. Die lange Erhaltung der Antipoden kann dadurch erklärt werden, daß sich am Chalazaende kein tätiges Endospermhaustorium entwickelt, und daß das eigentliche endospermale Nährgewebe die Nahrungstoffe vom Mikropylarende erhält. Daß den Antipoden hier, trotz ihrer Langlebigkeit, irgendwelche Rolle in der Nutrition zukommt, ist sehr unwahrscheinlich.

Was die Befruchtung anbelangt, so konnte ich zweifellos feststellen, daß der Pollenschlauch seinen Weg durch die Mikropyle nimmt (Porogamie). Sowohl die Eibefruchtung als auch die doppelte Befruchtung konnte ich sicher feststellen. Zu dieser Zeit befinden sich die beiden Polkerne in der Mitte des Embryosackes noch unverschmolzen, und alle drei Kerne verschmelzen gleichzeitig, wie dies richtig von Persidsky beobachtet und mitgeteilt wurde (Siehe seine Abb. 1).

Nebenbei sei hier auf eine Erscheinung hingewiesen, die vorläufig unaufgeklärt bleibt. Ich beobachtete bei allen Samenanlagen mancher Fruchtknoten von *Orobanche Hederae* nämlich das Heraustreten des oberen größeren Teils der Embryosäcke in die Höhle des Fruchtknotens. Es handelte sich bei dieser Erscheinung immer um die Embryosäcke, welche aus irgendwelchen Gründen unbefruchtet geblieben sind und deren Zytoplasma mit Kernen in Degeneration waren. Außerdem, findet man in allen sonst normalen Fruchtknoten eine mehr oder weniger große Anzahl der Samenanlagen, deren Embryosäcke in der Entwicklung gehemmt und folglich degeneriert wurden, während die übrigen Gewebe sich normal entwickelten. Als Folge dieser unbekanntem hemmenden Einflüsse sind in demselben Fruchtknoten die Samenanlagen in verschiedenen Stadien der Entwicklung zu finden.

Endospermbildung.

Der befruchtete primäre Endospermkern scheidet sich alsbald zur Teilung an. Das Endosperm ist bei *Orobanche Hederae* und *gracilis* von Anfang an zellular. Der Reihenfolge der Zellwandbildung wurde von mir eine besondere Aufmerksamkeit geschenkt.

Der erste Teilungsschritt geht unter Bildung einer quergestellten Zellwand vor sich. Dieselbe wird in der Mitte des Embryosackes angelegt und werden somit zwei fast gleich große übereinanderliegende Endospermzellen gebildet, wie dies aus den Abb. 3, 4 und 5 zu ersehen ist. In jeder der beiden so entstandenen primären Endospermkammern folgen nach einer verhältnismäßig längeren Ruhepause weitere Kernteilungen. In der unteren Kammer kommt es nur zu einer freien Kernteilung, welche jedoch von der Wandbildung nie begleitet wird. *Diese Zelle bleibt ungeteilt und zweikernig* (Abb. 6). In der oberen Endospermkammer dagegen *folgt der ersten Querwand eine Längswand nach*, und diese Zelle wird in zwei Längszellen geteilt. Meine Abb. 3, 4 und 5 weisen den Vorgang der Zellwandbildung in der oberen Endospermkammer auf. In der Mitte der zytoplasmatischen Fasern wird eine Zellplatte angelegt. Ein zentraler Plasmastrang deutet den Weg an, welchem die Ausbildung der Zellplatte, bzw. der Zellwand folgen wird. Ich hatte Gelegenheit, mich wiederholt davon zu überzeugen. Diese Zellwand liegt in der Medianebene der Samenanlage. Die Kernteilung findet nicht gleichzeitig in beiden primären Endospermkammern statt. In der unteren tritt eine kleine Verzögerung gegenüber derjenigen in der oberen Kammer auf (Abb. 3, 4, 5).

Hierauf wird jede Längszelle im oberen Teile durch je eine Querwand geteilt (Abb. 6). Die Querwände werden genau in derselben Höhe angelegt, so daß sich nun in drei Etagen fünf Endospermzellen befinden, von denen nur diejenige am Chalazaende gelegene zweikernig ist. Sowohl diese chalazale als auch die beiden mikropylar gelegenen Endospermzellen sind von Anfang an als Endospermhaustorien zu erkennen. Sie verhalten sich aber im weiteren Entwicklungsverlaufe des Endosperms verschieden.

Meine Befunde über die Reihenfolge der Endospermteilungen weichen völlig von denen ab, die von früheren Forschern für die Familie der Orobanchaceen angegeben sind. Koch (1876) gibt für *Orobanche Hederae* die zellulare Endospermbildung an. Er teilt Folgendes mit: „Der Embryosack theilt sich schon früh und ziemlich gleichzeitig in drei bis vier Stockwerke. Die erste Querwand halbirt ihn, die beiden nächsten Wände entstehen in den beiden Tochterzellen“ (S. 344). In einer anderen Arbeit (1878) wiederholt Koch dasselbe und drückt sich deutlicher aus, daß der ersten Querwand „sehr bald in beiden Tochterzellen zwei neue Querwände“ folgen (S. 246). Dagegen in seiner späteren großen Abhandlung über die Entwicklungsgeschichte

der *Orobanchen* (1887) vertritt Koch eine entgegengesetzte Ansicht über die Art wie das Endosperm bei *Orobanche* gebildet wird. Er nimmt eine *nukleare* Bildung des Endosperms an. So schreibt er (1877, S. 177): „Es sind wiederholte Theilungen eingetreten. Nachdem sich die Tochterkerne in dem Embryosack ziemlich gleichmässig vertheilt, schieb dieser Querwände ein und zerfällt in mehrere Stockwerke (Fig. XXIII — XXV, Taf. XII).“ Eine solche Behauptung ist ohne Zweifel unrichtig. Koch's Arbeit läßt uns in keiner Weise erkennen, welche Gründe es waren, die ihn veranlaßten, seine frühere Ansicht, die jedoch in vieler Hinsicht der Tatsache näher stand, zu verlassen.

Diese zweifellos unrichtigen Angaben führten Worsdell (1896) irre, der die Embryosack- und Endospermbildung von *Christisonia neilgherrica* untersuchte. Er kam bei dieser *Orobanchaceae*-Gattung zu denselben Resultaten wie Koch (1887) für *Orobanche speciosa*, und verfiel in denselben Irrtum bezüglich der Art der Endospermentwicklung. So lesen wir bei Worsdell (S. 581): „As a result of the division of the definitive nucleus, the narrow embryo-sac becomes filled with a row of four elongated cells. Koch in his description of the initial formation of the endosperm in *Orobanche*, states that at first several nuclei are formed, between which, after they are evenly distributed in the sac, cellwalls are intercalated. This will also probably be the course of events in *Christisonia*, although in this plant I have been unable to follow it“.

Worsdell's Beobachtungen über die Samenentwicklung bei *Christisonia* scheinen in vieler Hinsicht ungenau und zu oberflächlich zu sein. So z. B. seine Behauptung, daß das Embryo zur Entwicklung kommt, bevor die Verschmelzung der Polkerne erfolgt; daß das entwickelte Endosperm durch den Nuzellus auf beiden Enden umschlossen ist; u. s. w. Auf Grund meiner Beobachtungen bei *Orobanche* bin ich zur Überzeugung gelangt, daß die Endospermbildung bei *Christisonia* nicht nach dem Schema von Koch (1887) verlaufen kann, denn dies wäre in dem ganzen Verwandtschaftskreise ein isolierter Fall. Deshalb sind die Nachprüfungen bei *Christisonia* notwendig.

In seiner Arbeit über die Embryologie einiger Parasiten untersuchte Bernard (1903) die Samenentwicklung von *Orobanche* sp. und *Phelipaea coerulea*. Er hatte auch seine Aufmerksamkeit auf die ersten Teilungsschritte des Endosperms gelenkt. Seine diesbezügliche Befunde sind in mancher Hinsicht nur eine

Wiederholung der früheren Angaben von Koch (1876, 1878). Eine Ausnahme macht nur die Behauptung, daß die chalazale primäre Endospermzelle ungeteilt und, nach seinen Abbildungen zu urteilen, *einkernig* bleibt. Er sagt: „L'albumen est formé tout d'abord par deux cellules superposées, égales à peu près, dont la supérieure (celle qui est le plus près de l'appareil sexué) se divisera pour donner l'albumen, tandis que celle qui se trouve du côté antipodial restera indivise sous forme d'une cellule allongée dans la direction du funicule et quelquefois un peu recourbée (Pl. VII, fig. 5)... La cellule supérieure des deux premières cellules d'albumen s'est divisée d'abord en deux cellules superposées, puis chacune s'est divisée longitudinalement, donnant ainsi deux séries longitudinales de cellules“ (S. 184). Daß auch Bernard's Angaben unrichtig sein dürften, geht aus den Ergebnissen meiner Untersuchungen an *Orobanche Hederae* und *gracilis* deutlich hervor. Man kann kaum erwarten, daß bei der von ihm untersuchten *Orobanche* sp. die Endospermbildung nach einem ganz anderen Endospermtypus verläuft.

