

# ZUR ENTWICKLUNGSGESCHICHTE VON LATHRAEA SQUAMARIA L.

von

**Ljub. M. Glišić**

(Beograd, VIII. 1932)

## Einleitung

*Lathraea squamaria* ist in mehrfacher Hinsicht ein Gegenstand sehr eifriger und eingehender Untersuchungen gewesen. Unter anderem hat ihre Samenentwicklung die Aufmerksamkeit einiger hervorragender Forscher auf sich gezogen (Schleiden, 1837; Schacht, 1850, 1855; Hofmeister, 1851, 1858, 1859; Vesque, 1879; Jönsson, 1879—80; Bernard, 1903; Schmid, 1906; und Heinricher, 1931).

Die bisherigen Untersuchungen, die sich mit der Endosperm-bildung bei *Lathraea squamaria* befaßten, haben kein einheitliches Verhalten der Teilungsschritte des Endosperms geliefert. Es war deshalb von Interesse, diese Art nach der Ausbildung des Endosperms nachzuuntersuchen.

Aus den Angaben vieler Forscher ging indessen zweifelsohne hervor, daß die Haustorialbildungen bei *Lathraea squamaria* vom Endosperm herzuleiten und daß sie demnach zu den Endospermhaustorien zu rechnen sind. In jüngster Zeit hat aber Heinricher (1931) in seiner „Monographie der Gattung *Lathraea*“ die Ergebnisse eigener Beobachtungen mitgeteilt. Bezüglich der Herkunft der Haustorialbildungen gelangte er zu dem Ergebnis, daß diese auf eine völlig andere Weise zustande kommen, und vertritt die Ansicht, daß sie zu den Embryosackhaustorien zu rechnen seien, bespricht sie aber weiter als Abkömmlinge der Synergiden (Mikropylarhaustorium) und Antipoden (Chalazahaustorium). Er schreibt (S. 116): „Ich bringe die Bilder mir voll bewußt, daß sie andere Anschauungen verraten als die, welche durch Balicka-Iwanowska, Bernard und Schmid vertreten werden. Das wird das Be-

trachten der Figuren unmittelbar erkennen lassen. Es handelt sich um die Frage über den Ursprung der Haustorialschläuche, oder besser gesagt, über die Herkunft der Kerne in ihnen; Ausbuchtungen des Embryosacks sind erstere in jedem Falle. Die genannten Autoren erklären sie einheitlich für Abkömmlinge des Endosperms, während meine Bilder einigermaßen auf die Antipoden hinsichtlich des chalazalen Haustoriums, weniger auffällig auf die Synergiden für das mikropylare Haustorium hinweisen“.

Heinrichers Anschauung über die Antipodennatur des chalazalen Haustoriums bei *Lathraea* steht aber nicht ganz allein da. Eine ähnliche Auffassung findet man auch bei Vesque (1879, S. 303)<sup>1</sup>.

Die Befunde vieler anderer Forscher, die sich mit der Entstehung und Entwicklung der Haustorien bei *Lathraea* beschäftigten, lassen nicht auf eine Beteiligung der Antipoden („anticlines“ im Sinne Vesques) und Synergiden schließen. Außerdem wurde die Antipodennatur des Chalazahaustoriums von Bernard (S. 32) entschieden abgelehnt: „Si Vesque avait cherché à suivre dans ses détails l'origine de ces appareils chez *Lathraea* par exemple, s'il avait cherché dans les stades jeunes la présence des antipodes à la base du sac, il les aurait certainement trouvées ei il aurait relevé bien d'autres arguments encore qui l'auraient obligé à considérer le suçoir comme né de l'embryosac et non d'une anticline“.

Von Synergidennatur des Mikropylarhaustoriums scheint auch Heinricher selbst nicht genügend überzeugt zu sein, wie es aus den oben angeführten Zeilen seiner Monographie S. 116 zu ersehen ist. (Vgl. auch seine Auslegungen auf S. 119).

Nach Heinricher ist die Entscheidung der Frage nach dem Ursprung der Haustorialbildungen nicht von weitgehender Bedeutung (S. 116). Indessen hat sich in der letzten Zeit eine Tendenz immer mehr geltend gemacht, die zytologisch-embryologischen Merkmale für die phylogenetisch-systematischen Zwecke zu verwerten. Viele Forscher haben sich in diesem Sinne ausgesprochen. Es genügt, auf die neueren Arbeiten von Tischler

---

<sup>1</sup> Es sei aber hier darauf hingewiesen, daß Heinricher keine Einsicht in die originelle Arbeit von Vesque haben konnte (Vgl. die Fußnote in Monographie Heinrichers, S. 116), was ein Mißverständnis in Bezug auf Vesques Darstellungen über die sogenannten Antiklinen zur Folge hatte. Darauf komme ich später zurück.

(1928, 1929) und vielen seiner Mitarbeiter und Nachfolger sowie auf Schürhoffs (1928) und Schnarfs (1927—29, 1931) vorzügliche Bücher und auf die schöne Arbeit von Poddubnaja-Arnoldi (1931) hinzuweisen, um zu sehen, welche eine große Bedeutung diesen Merkmalen für den Ausbau des natürlichen Systems zukommt. Diesen Merkmalen darf man eine besondere Wichtigkeit bei der systematischen Gliederung und Abgrenzung innerhalb eines engeren oder weiteren Verwandtschaftskreises beimessen. Deshalb ist es keineswegs gleichgültig, ob die Haustorien, in unserem Falle bei *Lathraea*, aus Synergiden und Antipoden oder aus Endosperm abzuleiten sind. Wären sie Abkömmlinge der Synergiden und Antipoden wie dies Heinricher will, würde *Lathraea* innerhalb der Scrophulariaceen in dieser Hinsicht völlig allein stehen, dafür diese Familie eine allgemeine Verbreitung der Endospermhaustorien sehr charakteristisch ist. Auf diese Weise hätte Heinricher den Wert seiner früheren und jetzt in der Monographie vertretenen Ansicht über die systematische Stellung der Gattung *Lathraea* etwas beeinträchtigt. Die unsichere systematische Stellung dieser Pflanze<sup>1</sup> ist durch Heinrichers embryologische Befunde noch unsicherer und strittiger gemacht worden, als sie vorher war.

Die Ergebnisse, zu denen Heinricher kam, rechtfertigen eine eingehende Revision der embryologischen Verhältnisse bei *Lathraea*. Da ich ohne dies die Angaben älterer Forscher nachzuuntersuchen beabsichtigte, um die ersten Teilungsschritte des Endosperms in einwandfreier Weise festzustellen, und dann auf embryologischem Wege Gesichtspunkte zu finden, welche die systematische Stellung dieser Gattung und ihre Verwandtschaftsbeziehungen zu den Scrophulariaceen und Orobanchaceen verständlicher machen könnten, veranlaßten mich Heinrichers Darstellungen über einige meiner Beobachtungen früher als gedacht zu berichten.