Die unrichtigen Angaben leiteten auch Schnarf (1917) als er in seiner Arbeit über die Entwicklungsgeschichte von *Plantago media* die beiden ersten Teilungsschritte des Endosperms innerhalb der *Tubiflorae*-Reihe verglich. Er meinte, daß sich das Endosperm bei *Orobanche* nach dem Typus III (*Stachys silvatica*) entwickelt, nur mit dem Unterschied, daß der Kern der chalazalen Endospermkammer ungeteilt bleibt. Ein solcher Endospermtypus wurde später für einige *Gesneriaceae* festgestellt (Schnarf, 1921; Glišić, 1924). Unter solchen Umständen wurde ich veranlaßt, die Vermutung über den genetischen Zusammenhang der *Orobanchaceae* mit den *Gesneriaceae* zu äußern (1924).

Betreffs der Art wie die Endospermbildung bei *Orobanche cumana* und *ramosa* vor sich geht, gibt Persidsky (1926, S. 9) nur an, daß „Das Endosperm sich auf dem Wege der Zellteilung entwickelt. Eine freie Bildung der Kerne läßt sich nur im basalen Teil des Embryosackes beobachten; dieser Teil tritt in Form eines Haustoriums auf, wo sich eine zwei-, drei- oder vierkernige zylindrische Zelle bildet (Abb. 2), die unmittelbar an die Antipoden stößt“. Da Persidsky über die ersten Teilungen im Endosperm keine Erwähnung machte, so meint Schnarf, in seiner Bearbeitung der Embryologie der Angiospermen (1928), daß sich bei *Orobanche cumana* und *ramosa* das Endosperm wahrscheinlich nach dem zellularen Typus bilde.

Meine oben dargelegte Angaben über die ersten Stadien der Endospermentwicklung bei *Orobanche Hederae* und *gracilis* zeigen eine Übereinstimmung mit dem Endospermtypus II im Sinne S c h n a r f's (*Brunella vulgaris*), welche dadurch gekennzeichnet ist, daß der ersten Querwand eine Längswand in der oberen primären Endospermzelle folgt, in der unteren aber die Wandbildung unterbleibt und nur eine freie Kernteilung erfolgt. Meine bei *Orobanche Hederae* und *gracilis* gewonnenen Befunde sind, selbstverständlich, kein entscheidender Gegenbeweis, daß bei den anderen *Orobanche*-Arten, als auch bei den übrigen *Orobanchaceae*-Gattungen die Endospermentwicklung nach einem anderen Endospermtypus, auch nach solchem, wie es von B e r n a r d und K o c h angegeben wurde, nicht in der Tat vor sich gehen könnte. Aber in jedem Falle deuten meine Befunde darauf hin, daß ihre Angaben einer Nachprüfung und Bestätigung bedürfen.

Durch die fortgesetzten zunächst Quer- und hierauf Längsteilungen wird die mittlere Etage in Zellen zerlegt und somit erfolgt eine Zellenvermehrung und Bildung des eigentlichen endospermalen Nährgewebes. Der Querwand, welche die Absonderung der beiden mikropylaren Haustorialzellen zur Folge hat, folgt eine neue Querteilung durch welche die mittlere Etage verdoppelt wird. Hierauf wird nochmals in beiden mittleren Etagen je eine Querwand angelegt, und es entstehen als Resultat dieser Teilungen vier Etagen zweireihig angeordneter Endospermzellen. In diesem Zustande tritt in der Entwicklung des Endosperms eine längere Ruhepause ein. Während derselben erfolgen keine Zellteilungen, nur schwellen die vorhandenen Zellen des eigentlichen endospermalen Nährgewebes durch Wachstum an. Eine verhältnismäßig lange Ruhepause in der Endospermentwicklung tritt auch nach der ersten Querteilung des Embryosackes in zwei primäre Endospermkammer ein. Die zweite Zellwandbildung, sowie alle folgenden, gehen sehr rasch vor sich, bis eine neue Ruhepause eintritt. Das betrifft insbesondere die Ausbildung der zweiten Zellwand, durch welche die mikropylare primäre Endospermkammer in zwei Längszellen geteilt wird. Die zweite Teilungswand konnte deshalb von vielen älteren Forschern nicht genau ergriffen und festgestellt werden, weil unmittelbar, nach der Längsteilung rasch vier weitere Querteilungen folgen. Außerdem, da die Längswand oft in der Schnittebene zu liegen kommt und so für den Beobachter unsichtbar wird, bekommt man leicht den Eindruck, als ob der

Embryosack durch aufeinander folgende Querwände in mehrere strickleiterförmige Stockwerke geteilt wird. Deshalb dürften die Angaben älterer Forscher über die Drei- oder Vierteilung des Embryosackes bei den *Orobanchaceae* wohl auf einer unvollständigen Untersuchung oder auf einem Beobachtungsfehler beruhen.

Erst später setzt sich die Zellteilung fort und es werden zunächst die Längswände und darauf in anderer Weise orientierte Zellwände gebildet. Nach einer Reihe von Zellteilungen entsteht ein Endospermkörper, welcher die Kolbenform erhält (Abb. 9). Auffallend ist der ausgebauchte Teil des Endospermgewebes, welcher sich gegen das Mikropylarhaustorium zu verengt und die Isthmusregion bildet. Koch war der erste, der diese verschiedenen Endospermteile unterschieden hat. Den ersten hat er als „fertiles“, den anderen als „steriles mikropylares Endstück des Embryosackes“ bezeichnet. Das sogenannte „sterile nach der Mikropyle gelegene Stück“ wird bei meinen Präparaten von den oberen Endospermzellen gebildet, die infolge der hemmenden Einflüsse der Nahrungszufuhr von der mikropylaren Haustorialzellen her in der Entwicklung zurückgeblieben sind. Dieses Stück besteht aus mehreren Lagen (6—7) in zwei Längsreihen angeordneter, kleiner und plattenförmiger Zellen, die unmittelbar an die mikropylaren Haustorialzellen stoßen (Abb. 7, 8 und 9). Gegen die Basis zu erweitert sich dieses Stück und geht in das eigentliche Endospermgewebe über. Die Endospermzellen dieser Region zeichnen sich durch eine intensivere Färbbarkeit aus, was sicher ein Zeichen der Nahrungszuströmung aus dem Mikropylarhaustorium ist. Die Zellen des Integumenttapetums um den Isthmus herum sind kleiner und tafelförmig. Von dem Isthmus an gegen die Basis des fertilen Endospermgewebes zu sind die Zellen allmählich größer und größer und wachsen in große kubische Zellen aus. Auch ihre Zellkerne werden im gleichen Sinne immer größer.

Nebst dem sterilen mikropylaren Endstücke führt Koch in seiner Arbeit ein ebensolches, nur etwas kürzeres Endstück am Chalazaende an. Allein Koch war dabei im Irrtum, denn das untere, am Chalazaende gelegene sterile Stück ist mit der zweikernigen basalen Endospermzelle identisch. Daß auch in diesem Teile Endospermteilungen stattfinden, wie dies von Koch angenommen wurde, entspricht nicht der Tatsache. Die chalazale Endospermzelle stellt ein verkümmertes Chalazahaustorium dar, das von Anbeginn an funktionslos ist, und deshalb von den benach-

barten Zellen der Chalazaregion (des Integumenttapetums) zusammengedrückt wird (Abb. 11). In späteren Stadien der Embryonalentwicklung hat sowohl die chalazale Zelle als auch der sterile mikropylare Teil das gleiche Aussehen. Die beiden degenerieren, der Inhalt ihrer Zellen wird resorbiert und es bleiben nur zwei kanalartige Aushöhlungen übrig, je eine an jeden Pol des Endosperms. Ihre Entwicklungsgeschichte aber ist nicht dieselbe.

Nur die eingehenden entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen können uns sichere Angaben bieten. Es ist mir gelungen, den Vorgang der Endospermbildung von *Orobanche Hederae* und *gracilis* genau zu verfolgen. Ich konnte aber die Angaben von Koch, Worsdell, und Bernard über die Reihenfolge der Teilungsschritte des Endosperms nicht bestätigen. Nach meinen Befunden scheint die Behauptung von Koch (1876, 1878) und Bernard (1903) sehr zweifelhaft zu sein, nach welcher die beiden ersten Endospermteilungen Querwände liefern und den Embryosack in drei bis vier übereinander liegende Endospermzellen zerfallen lassen. Ebenfalls ist die Behauptung von Koch (1887) und Worsdell (1896) allem Anschein nach unbegründet, daß zuerst eine Anzahl freier Kerne entsteht und es erst nachher zur Ausbildung der Zellwände kommt. Außerdem ist es ebenfalls nicht richtig, daß der Kern in der chalazalen Endospermzelle („cellule chalaziale conductrice“) ungeteilt bleibt, wie es von Bernard angeführt wurde.

Haustorienbildung.

Die Endospermentwicklung von *Orobanche Hederae* und *gracilis* wird, wie erwähnt, mit einer Querteilung des Embryosackes eingeleitet. Durch die erste Querwand wird am Chalazae eine Zelle abgesondert, welche später ungeteilt bleibt (Abb. 3, 4, 5 und 6). Es vollzieht sich in ihr nur eine freie Kernteilung, so daß diese Zelle zweikernig wird (Abb. 6). Diese Zelle stellt das Chalazahaustorium dar. Durch die dritte Teilungswand, die eine Querwand ist, werden gegen die Mikropyle zu zwei Zellen abgesondert, welche bald zu den mächtigen Haustorialzellen auswachsen. (Abb. 6, 7, 8 und 9). Wie schon früher hervorgehoben, verhalten sich die Endospermhaustorien an den beiden Polen des Endosperms verschieden.

Während die mikropylar gelegenen Haustorialzellen besonders tätig sind, und ein stärkeres Wachstum in die Breite auf Kosten der umgebenden Zellen des Integumentes zeigen (Abb. 7, 8, 9), scheint

die chalazale Zelle, wie die Antipoden selbst, sehr wenig lebensfähig zu sein und weist von vornherein deutliche Anzeichen der Schwäche und der bald eintretenden Degeneration auf. An den beiden Kernen sind die Degenerationserscheinungen zu bemerken, wie dies von Persidsky (1926) für *Orobanche cumana* und *ramosa* genau mitgeteilt und abgebildet wurde. Diese chalazale

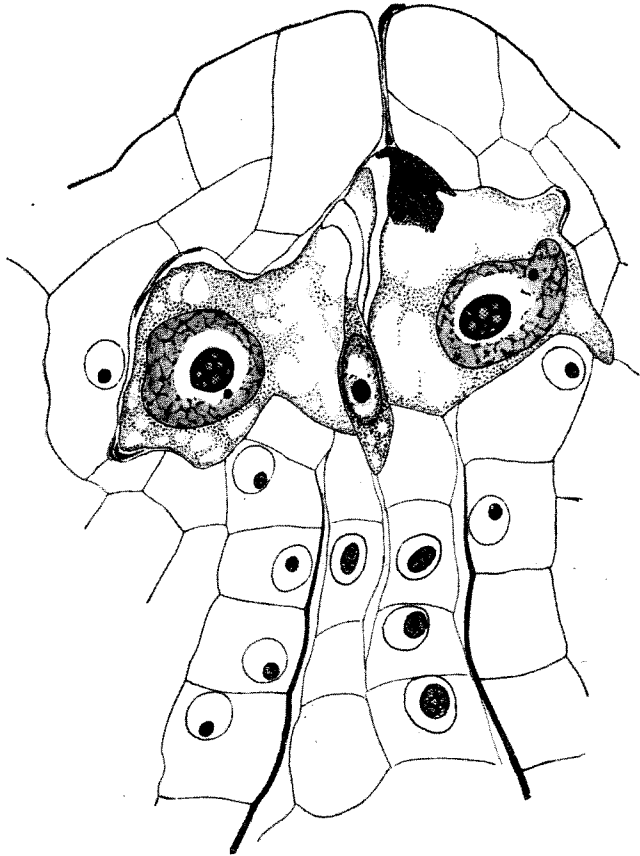


Abb. 7. *Orobanche Hederæ*. Mikropylarhaustorium. Oberhalb der Isthmusregion sind zwei haustoriellen Zellen mit stark hypertrophierten Kernen. Embryoschlauch. Die innere Zellwand der Integumenttapetums verdickt und mit einer mächtigen Kutikula versehen. — Vergr. 910 \times .

Endospermzelle stellt also ein verkümmertes Chalazahaustorium dar. In den späteren Embryonalstadien schrumpft ihr Inhalt zusammen und fällt schließlich einer Auflösung anheim. Infolge des erheblichen Druckes, den die grenzenden und heranwachsenden Zellen des Integumenttapetums auf die chalazale Zelle ausüben, wird dieselbe zusammengedrückt und zu einem inhalts-

leeren Kanal, der unmittelbar an die Antipoden stößt, reduziert. Auf diese Weise entsteht das sogenannte „am Chalazaende gelegene sterile Stück des Embryosackes“, das nach Koch aus Endospermzellen besteht, das aber mit einer Chalazalzelle, geradezu

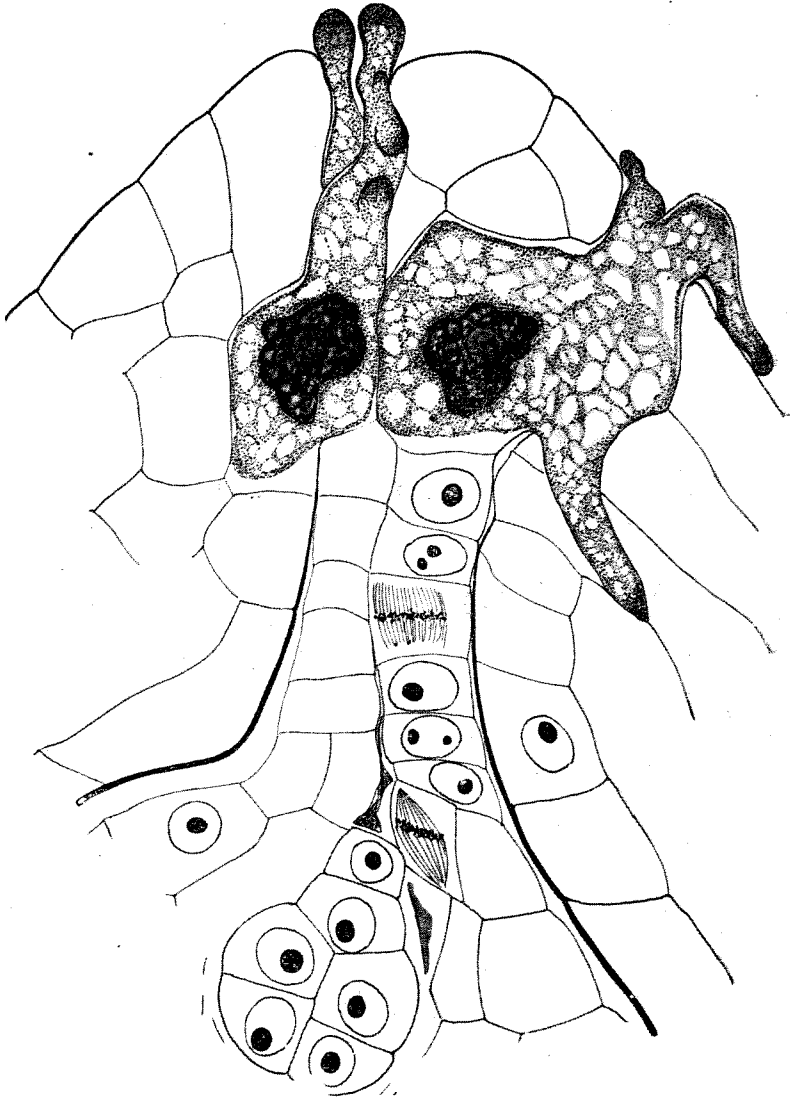


Abb. 8. *Orobanche Hederæ*. Etwas späteres Endospermstadium. Der mikropylare Teil mit Mikropylarhaustorium und Embryo. Hyphenartige Fortsätze der haustoriellen Zellen. Amöboide Form stark hypertrophierter Haustorialkerne. Einer haustoriellen Zellen dringt durch die Mikropyle empor, die andere durchbricht das Integument. — Vergr. 910 X.

mit dem Chalazahaustorium identisch ist, wie dies zuerst von Bernard, später von Persidsky festgestellt und jetzt von mir bestätigt wurde.

Über die Endospermhaustorien bei den *Orobanchaceae*, über ihr Vorkommen und ihre Entwicklung, gehen die Meinungen der Autoren auseinander. Heinricher (1896) nahm die Abwesenheit jeder haustoriellen Bildungen bei den Orobanchaceen an, und dies war auch einer der wichtigen Gründe, um *Lathraea* von den Orobanchaceen zu trennen und mit den Scrophulariaceen zu vereinigen. Es hat aber nicht an Stimmen gefehlt, daß die Endospermhaustorien bei den Orobanchaceen vorhanden sind. Schon zu einer sehr weit zurückliegenden Zeit hat Schacht (1850) solche als zwei Aussackungen an den beiden Polen des Embryosackes bei *Orobanche ramosa* wahrgenommen und, wenn auch undeutlich (nach Bernard) abgezeichnet. Er sagt, „dass der Embryosack den Kern bald verdrängt, 2 Aussackungen, eine am Chalazaende und eine seitlich am Mikropyleende, bildet, sich in der Mitte bald mit Endosperm füllt, dass jedoch das obere Ende und die Aussackungen zellenleer bleiben“ (zitiert nach Caspary, 1854, S. 579). Koch (1878) konnte aber das Vorkommen derartiger Aussackungen bei *Orobanche Hederæ*, „wie sie etwa bei *Lathraea squamaria*, *Pedicularis sylvatica*, u. a.“ vorhanden sind, nicht bestätigen. Er sah „ähnliche“ Bildungen an den beiden Enden des Embryosackes, deren Entstehung und Bedeutung er anders deutete und auf das Zurückbleiben des Wachstums der betreffenden Partien des Sackes zurückführte. Nach ihm sind diese nicht zellenleer, sondern die „Endospermteilungen werden in ihnen wenigstens angelegt, wenn es auch später zu einer eigentlichen Bildung von Sameneiweiss nicht kommt“ (S. 256). Koch hält für wahrscheinlich, daß Schacht sich einer Täuschung hingab, indem er die „sterilen Endstücke des Embryosackes“ als Aussackungen erklärte.