Das Material zu den vorliegenden Untersuchungen stammt hauptsächlich von wildwachsenden Pflanzen (Silberlindenwald auf Košutnjak in der unmittel-

<sup>1</sup> In jüngster Zeit ist *Lathraea* in die Orobanchaceen einbezogen. Siehe Beck's monographische Bearbeitung der Orobanchaceen in Englers Pflanzenreich, 1930, H. 96. Dieses Werk ist in Heinrichers Monographie außer Acht gelassen worden!

baren Umgebung von Beograd). Die Fixierungen wurden am natürlichen Standort ausgeführt. Einige Fixierungen sind an Material gemacht worden, das von im botanischen Garten in Ljubljana gezogenen Pflanzen gesammelt ist.

Als Fixierungsmittel dienen das von Lenoir modifizierte Bouins Pikro-Formol und die Carnoysche Mischung von Alcohol absolut. und Acid. acet. glaciale. Mit beiden Flüssigkeiten sind günstige Resultate erzielt worden.

Zur Färbung der meist 10—15  $\mu$  dicken Mikrotomschnitte kam ausschließlich die Eisenhämatoxylinmethode nach Heidenhain zur Anwendung.

## Eigene Untersuchungen

### 1. Markosporen- und Embryosackbildung

In den jüngsten von mir beobachteten Samenanlagen sind die beiden Teilungen, die zur Bildung der Makrosporen führen, schon beendet. Die vier Makrosporen bilden eine lineare Tetradenreihe (vgl. auch Jönsson und Schmid), welche von der Nuzelusepidermis bekleidet ist (Abb. 1). Die Samenanlagen sind syndermal im Sinne Dahlgrens (1927); die primäre subepidermal gelegene Archesporezelle scheidet keine Deckzelle ab und geht somit direkt in die Makrosporenmutterzelle über. In äußerst seltenen Fällen kann sich mehr als eine Makrosporenmutterzelle weiter entwickeln. Solche Bilder sind mir bisweilen in Präparaten begegnet, wo zwei Tetradenreihen dicht

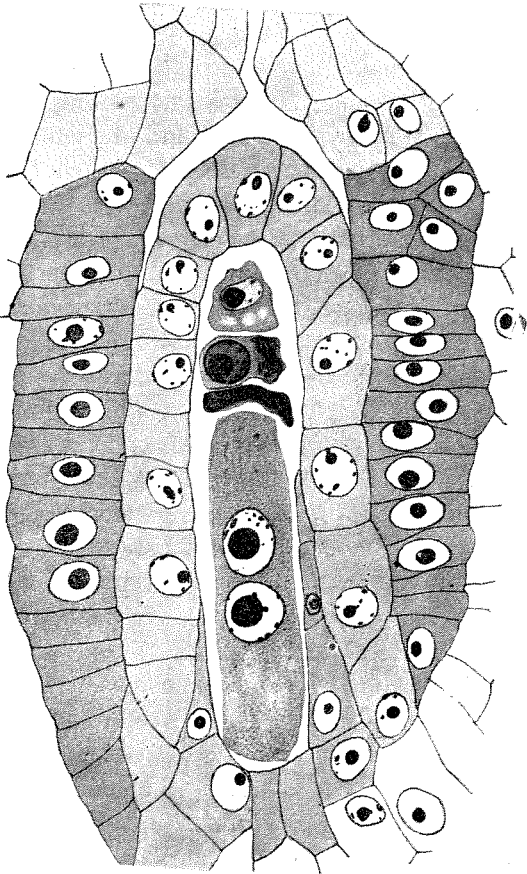


Abb. 1. Heranwachsen der chalazalen Makrospore zum Embryosack. Stadium des zweikernigen Embryosackes. Drei oberen Tetradenzellen in Degeneration. 1120 X.

nebeneinander zu liegen kommen (Abb. 2). Ihre Weiterentwicklung über das Tetradenstadium hinaus konnte nicht festgestellt werden. Mehr als einen definitiven Embryosack konnte ich jedoch in meinen Präparaten nie auffinden.

Nur die chalazale Makrospore gelangt zur Weiterentwicklung und wird zur Initiale des Embryosackes, während die drei darüber befindlichen rasch nacheinander zu Grunde gehen (Abb. 1) und später noch eine Zeitlang als intensiv dunkelgefärbte an die Seite der heranwachsenden Makrospore geschobene Masse nachweisbar sind. Die Umbildung der chalazalen Makrospore zum Embryosack scheint mir eine ausnahmslose Regel zu sein, da ich eine ausgeprägte Tendenz der übrigen drei Makrosporen, sich weiter zu entwickeln, nicht wahrnehmen konnte. Dagegen ist nach den Angaben Schmid's die Zahl der entwicklungsfähigen Makrosporen manchmal größer. Dieser Forscher nimmt an, daß die gelegentlichen Embryosackzwillinge (seine Abb. 56b u 56c) aus zwei Makrosporen ein und derselben Tetradenreihe hervorgegangen seien. Er sagt (S. 265): „Ich bin geneigt, sie auf Zellen ein und derselben Tetradenreihe zurückzuführen, da mir ihre Lagerung sehr dafür zu sprechen scheint und ich übrigens nie 2 Tetradenreihen nebeneinander auffinden konnte“.

Die Weiterentwicklung der chalazalen Makrospore zeigt ein für die meisten Angiospermen gewöhnliches Verhalten: in drei Teilungsschritten, die sich auf den Makrosporenkern beschränken, wird sie zum achtkernigen Embryosack. Demnach erfolgt die Embryosackbildung bei *Lathraea squamaria* nach dem Normaltypus. Das Heranwachsen der Makrospore wird von den üblichen Vakuolisationsvorgängen begleitet. Im Vierkernstadium haben die Kernpaare, die durch eine große zentrale Vakuole getrennt sind, eine mit den Raumverhältnissen verbundene Orientierung: die mikropylaren Kerne sind transversal neben-, die chalazalen longitudinal hintereinander gelagert (vgl. auch Schmid, Seite 266). Die Hauptmenge des Zytoplasmas ist in dem mikropylaren Ende angehäuft; der chalazale Teil bleibt immer plasmaärmer und bekommt ein mehr vakuoliges Aussehen. Hie und da hatte ich Gelegenheit den dritten Teilungsschritt, der zur Fertigstellung des achtkernigen Stadiums führt, zu beobachten. Die vier Kernspindeln treten synchron auf. Die beiden mikropylaren sind annähernd rechtwinkelig zueinander orientiert, wobei die obere Kernspindel transversal, die untere in der Längsrichtung des Embryosackes zu liegen kommt. Die Annahme, daß die beiden

oberen Kerne der mykropylaren Vierergruppe die Schwesterkerne der Synergiden sind, liegt nahe. Die chalazalen Kernspindeln sind hintereinander in der Längsrichtung des Embryosackes gelagert, woraus die künftige lineare Anordnung der Antipoden erklärt werden kann (Abb. 3).