Meine Beobachtungen haben hingegen erwiesen, daß Schacht's Befunde in gewisser Hinsicht mehr der Tatsache entsprechen, als diejenigen von Koch, Worsdell, Bernard, ja sogar auch als diejenigen von Persidsky. Ich habe bei *Orobanche Hederæ* stark entwickelte mikropylare Haustorialzellen beobachtet (Abb. 6, 7, 8 und 9). Es sind deren zwei vorhanden. Diese Zellen sind reich an Zytoplasma, ihr Kern zeigt von Anfang an charakteristische Erscheinungen einer Hypertrophie (Abb. 7). Beide Haustorialzellen wachsen kräftig aus und schwellen

beträchtlich an. In späteren Stadien werden viele seitliche Fortsätze gebildet (Abb. 7, 8 und 9), welche am meisten der Epidermis der Samenanlage entlang hinabwachsen. Sehr oft durchbohren die Haustorialschläuche die Außenepidermis und dringen hervor (Abb. 8 und 9). In einigen Fällen wurde das Vorstoßen einer von beiden Haustorialzellen durch die Mikropyle beobachtet (Abb. 8), wie dies von

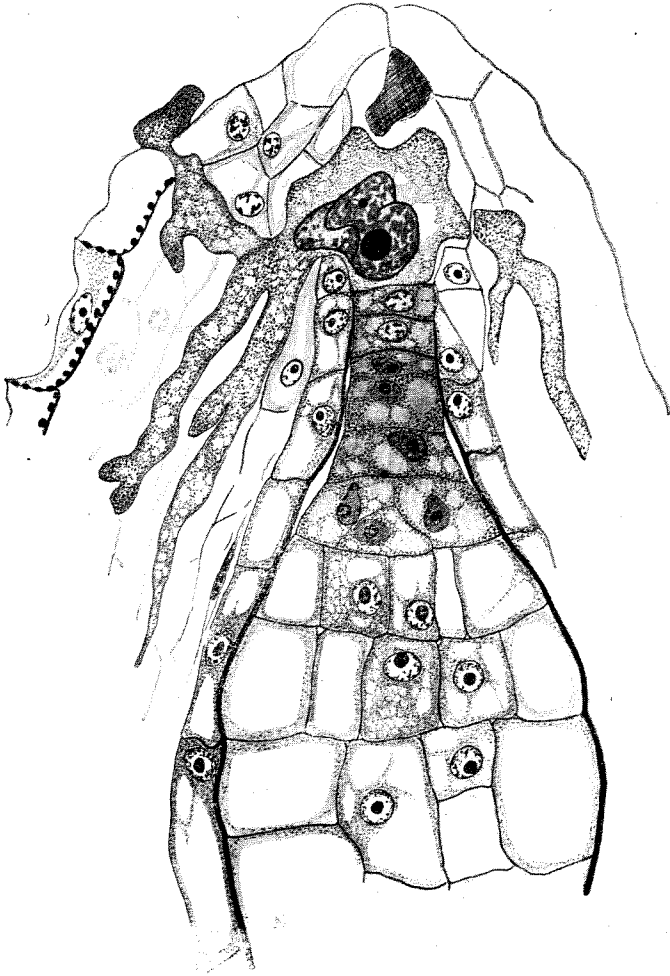


Abb. 9. *Orobanche Hederae*. Sehr stark entwickeltes und verästelttes Mikropylarhaustorium mit lappigem und hypertrophiertem Kern. Links das Integument durchbohrt. Eine Haustorialzelle ist ganz sichtbar, die andere ist im Nachbarschnitte und nur ein Stück derselben (rechts) abgebildet. Die Zellen der Mantelschichte wie diejenigen der äußeren Epidermis des Integumentes am Leben; die zwischen ihnen sich befindenden sind durch die Tätigkeit des Mikropylarhaustoriums erschöpft und meistens abgestorben. — Vergr. 800 \times .

Billings auch bei *Globularia cordifolia* angeführt wurde. Ich konnte das Durchbohren des Integumentes von Seiten der Haustorialschläuche und das Herauswachsen derselben einigemal beobachten. Die extraovuläre Auswüchse sind auch verästelt.

Wenn der Embryonalschlauch bis in die Isthmusregion hinabreicht, treten die beiden mikropylaren haustoriellen Bildungen als zwei beträchtlich vergrößerte Zellen mit je einem großen und hypertrophierten Kern auf (Abb. 7). Ist der Proembryo von einigen Zellen (unmittelbar unter dem Isthmus) aufgebaut, so erreichen die beiden Haustorien eine enorme Entwicklung. Sie sind stark verästelt, und die Arme zwängen sich zwischen die Zellen des Integumentes unter Auflösung derselben ein, so daß man den Eindruck der Pilzhyphen bekommt (Abb. 8 und 9). Die haustoriellen Fortsätze wachsen im wesentlichen gegen die Chalaza herab. Währenddem bleiben ihre Kerne in dem vergrößerten Basalteil, der an die Endospermzellen der Isthmusregion grenzt, zurück. Die Umrisse der Kerne sind immer unregelmäßiger und es werden viele Lappen und Einschnürungen gebildet (Abb. 10). Manchmal sind sie stark ausgezogen und dabei so umgebogen, daß man den Eindruck gewinnt, als ob sie in mehrere nebeneinander liegende Teilkerne fragmentiert sind.

Bernard (S. 186) hat bei *Phelipaea* am Mikropylarende zwei schwache, wenig deutliche haustorielle Bildungen beobachtet, welche seine Fig. 9 zeigt. Nach ihm (S. 186) verlaufen die Endospermteilungen, bevor die Haustorialzellen abgesondert werden, in der Art, daß auf die erste Querteilung des Embryosackes eine neue Querwand in der oberen, primären Endospermkammer folgt. Darauf „les deux supérieures de ces cellules ne se divisent pas, mais s'accroissent sur les côtés de l'appareil sexué et proéminent un peu dans les tissus du tégument (Pl. VII, fig. 8 et 9)“. Diese Zellen betrachtet er als schwach ausgebildete Haustorien, da sie sich durch ziemlich große Zellkerne und sich stark färbende Nukleolen auszeichnen. Bernard meint, daß diese haustoriellen Formationen besonders undeutlich und schwer zu erkennen sind, und hält deshalb ihre Gegenwart auch bei *Orobanche* für möglich, bei welcher er nicht im Stande war, sie zu entdecken.

Meine Beobachtungen an *Orobanche*-Arten haben gezeigt, daß die typischen Mikropylarhaustorien auch bei den Orobanchaceen vorkommen, und daß sie an die ähnlichen Bildungen bei den Scrophulariaceen, durch ihre kräftige Entwicklung, stark erinnern. Solche Haustorien wurden bei den *Rhinantheae* gefun-

den und beschrieben. Die große Übereinstimmung mit den entsprechenden Gebilden bei *Lathraea* und anderen Rhinantheen, wo das Mikropylarhaustorium zuweilen längs geteilt ist (Bernard, Schmid, Hofmeister), ist auffällig.

Betreffs der chalazalen Zelle führt Bernard an, daß „cette cellule forme un appareil conducteur bien typique“, fügt jedoch hinzu, daß sie mit dem Chalazahaustorium von *Lathraea* nicht verglichen und homologisiert werden darf, weil diese Zelle in den ernährungsphysiologischen Vorgängen keinen aktiven Anteil nimmt („ni la dissolution des tissus environnants, ni la présence d'un plasma très coloré, ni surtout une hypertrophie des noyaux“). Im Gegenteil, läßt uns die Entstehungsweise der chalazalen Endospermzelle bei *Orobanche Hederæ* und *gracilis* deutlich erkennen, daß eine wirkliche Homologie zwischen dieser und den ähnlichen und sich an derselben Stelle befindenden haustoriellen Bildungen bei *Lathraea*, *Pedicularis* u. a. besteht, nur mit dem einen Unterschied, daß sie bei *Orobanche* nicht in so hohem Maße entwickelt ist. Die Reduktion ist aber nicht so weit gegangen, um eine Homologisierung unmöglich zu machen. Auch funktionell ist sie stark reduziert, und deshalb von Anfang an im Vorgang der Degeneration begriffen. Derzeit sind mir die näheren Ursachen derselben unbekannt.

Hier sei es mir gestattet, auf die von Bernard missverstandenen Koch's Darlegungen hinzuweisen. Bernard sagt nämlich: „Cette cellule forme un appareil conducteur bien typique, mais nous ne saurions l'homologuer avec les suçoirs de *Lathraea* et les autres suçoirs décrits.... Nous ne pouvons donc être d'accord avec Koch, quand il veut établir cette homologie; nous ne sommes pas davantage d'accord avec lui, quand il dit qu'un appareil semblable se rencontre aux deux extrémités de l'albumen et que celui qui est à l'extrémité micropylaire est de beaucoup le plus important. Nous n'avons pu constater, au contraire, de telles formations qu'à l'extrémité chalazienne de l'albumen“ (S. 184). Koch hat nie solche Gedanken geäußert. Dagegen behauptete er, daß die Orobanchaceen keine haustorielle Bildungen besitzen. Folglich konnte er nicht die Homologie derselben mit denen von *Lathraea*, *Pedicularis*, u. a. feststellen. In seiner Arbeit verglich Koch (1876) den Vorkeim von Orobanchen mit dem von *Lathraea*, *Pedicularis*, u. a., indem er sagte: „Eine ähnliche Form besitzt nach Hofmeister der Vorkeim von *Lathraea Squamaria*, *Pedicularis sylvatica* u. a.“ (S. 344).