Sobald das acht-kernige Stadium erreicht ist, tritt die Abgrenzung und Differenzierung der Zellen im Innern des Embryosackes ein. Die Zellenbildung findet an beiden Polen nicht gleichzeitig statt; sie geht am chalazalen Ende gegenüber derjenigen am mikropylaren etwas voraus. Die drei einkernigen Antipoden bilden eine Zellenreihe im unteren schmalen Teil des Embryosackes (Abb. 3). Sie bleiben an Plasmagehalt hinter den Zellen des Eiapparates zurück und sind kurz vor der Befruchtung vollständig verschwunden (Abb. 4). Während die Synergiden die Spitze des Embryosackes einnehmen, ist die Eizelle unter dem Embryosackscheitel

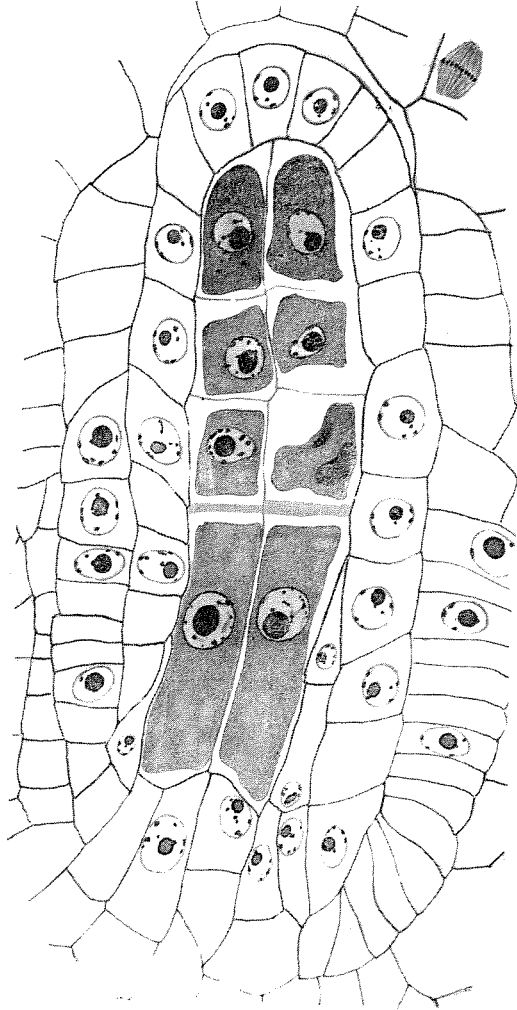


Abb. 2. Zwei Tetradenreihen, aus zwei Archespozzellen entstanden. 1120  $\times$ .

angeheftet und streckt sich daher etwas tiefer als die Synergiden nach unten. Die beiden Polkerne verschmelzen frühzeitig zu einem sehr großen Zentralkern, der sich durch ovoide Form und einen großen kugligen Nukleolus auszeichnet. Das Verschmel-

zungsprodukt der beiden Polkerne ist näher an den Eiapparat gerückt.

Die Umbildung der Makrospore zum reifen Embryosack erfolgt unter gleichzeitiger Zunahme an ihrer Größe und Umfang. Im Vierkernstadium findet, wie gewöhnlich, eine bedeutende Streckung gegen die Mikropyle zu statt. Dann wird die Nuzelusepidermis nahe an der Spitze durchbrochen, und der im Wachstum begriffene Embryosack zwingt sich in den Mikropylkanal hinein. Gleichzeitig wird dieser Teil des Sackes auf Kosten der angrenzenden Zellen des Integumentes erweitert. Nachdem der

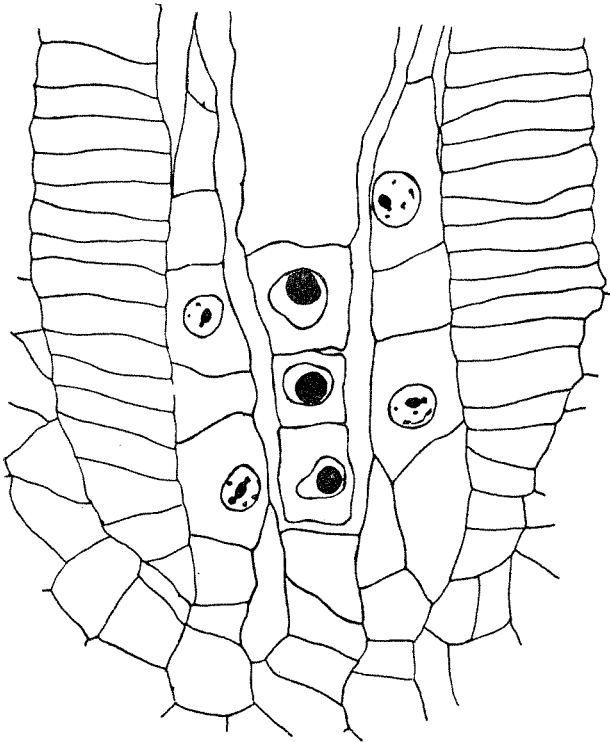


Abb. 3. Antipodenregion. Drei Antipoden eine Längsreihe bildend. Seitlich Nuzelluszellen und Mantelschichte. 1120  $\times$ .

Embryosack das achtkernige Stadium erreicht hat, und die Zellen in seinem Innern ausdifferenziert sind, dringt er mit seiner Basis kräftig in das Chalazagewebe ein, unter Zerdrücken und Auflösen der umliegenden Zellen, die als stärker färbare Überreste den unteren Teil des Embryosackes umgeben (Abb. 4). Gleichzeitig wird der basale Teil des Embryosackes nach den

Seiten erweitert. Die Antipoden werden dabei zuerst betroffen. Sie sind, wie bei den meisten Scrophulariaceen, von sehr kurzer Beständigkeit und sind sogleich nach ihrer Ausbildung in Degeneration begriffen (Abb. 4). In fertiggebildeten auf die Befruchtung wartenden Embryosäcken läßt sich keine Spur von Antipoden mehr entdecken. Durch kräftiges Wachstum des chalazalen Teiles nimmt der Embryosack

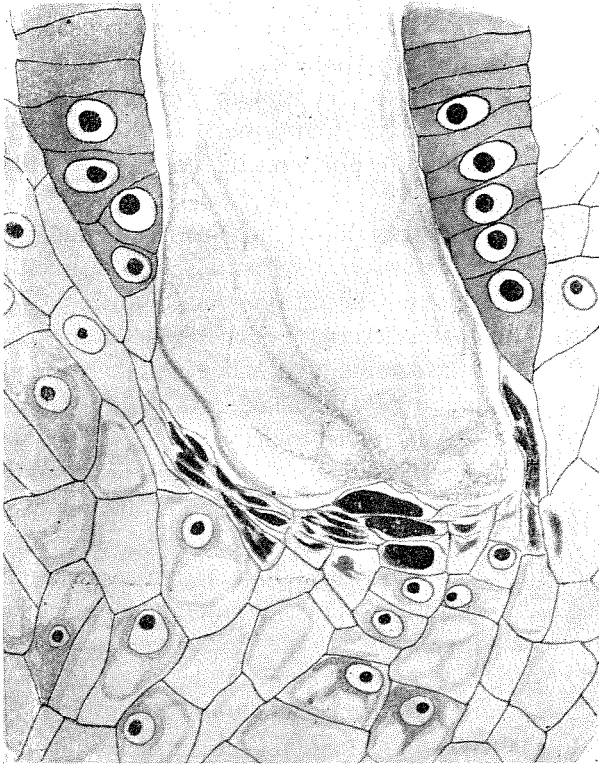


Abb. 4. Der basale Teil des Embryosackes. Die Antipoden und die angrenzenden Zellen des Chalazagewebes zerdrückt. Hinaustreten des basalen Teiles des Embryosackes aus der Mantelschichte 1120  $\times$ .

schließlich seine endgültige Form an. Er wird gegen die Chalaza immer mehr erweitert und am Grunde abgeplattet (Abb. 4). Dem Vorstoßen nach der Chalaza hinab scheint das darunter liegende Chalazagewebe einen gewissen Widerstand entgegenzusetzen. Infolge dieses Hindernisses kommt es zur Erweiterung und Abplattung des Embryosackes am chalazalen Ende. Diese



Wachstumsveränderungen sind von einer Verarmung des Plasma-gehaltes des ganzen Chalazagewebes begleitet.

Die Abplattung des Embryosackes wurde schon von Jöns-son bemerkt und abgebildet. Er schreibt (S. 23): „Mycket tidigt och innan ännu kärnsammansmältningen försigått, börjar embryosäcken aflattas nedtill, på samma gång dess vägg börjar bli tjockare . . . Den sekundära tillväxten medför vidare tillintetgörandet af antipoderna, som derefter endast ge sig tillkänna såsom en obetydlig, slemmig aterstod. Under det embryosäcken på detta sätt alltjemt arbetar på att skaffa sig större plats, blir följden den, att den cellväfnad, som ligger under embryosäckens bas och som utgör understa delen af nucellus, så småningom upplöses på alldeles samma sätt som vid den ofta omtalade förträngningen, genom förslemning“.

Der Teil der inneren Epidermis des Integumentes, der an den Embryosack grenzt, wird als Mantelschichte ausdifferenziert, deren Zellen stark in die Quere gestreckt und reich an Protoplasma sind. Die ersten Anlagen derselben sind noch in den frühesten Entwicklungsstadien deutlich erkennbar, nämlich während der Tetradenbildung. Die Lage der Mantelschichte ist aus den Abb. 1—4, 6, 8—10 ersichtlich.

Es sei hier noch auf eine Erscheinung hingewiesen. Es kommt nämlich nicht selten vor, daß die Samenanlagen, auch in ein und demselben Fruchtknoten, in der Entwicklung nicht gleichen Schritt halten und deshalb auf den verschiedenen Entwicklungsstadien zu finden sind. Während der Embryosack in einigen Samenanlagen einen ganz normalen Entwicklungsablauf durchmacht, wird die Entwicklung in den anderen früher oder später eingestellt. Infolge dieser Hemmung bringen solche Samenanlagen keine befruchtungsfähigen Embryosäcke hervor. Sie nehmen noch eine Zeitlang an Größe und Umfang zu; endlich schrumpft ihr Inhalt zusammen. Infolge der stark verminderten Wachstumsintensität kann der Embryosack nicht den Nuzellus-epidermis durchbrechen und in den Mikropylenkanal hinaustreten. Diese Erscheinung, die man sonst oft bei den lange in der Kultur gezogenen Pflanzenhybriden beobachten kann, habe ich nicht näher untersucht. In diesem Zusammenhang möchte ich auf eine ähnliche Erscheinung bei *Orobanche Hederae* hinweisen, die mir früher aufgefallen ist (Glišić, 1929).

## 2. Endosperm Bildung

Die feineren Einzelheiten bei der Ei- und doppelten Befruchtung habe ich nicht verfolgt. Indessen wurden die Pollenschläuche oft in der Nähe des Mikropylkanals angetroffen. Von ihrem früheren Verlaufe liegen mir jedoch keine Beobachtungen vor. Der Pollenschlauch wächst durch die Mikropyle bis zum Eiapparat hinab (Porogamie) und entleert dann seinen Inhalt in die eine Synergide, die dadurch, wie gewöhnlich, getrübt und stark färbbar wird (Abb. 10, 12, 13). Die andere Synergide bleibt nach der erfolgten Befruchtung des Eikernes noch eine Zeitlang am Leben erhalten, beginnt aber bald gleichfalls die Degenerationszeichen aufzuweisen und endlich ist von ihr nichts mehr zu sehen. Die Synergidenüberreste sind oft

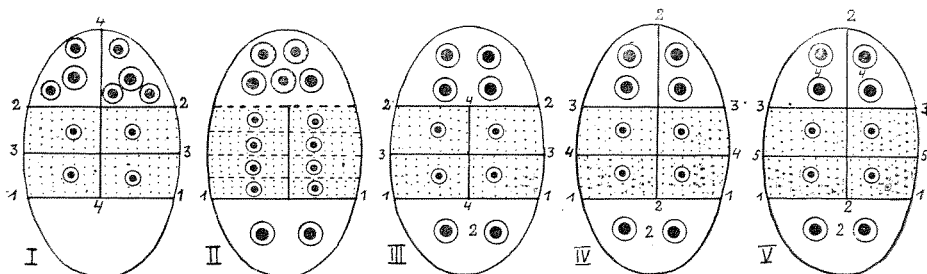


Abb. 5. Schematische Darstellung der verschiedenen Deutungen der Endosperm-Bildung. I, nach Hofmeister; die untere Endospermkammer „zellenleer“, in den beiden obersten Zellen „die Bildung transitorischer Zellkerne und freier Zellen“. II, nach Bernard; die mikropylare Zelle „2—4 ou même davantage“ Kerne enthaltend. III und IV nach Schmid, V nach Glišić. Die punktierten Zellpaare sind aus solchen Zellen zusammengesetzt, die das „eigentliche“ endospermale Nährgewebe liefern. Die unterbrochenen Linien in II zeigen, daß der Abgrenzung der Zellen wiederholte Kernteilungen vorausgehen.

mit ziemlich weit vorgerückten Stadien der Endosperm-Bildung nachweisbar (Abb. 9, 10, 12, 13).