Koch behauptete, daß sich an den beiden Enden des Embryosackes je ein steriles Stück des Endospermgewebes befindet. Er widerlegt sogar Schacht's Beobachtungen an *Orobanche ramosa*, und behauptet, daß ähnliche Aussackungen bei *Orobanche* nicht vorhanden sind, wie sie etwa bei *Lathraea*, *Pedicularis* u. a. an beiden Enden des Embryosackes beobachtet wurden. Koch glaubt (1878, S. 225—226), daß Schacht in eine Täuschung verfiel, indem er die sterilen Endstücke des Endosperms für Aussackungen erklärte.

Aus meinen Beobachtungen geht deutlich hervor, daß sich bei der Gattung *Orobanche* die haustoriellen Bildungen tatsächlich vorfinden. Koch's „sterile“ Endstücke sind auch in der Tat

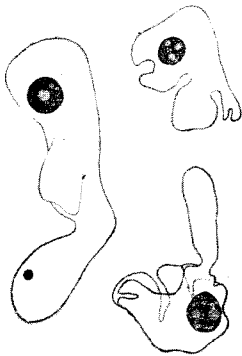


Abb. 10. *Orobanche Heisteria*. Amöboide Form der Haustorialkerne — Vergr. 910 \times .

vorhanden. Nur besteht das am Chalazaende gelegene Endstück nicht aus Endospermzellen, wie dies Koch will, sondern aus einer einzigen Endospermzelle, wie dies auch von Bernard, Persidsky mitgeteilt und jetzt von mir beobachtet wurde. Schacht's Behauptung, daß sich zwei Aussackungen an den beiden Enden des Embryosackes befinden, ist fraglich. Das Vorkommen einer Aussackung am Chalazaende spricht mehr für die Möglichkeit, daß Schacht, vielleicht durch eine Verwechslung, statt *Orobanche* etwa eine *Lathraea*- oder *Pedicularis*-Art untersucht hat. Denn nach meinen Untersuchungen ist bei *Oro-*

banche-Arten eine solche Aussackung am Chalazaende nicht vorhanden. Auch Bernard konnte keine Aussackung am Chalazaende feststellen, sondern nur eine „cellule chalaziale conductrice“. Persidsky untersuchte *Orobanche ramosa*, hatte aber Schacht's Aussackungen nicht gesehen. Bernard's Bekämpfung der Darlegungen von Koch ist ganz unbegründet, weil er die Angaben des letztgenannten Autors gänzlich missverstanden hat. Daß Koch seine sterile Endstücke mit den haustoriellen Bildungen bei *Lathraea* und *Pedicularis* homologisieren wollte, entspricht wie bereits erwähnt, nicht der Tatsache.

Wahrscheinlich haben die unvollständigen Beobachtungen Bernard zur Annahme geführt, daß sich bei *Orobanche* sp. in späteren Endospermstadien am Chalazaende eine „cellule con-

ductrice“, am Mikropylarende aber „une region amincie et pourvue de cellules plus petites“ befindet. Auch noch in späteren Entwicklungsstadien, sagt er, kommen die Mikropylarhaustorien nicht zum Vorschein. Dagegen haben meine Beobachtungen an *Orobanche*-Arten gezeigt, daß zur Zeit, in welcher die Endosperm-bildung weiter vorgeschritten ist, sich am Mikropylarende ober-

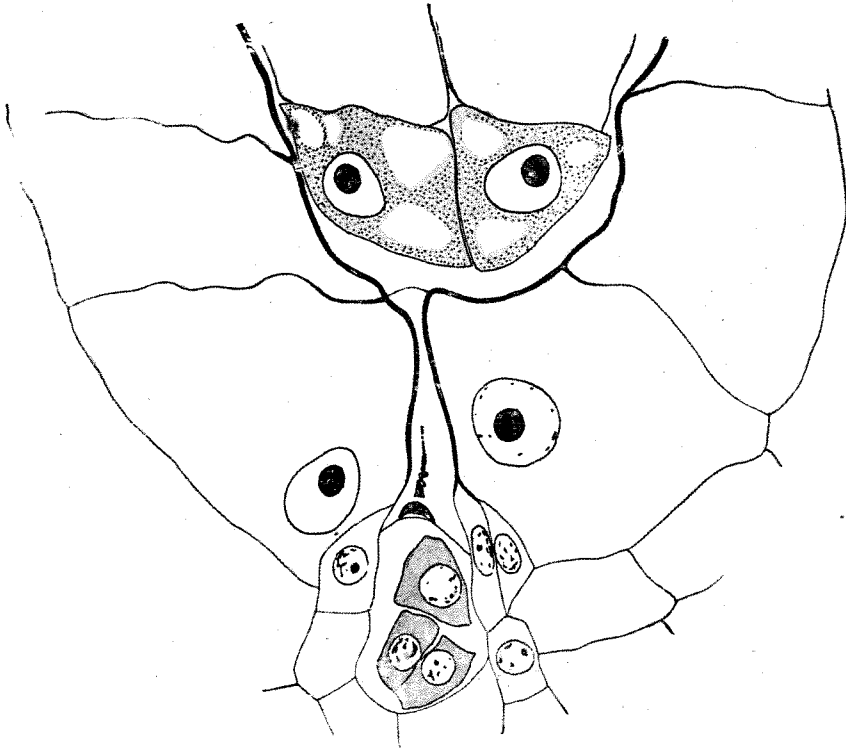


Abb. 11. *Orobanche Hederae*. Altes Endospermstadium. Die chalazale Partie der Samenanlage. Die chalazale Endospermzelle zusammengedrückt und fast inhaltsleer. Drei Antipoden noch sichtbar. Die Zellen der Mantelschichte stark erweitert und mit einer dicken Kutikula versehen. — Vergr. 910 \times .

halb des „sterilen Endstückes“, zwei kräftig entwickelte Haustorialzellen bilden. Die Mikropylarhaustorien sind bei meinen Präparaten von *Orobanche Hederae* so auffällig (Abb. 9), daß es mich wundert, wie dieselben von Bernard und früheren Forschern, auch von Persidsky, nicht wahrgenommen worden sind.

Nach Bernard ist die „cellule conductrice“ bei *Phelipaea* tätiger, als bei *Orobanche* sp. Außerdem hat er bei erstgenannter Pflanze am Mikropylarende zwei ungewöhnliche Endospermzellen

wahrgenommen, die in manchen Merkmalen von den anderen Endospermzellen abweichen, und er hält sie für schwach entwickelte Haustorien. „Ces appareils sont si peu distincts et si difficiles à reconnaître chez *Phelipaea* que nous ne voudrions pas nier d'une façon absolue leur présence chez *Orobanche* où nous aurions pu ne pas les découvrir. Ce seraient là, peut-être les formations décrites par Koch...“ (S. 186). Die beiden obersten Mikropylarzellen bei *Phelipaea* erkläre ich, nach Bernard's Abbildungen zu urteilen, als wirkliche haustorielle Bildungen, welche er auch bei *Orobanche* sp. unbedingt gesehen haben müßte. Diese Zellen sind in Bernard's Abb. 9 dargestellt, und zweifellos einem jüngeren Endospermstadium entnommen, weil ich Gelegenheit hatte, bei meinen Präparaten von *Orobanche Hederæ* und *gracilis* dasselbe Entwicklungsbild vorzufinden. Jedenfalls hat Bernard den älteren Entwicklungsstadien des Endosperms keine große Aufmerksamkeit gewidmet, sonst würde er die stark entwickelten Mikropylarhaustorien, wenn auch nicht bei *Phelipaea*, so doch sicher bei *Orobanche* gefunden haben, wie ich solche bei den von mir untersuchten *Orobanche*-Arten feststellen konnte.

Die jüngste Arbeit die sich mit der Samenentwicklung der Orobanchaceen beschäftigt, ist jene von Persidsky (1926). In der Einleitung der vorliegenden Untersuchungen erwähnte ich, daß seine Angaben in mancher Hinsicht anfechtbar sind. Nach ihm sind an den entsprechenden Enden des Endosperms die haustoriellen Bildungen vorhanden, und zwar ein mikropylares und ein chalazales Endospermhaustorium. Bei Besprechung des Mikropylarhaustoriums zieht er aber ganz fremde Elemente heran, die nichts mit dem eigentlichen Haustorium zu tun haben. Unter dem Mikropylarhaustorium versteht er eine ganze Anzahl von Zellen, die meines Erachtens wohl dem Endospermgewebe angehören, jedoch keine Merkmale der haustoriellen Zellen aufweisen. Seine Abb. 8 läßt deutlich erkennen, daß nur die zwei obersten Zellen als Mikropylarhaustorium zu deuten sind. Die übrigen Zellen, die den Embryoträger umgeben, gehören zu dem sog. „sterilen mikropylaren Endstücke“. Sie weichen von den Zellen des eigentlichen endospermalen Nährgewebes insoweit ab, als sie kleiner, plattenförmig und weniger entwicklungsfähig sind. Sie sind nur die Vermittler der Nahrungsstoffe, welche von Seiten des Mikropylarhaustoriums dem eigentlichen Endospermgewebe zuströmen. Infolge einer übermäßigen Zufuhr von Nährstoffe sind diese Zellen stark übernährt und deshalb in ihrer Weiterent-

wicklung gehemmt, und fallen schließlich einer Degeneration und Auflösung anheim. Diese Zellen bilden die Isthmusregion und entsprechen dem Koch'schen sterilen Endstücke des Embryosackes.

Obgleich ich mich mit den von Persidsky untersuchten *Orobanche*-Arten nicht beschäftigte, glaube ich doch, auf Grund seiner Abbildungen und meiner an *Orobanche Hederae* und *gracilis* erzielten Resultate folgern zu können, daß seine Befunde anders zu deuten sind, und daß sie einer Nachprüfung bedürfen.