Sobald die Befruchtung vollzogen ist, setzt die Endosperm-Bildung unmittelbar ein. Sie geht der Embryoentwicklung bedeutend voraus, da die Ruheperiode der Oospore sehr lange dauert.

Die Angaben über die Endosperm-Bildung bei *Lathraea squamaria* liegen in der älteren Literatur vor, sind aber bezüglich der Teilungsfolge, wie schon in der Einleitung erwähnt, mehr oder weniger unsicher, da die Aufeinanderfolge der Endosperm-teilungen von verschiedenen Forschern in ungleicher Weise dargestellt und gedeutet ist. Die beigefügten schematischen Zeich-

nungen (Abb. 5) wollen eine Übersicht dieser verschiedenen Deutungen geben.

Die Angaben Schachts lassen in bezug auf Vollständigkeit und Klarheit viel zu wünschen übrig. Sie deuten doch darauf hin, daß das Endosperm durch sukzessive Zellteilungen gebildet wird.

Nach Hofmeister wird durch die erste Teilung (1—1) der Embryosack in zwei übereinander liegende Zellen zerlegt. Während in der basalen keine weitere Zellteilungen stattfinden, teilt sich die mikropylare von neuem quer (2—2). Die mittlere von diesen drei ursprünglichen Zellen stellt die „Endospermutterzelle“ oder die „Anfangszelle des Endosperms“ dar, weil die weitere Ausbildung des Endosperms von ihr ausgeht. Beim nächsten Teilungsschritt (3—3) wird die mittlere Zelle durch eine Querwand geteilt. Darauf werden alle Zellen, mit Ausnahme der basalen, längsgeteilt (4—4), wodurch die einfache Zellenreihe verdoppelt wird. Durch wiederholte Querteilungen der beiden mittleren Endospermzellagen (in der Abb. 6 punktiert) wird die Zahl der Etagen vermehrt. Endlich treten die Teilungen auf, die in allen Richtungen des Raumes orientiert sind und auf diese Weise wächst das Endosperm in die Dicke.

Auf Grund der unbestimmten Beschreibung bei Jönsson kann man nur die Vermutung äußern, daß das Endosperm von Anfang an zellular ist. In den Haustorfalschläuchen kommt es zur Bildung mehrerer freien Kerne, die Jönsson für „en fortplantad endosperm bildning utom den egentliga embryosäcken“ (S. 24) hält.

Nach Bernard verläuft auch die erste Teilung in Querrichtung (1—1). Während in der basalen Endospermzelle bei der nächsten Kernteilung keine Wandbildung erfolgt, wodurch sie zum zweikernigen Chalazahaustorium wird, scheinen in der mikropylaren wiederholte Kernteilungen zu folgen, die zur Bildung einer Zahl freier Kerne führen, zwischen denen nachträglich die Zellwände angelegt werden. Bernard spricht sich darüber folgendermaßen aus (S. 130): „Dans la moitié micropylaire, au contraire, le noyau grossit très peu; il se divise rapidement en plusieurs noyaux, entre lesquels s'établiront des membranes constituant une série longitudinale de cellules d'albumen“. Die so entstandene einfache „série longitudinale“ wird darauf durch Längsteilung verdoppelt, wobei sowohl die chalazale als auch die mikropylare Zelle ungeteilt bleiben<sup>1</sup>; in den beiden letzten kommt es zur Bildung zweier freien Kerne. Durch weitere Teilungen der beiden mittleren, zweizelligen Etagen wird das eigentliche endospermale Nährgewebe gebildet.

Nach Schmid bildet sich das Endosperm bei *Lathraea squamaria* nach zwei verschiedenen Typen aus. Der erste Typus kommt in der Regel vor und stimmt, was die Aufeinanderfolge der Wände betrifft, mit den Darstellungen bei Hofmeister überein, nur mit dem einen Unterschied, daß beim vierten Teilungsschritt (4—4) auch die obere der drei ursprünglichen Zellen ungeteilt bleibt. Über den zweiten Typus, der eine Ausnahme zu sein scheint, berichtet Schmid folgendes (S. 268): „Die Teilungsfolge kann aber insofern eine andere sein, als auf die erste Querteilung eine Längsteilung der oberen Zelle und auf diese wie-

<sup>1</sup> Auf S. 132 kommt Bernard zu dem Schluß, daß die chalazale Zelle in sehr seltenen Fällen längsgeteilt werden kann, und so kommt er in Widerspruch zu seiner früheren Behauptung.

der Querteilungen stattfinden können; doch geht auch in diesem Fall das eigentliche Endosperm nur aus der mittlern der drei ursprünglichen Zelllagen hervor“. Demnach kann die mikropylare Zelle „bald längsgeteilt, bald ungeteilt“ sein. Hinsichtlich der Zahl der Kerne in der chalazalen Zelle stimmen die Angaben Schmid's mit denen bei Bernard völlig überein. Während die mikropylare Zelle nach Bernard eine nicht bestimmte Anzahl der Kerne („2—4 ou même davantage“) enthalten kann, sind es deren bei Schmid 4 bzw. 2:2, je nachdem die mikropylare Zelle ungeteilt oder zweigeteilt ist.

Aus dieser Zusammenstellung der Ergebnisse ist deutlich zu ersehen, daß verschiedene Forscher sich in ungleicher Weise über die Endosperm-Bildung bei *Lathraea squamaria* ausgesprochen haben. Die beigefügte tabellarische Übersicht gibt uns diese verschiedenen Deutungen wieder:

		Schacht	Hofmeister	Jönsson	Bernard	Schmid	Glišić	
Endosperm- bildung	zellular	?	+	?		+	+	
	helobial (?)				+			
Basale Zelle	zellenleer	+	+					
	zweikernig				+	+	+	
	mehrkernig			+				
Mikropyla- re Zelle	unge- teilt	vierkernig				+		
		mehrkernig			+	+		
		zellenleer	+					
	längs- geteilt	2:2 Kerne					+	+
		mehrkernig		+				

Um über die ersten Teilungsschritte des Endosperms eine Klarheit zu schaffen, war die erste Frage, die einer Beantwortung bedurfte: ob sich das Endosperm bei dieser Pflanze nach einem einheitlichen oder, wie es Schmid will, nach zwei verschiedenen Typen bilde. Im Falle daß sich das Endosperm nach einem Typus entwickelt, war ferner zu entscheiden, welcher von den beiden Typen bei Schmid der Wahrheit am nächsten steht. Da den Endospermmerkmalen, wie gesagt, eine wichtige Bedeutung für phylogenetisch-systematische Verwertung zukommt, so müssen die Teilungsschritte lückenlos verfolgt und aufs genaueste festgestellt werden, um ein für die systematische Verwertung brauchbares Tatsachenmaterial darstellen zu können.

Im folgenden will ich über meine Beobachtungen berichten.

Die Teilungsschritte des Endosperms werden von den Zellteilungen begleitet. Die erste Teilung des primären Endospermkernes erfolgt unter Bildung einer Querwand (1—1), wodurch die Endospermanlage in zwei übereinander liegende primäre Endospermzellen zerlegt wird. Die Abb. 6 zeigt die erste Kernteilung abgeschlossen;

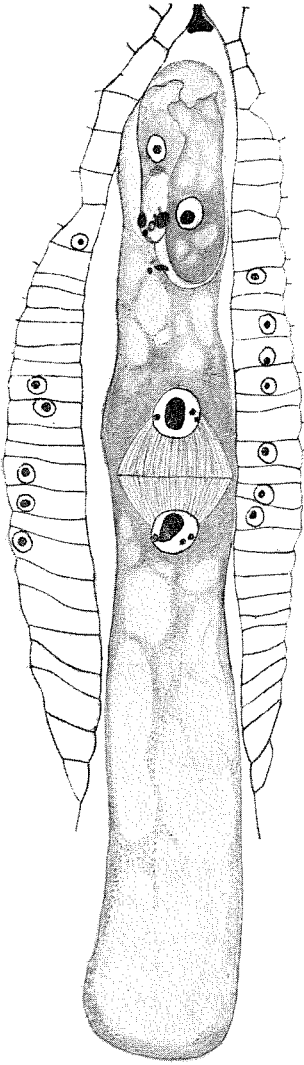


Abb. 6. Endospermanlage während des ersten Teilungsschrittes des Endosperms. 560  $\times$ .

im Äquator der Kernspindel ist eine quer verlaufende Teilungswand zwischen den beiden schon ausgebildeten Tochterkernen angelegt. Da diese Teilungswand oberhalb der Mitte der Endospermanlage gestellt ist, so entstehen zwei ungleich große Endospermzellen: die kleinere obere und die größere untere.

Beim zweiten Teilungsschritt wird die mikropylare primäre Endospermzelle durch eine längs verlaufende, zu der vorher entstandenen senkrechte, Zellwand geteilt (2—2). Die Abb. 7 stellt ein Stadium dar, wo sich die beiden transversal gestellten Kernspindeln in der Metaphase befinden. Die Abb. 8 ist ein weiteres Stadium davon; an Stelle der oberen Zelle sind zwei Längszellen entstanden. In der chalazalen aber erfolgt nur einmalige Kernteilung ohne darauffolgende Wandbildung, so daß es hier zur Bildung einer großen zweikernigen Zelle kommt, die sich im Laufe der weiteren Entwicklung zum mächtigen Chalazahaustorium umbildet (vgl. auch die Abb. 8—11). Die trans-

versale Lage der Kernspindel in der chalazalen primären Endospermzelle (Abb. 7) läßt vermuten, daß diese zweikernige Zelle von einer solchen herzuleiten ist, die bei den Vorfahren der Gattung *Lathraea* längsgeteilt war. Der Plasmagehalt sowie die beiden stark hypertrophierten

Kerne lassen auf eine haustorielle Tätigkeit der chalazalen Zelle schließen. Die Kernteilungen in beiden primären Endospermzellen erfolgen gleichzeitig (Abb. 7).

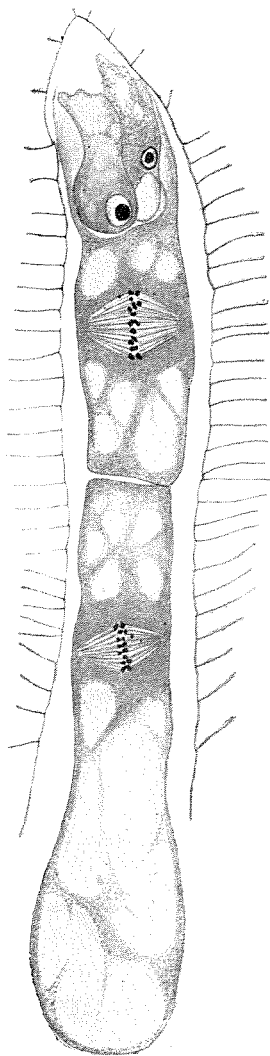


Abb. 7. Der zweite Teilungsschritt des Endosperms. Die Kerne der beiden primären Endospermzellen in Teilung begriffen. 560  $\times$ .

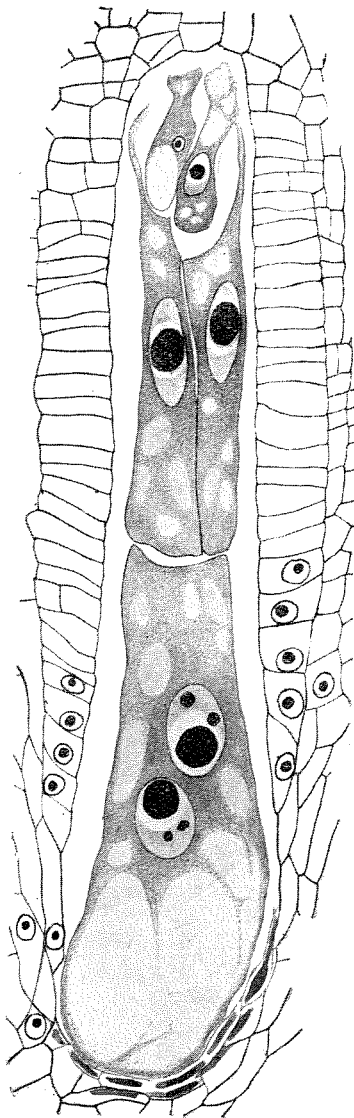


Abb. 8. Wie die vorige, aber die mikropylare primäre Endospermzelle in zwei Längszellen geteilt, die chalazale zweikernig. 560  $\times$ .