Es ist weiter ganz irrig, wenn er sagt (S. 9): „Das mikropylare (obere) Haustorium enthält den zweizelligen Embryo und drei Zellen Endosperm; das chalazale enthält eine große zweikernige Zelle und drei Antipoden“. Oder auf S. 10, wo Persidsky eine Erklärung der Abb. 8 gibt: „Das mikropylare Haustorium Endospermzellen enthaltend; die obersten derselben sind sehr groß und ihre Kerne sind stark gefärbt. Inmitten dieser Zellen verläuft der Embryoträger aus einer Reihe Zellen bestehend, von denen die oberen schon degeneriert sind“. Die Auffassung des ganzen oberen Teils des Endosperms als Mikropylarhaustorium ist in keiner Weise zutreffend. Meine Beobachtungen an anderen *Orobanche*-Arten haben deutlich gezeigt, daß nur die zwei obersten Zellen als Mikropylarhaustorium zu deuten sind, weil nur an ihnen jene charakteristischen Merkmale der haustoriellen Bildungen zu bemerken sind. Andererseits hat Persidsky noch einen Irrtum begangen, indem er behauptet, daß das chalazale Haustorium auch die Antipoden enthält. Dieses Haustorium grenzt an die Antipoden, es enthält dieselben aber nicht. Endlich ist Persidsky's Behauptung, daß der Embryoträger aus einer Reihe von Zellen besteht, ebenfalls irrig. Die Embryoentwicklung wurde schon längst von Koch ausführlich verfolgt und seine Befunde mit vielen Abbildungen unterstützt. Nach diesem Forscher finden im Embryoträger keine Teilungen statt. Meine Beobachtungen zeigten auch, daß der Embryoträger in der ganzen oberen Ausdehnung ungeteilt bleibt. Was Persidsky für eine Reihe von Zellen hält, sind nur die nekrotisierten Abschnitte des Embryoträgers, welcher sich den Raumverhältnissen zwischen Endospermzellen angepaßt hat, und nach dem Absterben den Eindruck eines septierten Embryoträgers erweckt. Es degeneriert also der ganze Embryoträger als eine einzige Schlauchzelle und nicht die sogenannten „oberen Zellen“ desselben, wie dies von Persidsky aufgefaßt wurde.

Schlußfolgerungen.

Aus den oben dargelegten Untersuchungen über die Samenentwicklung von *Orobanche Hederae* und *gracilis* geht eine Reihe von Tatsachen hervor, die, wie ich glaube, für die Behandlung des Problems der verwandtschaftlichen Beziehungen der Familie nicht ohne Bedeutung sind. Aus den morphologischen und anatomischen Tatsachen darf wohl als begründet angesehen werden, daß die Ahnen der jetzt lebenden Orobanchaceen unter den Vorfahren der heutigen Scrophulariaceen, und nicht der Gesneriaceen, zu suchen sind. Eine ganze Reihe von Merkmalen sind den beiden erstgenannten Familien gemeinsam. Auch die Biologie der Orobanchaceen spricht vielmehr für die Annahme eines genetischen Zusammenhangs mit den Scrophulariaceen. Mit Recht hebt Boeshore (1920) hervor, daß die Ableitung der Orobanchaceen, als einer Gruppe ausgesprochener Parasiten, nur von einer solchen Pflanzenfamilie als möglich erscheint, die auch selbst mehr oder weniger eine Neigung zur parasitären Lebensweise zeigt. Eine solche Familie ist bei den Scrophulariaceen vorhanden. Innerhalb derselben gibt es alle Übergänge von den autotrophen Typen an bis zu jenen die einer semi- oder holoparasitischen Lebensweise angepaßt sind. Dagegen ist es ganz unbekannt, daß irgendeine Art innerhalb der Familie der Gesneriaceen ein parasitäres Leben führt. Folglich besteht zwischen den Orobanchaceen als Parasiten und den Gesneriaceen als Nichtparasiten eine Kluft, die gegen ihre unmittelbare genetische Beziehungen spricht, wenn auch die beiden Familien in dem einfächerigen Fruchtknoten mit parietaler Plazentation ein gemeinsames Merkmal besitzen.

Der einfächerige Fruchtknoten und die parietale Plazentation haben, nach Heinricher (1896, S. 390), nicht jene systematische Wichtigkeit, „die man ihnen beimisst“. Auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen über die Saugorgane bei *Lathraea*-Arten wurde er zu der Ansicht geführt, daß diese Gattung eine ganze Reihe von Merkmalen mit den Rhinantheen gemeinsam hat, und daß sie deshalb entschieden diesen angehört (S. 316). Trotzdem daß *Lathraea* den einfächerigen Fruchtknoten besitzt, wurde ihre Trennung von den ebenfalls einfächerigen Orobanchaceen ausgeführt, weil dieses Merkmal, wie dasjenige der parietalen Plazentation, sagt Heinricher (S. 390), als „ein künst-

lich gewähltes Einteilungsprinzip erscheint, gegenüber jener Summe von Merkmalen, welche *Lathraea* mit den *Rhinanthaceen* gemein hat“.

Die Befunde von Boeshore (1920) sprechen deutlich für eine morphologische, anatomische und biologische Kontinuität zwischen den Scrophulariaceen und Orobanchaceen. Nach ihm darf man auch nicht auf Grund eines einzigen Unterscheidungsmerkmals, nämlich des einfächerigen Fruchtknotens mit parietaler Plazentation, über die verwandtschaftlichen Beziehungen und die systematische Stellung der Orobanchaceen Schlüsse ziehen. Um so mehr als auch in vielen anderen Pflanzenfamilien solche Fälle bekannt sind, wo mit der Neigung zur saprophytischen oder parasitischen Lebensweise in der Fächerung des Fruchtknotens eine Reduktion eintritt. Wir lesen bei ihm (S. 141), „that Orobanchaceae simply represents a greatly degraded offshoot series or subfamily of parasitic habit that has gradually been derived from Scrophulariaceae in which slow absorption of the ovarian partitions has resulted in a one-celled state from a primitively two-celled“. Dieser Forscher führt gute Beweise zu Gunsten eines Parallelismus an, der zwischen dem progressiven Saprophytismus oder Parasitismus einerseits, und der Reduktion im Fruchtknoten andererseits besteht; der mehrfächerige Fruchtknoten geht in den einfächerigen, die zentrale Plazentation in die parietale über.

Hallier (1903) vertritt die Meinung, daß die Orobanchaceen mit den Scrophulariaceen, bzw. den Rhinanthen zu vereinigen sind, und in seiner Arbeit (S. 207) läßt er, „aus praktischen Gründen“, die Orobanchaceen auf die Rhinanthen folgen. Dieser Forscher betrachtet *Pedicularis* als diejenige Rhinanthengattung für wahrscheinlich, von welcher man die Orobanchaceen ableiten könnte. Unter den vielen Merkmalen, die *Orobanche* mit *Pedicularis* gemeinsam hat, erwähnt er auch „die beiden blasenartigen Vorwölbungen zwischen den drei Lappen der Unterlippe“, und fügt hinzu, daß sie kein bloßer Zufall sind, „sondern ein deutlicher Fingerzeig, wo die näheren Verwandten der... *Orobanchen* zu suchen sind“. Ich bin auch geneigt, diesen Merkmalen für die systematische Verwandtschaft eine wichtige Bedeutung beizumessen. Ich glaube, daß den nutzlosen, gleichgültigen Merkmalen in der Auffindung der phylogenetischen Homologien eine wichtige Bedeutung zukommt, weil diese, meiner Ansicht nach, keiner Auslese unterworfen sind, oder mindestens nicht in

einem so hohem Grade, als die anderen Merkmale, die als harmonieerhaltende, nützliche Anpassungsmerkmale im Dienste der Lebenserhaltung des Organismus stehen.

Ich habe die vorangehenden Untersuchungen über die Endosperm- und Haustorienbildung bei den Orobanchen mit Absicht unternommen, um festzustellen, inwieweit die vermutlichen verwandtschaftlichen Beziehungen der Orobanchaceen zu den anderen Familien der Tubifloren auch durch ihre Zytologie und Embryologie berechtigt sind. Und, wie zu erwarten war, stellte es sich heraus, daß die Orobanchaceen in zytologisch-embryologischer Hinsicht zu den bis jetzt diesbezüglich untersuchten Gesneriaceen keine unmittelbaren genetischen Beziehungen zeigen, sondern sich den Scrophulariaceen am nächsten anschließen könnten. Die Art und Weise wie das Endosperm und die Endospermhaustorien gebildet werden, insbesondere das Erwasen der mikropylar gelegenen Zellen zu einem mächtigen Mikropylarhaustorium, erinnert sehr an die wohlbekannten Verhältnisse bei den Rhinanthen, wie sie sich etwa bei *Lathraea*, *Alectorolophus* und *Pedicularis* vorfinden.

Schmid (1906) hebt in seiner ausführlichen Bearbeitung der Scrophulariaceen hervor, daß „die Teilungsfolge bei *Lathraea squamaria* aber insofern eine andere sein kann, als auf die erste Querteilung eine Längsteilung der oberen Zelle und auf diese wieder Querteilungen stattfinden können“ (S. 268). Diese abweichende Reihenfolge der Teilungsschritte des Endosperms stimmt geradezu mit derjenigen, die ich bei den Orobanchen Gelegenheit zu beobachten hatte. Ich glaube, daß diese Art der Endospermtellungen bei *Lathraea* (auch bei *Alectorolophus*) geradezu die normale und wahrscheinlich die einzige sein dürfte.