Beim dritten Teilungsschritt erfährt jede Längszelle der mikropylaren primären Endospermzelle je eine Querteilung (3—3), wie

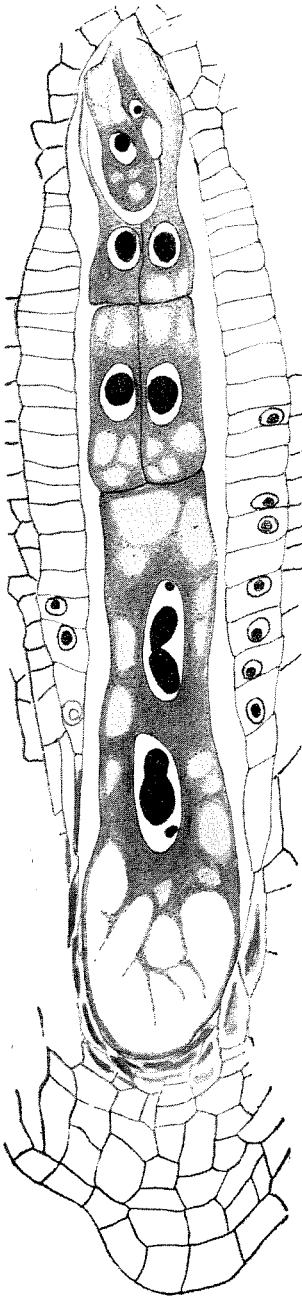


Abb. 9. Jungdliches Endospermstadium. Beim dritten Teilungsschritte werden die beiden Längszellen quergeteilt und die mikropylaren Haustorialzellen abgeschnitten. Die chalazale Zelle wächst zum Chalazahaustorium heran. 560 X.

es aus der Abb. 9 ersichtlich ist. Nach dieser Teilung besteht das Endosperm aus einer großen zweikernigen Zelle an der Chalaza und über dieser aus zwei Zellpaaren. Alle diese Zellen sind nur an jenen Schnitten sichtbar, die senkrecht zur Mediane der Samenanlage ausgeführt sind. Einen solchen Schnitt stellt uns die Abb. 9 dar (vgl. auch die Abb. 6—13). Liegt dagegen die Längswand in der Bildebene, d. h. sind die Samenanlagen median getroffen, dann bekommt man nur eine Längsreihe der Zellen und könnte meinen, die Endospermanlage sei durch zwei Querwände in drei übereinander liegende Zellen geteilt. Auf diese Weise ist die Täuschung Schmid's und aller früheren Forscher über die Dreiteilung des Embryosackes zu erklären, daß eine mittlere Zelle herausgeschnitten sei, die die „Endosperm-mutterzelle“ darstelle. Auf derartigen ungenügenden Beobachtungen beruht ohne Zweifel auch Schmid's Behauptung, daß die mikropylare der drei ursprünglichen Zellen „bald längsgeteilt, bald ungeteilt“ angegriffen werden könne.

Der vierte Teilungsschritt (4—4) findet in den beiden Zellen des mikropylaren Zellpaares statt. Sie erfahren nur je eine Kernteilung ohne Wandbildung, so daß an diesem Pol zwei zweikernige Zellen ent-

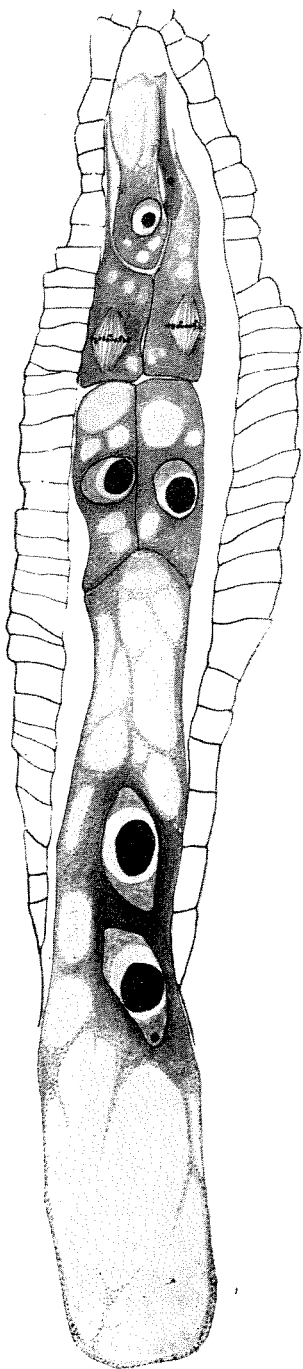


Abb. 10. Beim vierten Teilungsschritte werden die beiden mikropylaren Zellen zweikernig. 560  $\times$ .

stehen, die sich später zum Mikropylarhaustorium entwickeln. Die Abb. 10 zeigt die beiden Kerne in der Metaphase. Die Abb. 11 stellt ein weiteres Stadium dar, wo die beiden mikropylaren Zellen je zwei Kerne enthalten.

Sobald der vierte Teilungsschritt vollzogen ist, kommt es zur Quer-

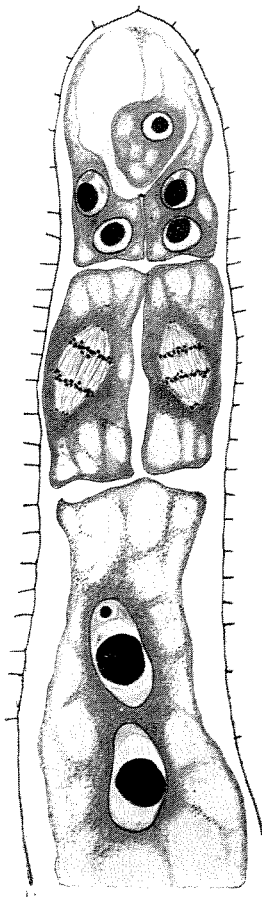


Abb. 11. Etwas späteres Endospermstadium. Die chalazale und die beiden mikropylaren Zellen zweikernig, zur Bildung der Haustorien bestimmt. Die beiden mittleren Zellen in Teilung begriffen (Bildung des „eigentlichen“ Nährgewebes). 560  $\times$ .



teilung des unteren Zellpaares (Abb. 11), wodurch die beiden Stockwerke des „eigentlichen“ Endospermgewebes gebildet werden (Abb. 12). Damit wird der fünfte Teilungsschritt (5—5) abgeschlossen.