Während sich bei den Rhinanthen an beiden Polen des Endosperms je ein stark entwickeltes Endospermhaustorium bildet, kommt ein solches bei den Orobanchen nur am Mikropylarende vor. Das mikropylare Haustorium der Rhinanthen besteht entweder aus einer einzigen vierkernigen Zelle (*Pedicularis*, *Melampyrum*, *Euphrasia*, *Tozzia* und *Lathraea*), oder es werden gegen die Mikropyle zu zwei Zellen abgesondert, welche darauf noch je eine freie Kernteilung erfahren, so daß jede Zelle zwei Kerne enthält; gewöhnlich wird später die Trennungswand zwischen den beiden Zellen am oberen Ende durchbrochen, und ein Kern der einen Zelle wandert in die benachbarte ein (*Alectorolophus*, *Lathraea*).

Was das Mikropylarhaustorium betrifft, ist dieses nach Hofmeister (1851), Bernard (1903), und Schmid (1906) bei *Lathraea* zuweilen, wenn auch selten, längs geteilt. Bei den Orobanchen sind gleichfalls in der Mikropylregion zwei Zellen gebildet, welche später zu zwei großen Haustorialzellen auswachsen; es bleibt aber innerhalb derselben eine freie Kernteilung aus und sind diese demnach einkernig. Die Übereinstimmung zwischen *Lathraea* und *Orobanche* ist auch in dem gleichen Verhalten des mikropylaren Haustoriums besonders bemerkenswert. Das Durchbohren des Integumentes von Seiten dieses Haustoriums bei *Lathraea*, welches schon von Schacht (1850), Hofmeister (1851), Bernard (1903) und Schmid (1906) beobachtet wurde, konnte ich auch bei *Orobanche* wiederholt feststellen. Was die Zahl der Kerne betrifft, konnte ich bei *Orobanche* immer je einen stark hypertrophierten und amöboiden Kern in jeder der beiden Mikropylarzellen beobachten, während deren bei *Lathraea* und *Alectorolophus* je zwei vorhanden sind. Im Gegensatz zu *Lathraea* und *Alectorolophus* erfolgt bei *Orobanche* ein Durchbrechen der Trennungswand nicht.

Somit unterscheidet sich das Mikropylarhaustorium bei den Orobanchen von dem der Rhinantheen, die diesbezüglich bis jetzt untersucht wurden, dadurch, daß bei den erstgenannten die Reduktion weiter gegangen ist. Den *Orobanche*-Typus kann man sich leicht von dem *Lathraea*- oder *Alectorolophus*-Typus phylogenetisch abgeleitet denken. Durch bloßes Ausbleiben der freien Kernteilung in beiden oberen, mikropylaren Zellen, kommt man leicht und einfach zum *Orobanche*-Typus.

Die Entwicklung der chalazalen Haustorialzelle weicht von der bei *Lathraea* und anderen Rhinantheen insofern ab, als diese Zelle bei *Orobanche*-Arten im Wachstum zurückbleibt und außerdem ihre haustorielle Funktion ganz reduziert erscheint.

Im Gegensatz zu den Rhinantheen wird bei den Orobanchen am Chalazaende kein tätiges Endospermhaustorium gebildet. Diese Zelle wird früh, schon nach der ersten Querteilung des Embryosackes abgeschnürt und von weiteren Zellteilungen ausgeschaltet. In ihr vollzieht sich nur noch eine freie Kernteilung, so daß sie zweikernig bleibt. In der Zweikernigkeit der chalazalen Endospermzelle stimmen die Orobanchen mit den Rhinantheen überein. Bei den Rhinantheen aber wächst diese Zelle zu einem besonders mächtigen Chalazahaustorium aus. Bei den Orobanchen dagegen ist offenbar eine bemerkenswerte Reduktion am Chala-

zaende eingetreten, weil die chalazale Zelle von Anfang an im Vorgang der Degeneration und Auflösung begriffen ist. Dieses verkümmerte Chalazahaustorium ist jedenfalls von dem stark entwickelten Chalazahaustorium einiger Rhinanthen, oder einer anderen Rhinanthoideen-Gruppe herzuleiten. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß bei einer Ausdehnung der zytologisch-embryologischen Untersuchungen auf eine größere Anzahl der Gattungen und Arten, innerhalb der Familie der Orobanchaceen auch solche Typen vorgefunden werden, wo ein mehr tätiges und wahrscheinlich stark entwickeltes Chalazahaustorium ausgebildet ist. Schon von B e r n a r d wurde auf die Unterschiede in der Tätigkeit des Chalazahaustoriums bei *Orobanche* sp. und *Phelipaea coerulea* hingewiesen, indem er sagte, daß die „cellule chalaziale conductrice“ bei *Phelipaea* tätiger ist (S. 186).

S a m u e l s s o n (1913) hat in seiner musterhaften Arbeit über die *Bicornes*-Typen die Ansicht geäußert, daß die Orobanchaceen die Reduktionstypen darstellen und daß ihre schwach entwickelte Endospermhaustorien als phylogenetisch reduziert aufzufassen sind (S. 146). Bei dieser Schlußfolgerung stützte er sich auf die Angaben älterer Forscher, insbesondere auf diejenigen von B e r n a r d, welche aber als unvollständig angesehen werden müssen, wie ich gezeigt habe. Daß die Endospermhaustorien bei den Orobanchaceen nur angedeutet sind, wie es von B e r n a r d und neulich von P e r s i d s k y behauptet wurde, ist sicher ein Irrtum.

S c h n a r f (1917) hat in seiner Arbeit über die Entwicklungsgeschichte von *Plantago media* die Vermutung geäußert, daß die Orobanchaceen „von Formen herzuleiten sind, die ähnlich wie die Hauptmasse der Scrophulariaceen, ein wohl entwickeltes unteres und, wahrscheinlich auch oberes Haustorium besaßen. Denn auch das letztgenannte findet sich bei *Phelipaea* nach B e r n a r d in verkümmelter Ausbildung angedeutet“ (S. 940). Neulich hat S c h n a r f (1928) in seiner Bearbeitung der Embryologie der Angiospermen bezüglich der Orobanchaceen folgende Bemerkung gemacht (S. 380): „Der Verlauf der Zellteilungen spricht dafür, daß die Ausbildung terminaler Haustorien in Zusammenhang mit der Bildung kleiner, feilsparntiger Samen unterdrückt wurde“. Meine Beobachtungen an *Orobanche*-Arten haben deutlich zu Tage gebracht, daß sich die Orobanchaceen durch ein mächtig entwickeltes mikopylares und ein verkümmertes chalazales Endospermhaustorium auszeichnen.

Es entspricht nicht der Tatsache, daß das Mikropylarhaustorium in verkümmelter Ausbildung angedeutet ist, wie es von B e r n a r d angeführt wurde, und daß die Ausbildung terminaler Haustorien (in Zusammenhang mit der Kleinheit der Samen) unterdrückt wurde, wie es von S c h n a r f auf Grund B e r n a r d's unvollständigen Angaben angenommen wird. Aus B e r n a r d's Auslegungen kann man kein klares und vollständiges Bild über die haustoriellen Bildungen bei den Orobanchaceen bekommen, weil er, allem Anschein nach, den späteren Entwicklungsstadien dieser Bildungen keine Aufmerksamkeit gewidmet hat. Nur auf diese Weise kann man erklären, daß B e r n a r d die haustoriellen Bildungen bei *Orobanche* sp. überhaupt nicht, bei *Phelipaea* nur als schwache Andeutungen in verkümmelter Ausbildung wahrgenommen hat.

Obwohl die Endosperm- und Haustorienbildung bei den Orobanchen in vieler Hinsicht mit den bei *Lathraea*, *Alectrolophus*, *Pedicularis* u. a. Rhinantheen vorkommenden Verhältnissen übereinstimmen, glaube ich doch, daß eine unmittelbare Abstammung der Orobanchen von jetzt lebenden Arten der erwähnten Gattungen unmöglich ist. Die Reduktion in der Chalazagegend bei Orobanchen ist so weit gegangen, daß die Anknüpfung an die Vorfahren einer anderen Rhinantheen-Gattung wahrscheinlich ist. Diese vermutliche Gattung mag *Harveya*, *Hyobanche*, *Campbellia* oder *Buechnera* sein, wie es von Wettstein (1924) angenommen wurde. Neulich hat Livera (1927) einige Gattungen von den Scrophulariaceen (*Hyobanche*, *Campbellia*) die anderen von den Orobanchaceen (*Aeginetia*, *Christisonia*) abgetrennt und mit den neu geschaffenen Gattungen *Cliffordia*, *Legocia* zu „Aeginetiaceae, a new natural family of flowering plants“ zusammengestellt. Nach Livera weisen deutliche verwandtschaftliche Beziehungen zu den Aeginetiaceen einerseits die Scrophulariaceen-Gattungen *Harveya*, *Alectra*, *Buechnera*, *Striga* und *Cynium*, andererseits die Orobanchaceen-Gattungen *Boschniakia* und *Lathraea* auf. Leider sind alle diese Gattungen nicht auf die Endosperm- und Haustorienbildung untersucht (eine Ausnahme macht *Lathraea* und *Striga*) und deshalb bleibt die Frage über die näheren Verwandten der Orobanchen noch immer offen. Ich habe eine Untersuchung in dieser Richtung unternommen und hoffe bald in Zukunft auf diese so interessanten Fragen der Phylogenie aufs Neue zurückzukommen.

Es muß jedoch hervorgehoben werden, daß wir derzeit eine viel zu kleine Anzahl der Orobanchaceen-Gattungen in zytologisch-

embryologischer Hinsicht kennen, und sind deshalb manche Überraschungen möglich. Die bisherigen Angaben sind aber genügend, um die nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Scrophulariaceen einzusehen. Dagegen sind die unmittelbaren genetischen Zusammenhänge der Orobanchaceen mit den Gesneriaceen ausgeschlossen. Was den Ursprung der Gesneriaceen betrifft, sei es hier besonders bemerkt, daß diese Familie den *Verbasceae* am nächsten steht, welche als die ursprünglichste Gruppe innerhalb der Scrophulariaceen erachtet werden darf. Wie bekannt, hat auch Linné *Ramondia pyrenaica* als *Verbascum Myconi* beschrieben.

Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß die Scrophulariaceen ein Entwicklungszentrum für mehrere Pflanzenfamilien der Tubifloren darstellen, unter anderen auch für die Gesneriaceen und Orobanchaceen. Die beiden letztgenannten Familien dürften von zwei verschiedenen Gruppen innerhalb der Scrophulariaceen abstammen. Allem Anschein nach wurde die Trennung der Gesneriaceen in der Phylogenie früher ausgeführt. Die Orobanchaceen als mehr abgeleitete Gruppe stellt offenbar einen jüngeren Zweig der Scrophulariaceen dar. Guimarães (1904, S. 43) hält auch dafür, daß die Orobanchaceen „sãon de origem relativamente recente, e atravessam um periodo de intensa variaçãõ“. Daß die beiden Familien doch einige Merkmale gemeinsam haben können, glaube ich als selbstverständlich anzunehmen, da die Rhinantheen über die Gerardieen, Gratioleen in den Digitaleen und Verbasceen ihren Ursprung haben dürften, also in denen Gruppen, wo auch die Gesneriaceen ihren Ursprung genommen haben.

Ich halte es für berechtigt, hieraus den Schluß ziehen zu können, daß die Endosperm- und Haustorienbildung ein für die Rhinantheen und Orobanchen bezeichnendes Merkmal ist, und daß dasselbe für die systematische Verwandtschaft der beiden Gruppen wohl eine entscheidende Bedeutung besitzt. Schnarf's phylogenetische Vermutung (1917), daß die Orobanchaceen von Formen herzuleiten sind, die ähnlich wie die Hauptmasse der Scrophulariaceen ein wohl entwickeltes unteres und wahrscheinlich auch oberes Haustorium besaßen, ist durch meine Befunde als berechtigt erwiesen. Die Scrophulariaceen und Orobanchen stimmen in ihren Endospermmerkmalen in einem so hohem Grade überein, daß die Vereinigung der beiden Gruppen kein

großer Fehler sein würde. Eine Kontinuität zwischen den Scrophulariaceen und Orobanchaceen ist somit auch durch ihre Samenentwicklung erwiesen. Am Schluß sei es bemerkt, daß die Behandlung dieses Problems der systematischen Stellung und der phylogenetischen Ableitung der Orobanchaceen den fachgelehrten Systematikern überlassen werden soll, weil diese aus den Rahmen meiner Untersuchungen fällt.

(Aus dem Botanischen Institut der Philos. Fakultät, Beograd).

LITERATURVERZEICHNIS:

1891. *Baillon, H.*: Histoires des Plantes. Gesneriaceae. — Vol. X.
 1890. *Beck-Mannagetta, G.*: Monographie d. Gattung Orobanche.
 1891. ———: Orobanchaceae. — Engl. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. Teil IV, Abt. 3 b.
 1901. *Billings, F. H.*: Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. — Flora, Bd. 88.
 1903. *Bernard, Ch.*: Sur. l'embryogénie de quelques plantes parasites. — Journ. de Botanique, t. XVII.
 1920. *Boeshore, Irwin*: The morphological continuity of Scrophulariaceae and Orobanchaceae. — Diss., Philadelphia.
 1854. *Caspary, S.*: Über Samen, Keimung, Specien u. Nährpflanzen der Orobanchen. — Flora, Bd. 37.
 1923. *Dahlgren, K. V. O.*: Notes on the ab initio cellular endosperm. — Botan. Notiser.
 1927. ———: Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berücksichtigung d. deckzellosen Typen. — Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 67.
 1924. ———: Studien über die Endospermbildung d. Kompositen. — Svensk Botan. Tidskr., Bd. XVIII.
 1928. ———: Hakenförmige Leistenbildungen bei Synergiden. — Ber. d. deutsch. Botan. Ges., Bd. XLVI.
 1875. *Eichler, A. W.*: Blütendiagramme. Bd. II.
 1893. *Fritsch, K.*: Gesneriaceae. — Engl. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. Teil IV, Abt. 3 b.
 1924. *Glišić, Lj. M.*: Development of the female X-generation and embryo in *Ramondia*. — Diss., Belgrade.
 1924. *Gscheidle, A.*: Über Haustorienbildung in der Gattung *Veronica* und ihre systemat. Wertung. — Flora, N. F., Bd. 17.
 1904. *Guimarães, José d' Ascensão*: Monographia das Orobanchaceas. — Broteria, Vol. 3.
 1926. *Håkansson, A.*: Zur Zytologie von *Celsia* und *Verbascum*. — Lunds Univ. Årsskr., N. F. Avd. 2.
 1903. *Hallier H.*: Über die Abgrenzung und Verwandtschaft der einzelnen Sippen bei den Scrophularineen. — Bull. Herb. Boiss., II Sér., t. 3.

1896. *Heinricher, E.*: Anatomischer Bau und Leistung d. Saugorgane der Schuppenwurz-Arten. (*Lathraea Clandestina* und *Lathraea Squamaria*). — Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanz., Bd. VII.
1901. ———: Die grünen Halbschmarotzer. III. — Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 36.
1851. *Hofmeister, W.*: Zur Entwicklungsgeschichte der Embryos des Personaten, — Flora, Bd. 34.
1858. ———: Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. — Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. I.
1859. ———: Neue Beiträge z. Kenntnis d. Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen. — Abh. königl. sächs. Ges. Wiss., Bd. IV.
1914. *Jacobsson-Stiasny, E.*: Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildungen bei den Angiospermen. — Sitzb. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. 123, Abt. 1.
1876. *Koch L.*: Über die Entwicklung des Samens der Orobanchen. — Bot. Zeitung.
1878. ———: Über die Entwicklung der Samen der Orobanchen. — Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XI.
1887. ———: Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen. — Heidelberg.
1926. *Lénoir, M.*: Evolution des chromatines. — Archives de Morph. Génér. et Expérim., Fasc. 26.
1927. *Livera, E. J.*: Aeginetiaceae, a new natural family of flowering plants. — Ceylon Journ. of Sc., Botany, Vol. X, Part 2.
1915. *Palm, Bj.*: Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. — Akad. Abh. Stockholm.
1926. *Persidsky, D.*: Zur Embryologie der Orobanche cumana Wallr. und Orobanche ramosa L. — Bull. du Jard. Bot. de Kieff, Livraison IV.
1913. *Samuelsson, G.*: Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Bicornestypen. — Svensk Bot. Tidskr., Bd. VII.
1850. *Schacht, H.*: Die Entwicklungsgeschichte des Pflanzenembryo. — Amsterdam. (In litteris).
1894. *Schimper*: Phanerogamen. — In Bonner Lehrb. d. Botanik.
1906. *Schmid, E.*: Beiträge. z. Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen. — Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. XX, Abt. 1.
1917. *Schnarf, Karl*: Beiträge z. Kenntnis d. Samenentwicklung d. Labiaten. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. 94.
1917. ———: Zur Entwicklungsgeschichte von *Plantago media*. — Sitzb. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. CXXVI, Abt. 1.
1921. ———: Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. II. *Klugia zeylanica*. — Österr. Bot. Zeitschr., Jahrg. 70.
1925. ———: Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. V: Über zwei kritische Fälle der Endospermentwicklung (*Verbena* und *Triglochin*). — Österr. Botan. Zeitschr., Jahrg. 74.
1928. ———: Die Embryologie der Angiospermen. — Linsb. Handb. d. Pflanzenanatomie., Abt. II, Teil 2.

1922. *Schürhoff, P. N.*: Die Entwicklungsgeschichte von *Ilex aquifolium*.
— Ber. d. deutsch. Botan. Ges., Bd. 39.
1926. ———: Die Zytologie der Blütenpflanzen. — Stuttgart.
1868. *Solms-Laubach, Hermann Graf zu*: Über den Bau und die Entwicklung parasitischer Phanerogamen. — Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. VI.
1895. *Wettstein, R. v.*: Scrophulariaceae. — Engl. Prantl, Natürl. Pflanzenfam., Tel IV, Abt. 3 b.
1897. ———: Scrophulariaceae, Nachtrag. — Ibid.
1924. ———: Handbuch der systematischen Botanik. — Aufl. 3.
1896. *Worsdell, W. C.*: On the development of the ovule of *Christisonia*, a genus of the Orobanchaceae. — Journ. of Linn. Soc., London, Botany, Vol. XXXI.
-