Die weiteren Endospermteilungen finden nur in diesen beiden endospermbildenden Zellpaaren statt. Sie teilen sich lebhaft unter Bildung der Querwände, bis endlich das endospermale Nährgewebe eine Längsreihe aus ungefähr 10 Zellpaaren erreicht hat. Im Laufe der weiteren Endospermbildung wird aber diese zweireihige Anordnung der Endospermzellen nicht beibehalten. Es treten jetzt zu ungleicher Zeit die Teilungswände auf, die abwechselnd nach allen Richtungen des Raumes orientiert sind. Auf diese Weise setzt das Dickenwachstum des Endosperms ein. Als Folge des Dickenwachstums werden die Zellen des Integumentgewebes, die zwischen der Mantelschichte und der äußeren Epidermis der Samenanlage liegen, allmählich zusammengedrückt; endlich sind von ihnen nur die Membranenüberreste zu sehen.

Aus diesen meinen Beobachtungen geht hervor, daß sich die Gattung *Lathraea* durch ein *ab initio* zelluläres Endosperm auszeichnet. Hinsichtlich der Aufeinanderfolge der Endospermteilungen ist das Endosperm demjenigen Typus des zellulären Endosperms anzuschließen, der in der embryologischen Literatur als *Brunella*-Form im Sinne Sch n a r f s (1917, 1928) bezeichnet wird. In diesem Zusammenhang mag hier besonders darauf hingewiesen werden, daß auch bei einigen *Orobanche*-Arten die gleiche Bildungsweise des Endosperms festgestellt wurde (Glišić, 1929). In meiner Arbeit über die Orobanchen habe ich der Vermutung Ausdruck gegeben, daß die zweite, nach Sch m i d abweichende Teilungsfolge des Endosperms bei *Lathraea squamaria* „geradezu die normale und wahrscheinlich die einzige sein dürfte“ (Glišić, 1929, S. 134). Und wie erwartet, gaben mir meine vorliegenden Untersuchungen Recht.

Ein Vergleich der schematischen Zeichnungen (Abb. 5) zeigt, daß die von mir oben beschriebenen drei ersten Teilungsschritte genau so wie bei Sch m i d — zweiter Endospermtypus — verlaufen. Was den vierten Schritt der Endospermbildung betrifft, so ist ein Unterschied zu bemerken. Während nach Sch m i d die mittlere Zellenlage quergeteilt wird, ist aus meinen Darstellungen zu ersehen, daß beim vierten Schritt die beiden mikropylaren Zellen zweikernig werden, und daß die mittlere Zellenlage erst beim fünften Teilungsschritte quergeteilt wird. In diesem Sinne sind also Sch m i d s Angaben zu berichtigen und zu ergänzen.

### 3. Haustorienbildung

Die Haustorialbildungen bei *Lathraea squamaria* sind von Schleiden (1837), Schacht (1850, 1855), Hofmeister (1851, 1858, 1859), Vesque (1879), Jönsson (1879—80), Bernard (1903), Schmid (1906) und Heinricher (1931) beachtet und mehr oder weniger eingehend untersucht worden. Während einige dieser Forscher die Haustorialbildungen mehr oder weniger ausdrücklich als Haustorien des Endosperms erklärten, kamen Vesque und Heinricher zu ganz abweichenden und sehr eigentümlichen Anschauungen. Nach ihnen sollen die Antiklinen (Vesque), Antipoden (Heinricher) und Synergiden (Heinricher) an der Bildung der Haustorien beteiligt sein.

Inwieweit die Angaben Heinrichers begründet sind, werden meine folgenden Auslegungen zeigen. Bevor ich aber zu den Ergebnissen meiner Beobachtungen komme, will ich mich über die Hauptergebnisse früherer Forscher kurz äußern.

Schleiden hat bezüglich der Haustorialbildungen einige kürzere Angaben gemacht und abgezeichnet. Diese Bildungen hat aber Schacht etwas näher untersucht und beschrieben.

Zufolge Schacht (1850, S. 126—127) sind die Haustorien „Aussackungen des Embryosacks“, die sich an beiden Polen „noch vor der Befruchtung“ (im Sinne Schleiden-Schachts Theorie) entwickeln. Diese Aussackungen stehen in Beziehung zur Ernährung des Endosperms und „sobald das Endosperm ausgewachsen, ist auch ihre Bestimmung vollendet, ihr Saft schwindet und Luft füllt ihre Räume“. In einer späteren Arbeit (1855) bespricht er die Entstehungsweise der Aussackungen bei *Pedicularis* und macht auch einige Angaben über *Lathraea*. In der Fußnote (S. 148—149) vergleicht er die beiden Gattungen miteinander und sagt: „Die Samenknospen beider Pflanzen haben mit einander viel gemein; wie bei allen Rhinanthaceen entsteht in beiden Enden des Embryosacks kein Sameneiweiß. Bei *Pedicularis* bildet das obere Ende eine schnabelförmige Spitze (d) und außerdem noch eine seitliche Aussackung (a) (Fig. 1.), bei *Lathraea* fehlt die erstere, während die letztere (a) vorhanden ist. ... Das untere zellenleere Ende des Embryosacks bleibt bei *Pedicularis* unentwickelt (F. 1. b), bei *Lathraea* dagegen entsteht aus ihm die untere sehr bedeutende Aussackung (F. 6. b)“.

Hofmeister hat in seinen Mitteilungen (1851, 1858, 1859), die reich an Abbildungen sind, den Haustorien bei *Lathraea* eine besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Hier sei nur auf seine Mitteilung vom Jahre 1859 verwiesen, da in ihr die vollständigste Darstellung enthalten ist. Er spricht sich in folgender Weise aus (S. 609—610): „Die untere, ursprünglich grössere Hälfte des Embryosackes, wie auch die obersten, dessen Scheitelgegend ausfüllenden, aus den frühesten Theilungen der Urmutterzelle des Endosperms hervorgegangenen Zellen, in denen allen keine Zellentheilungen statt haben, entwickeln dafür umfangreiche Ausstülpungen ihrer Membranen; blinddarmähnliche Fortsätze, welche nach dem Anheftungspunkt des Eychens hin strebend, tief in dessen Gewebe

zerstörend eindringen. Von der Seitenfläche des unteren, zellenleeren Endes des Embryosackes aus entwickelt sich ein solcher, meist sehr weiträumiger und langer, cylindrischer solcher Fortsatz (F. 19), der nicht selten von seiner ursprünglichen Richtung (nach der Anheftungsstelle des jungen Samens) ablenkend, seitwärts aus dem Gewebe desselben hervorbricht. Von den beiden obersten Zellen des Endosperms, deren eine das befruchtende Keimbläschen einschliesst, entwickelt in der Regel nur eine (T. XVIII. F. 14, 16, 23, T. XIX. F. 1), seltener beide (F. 19) eine derartige Ausstülpung; zunächst eine halbkugelige Auftreibung (F. 14) der Membran, die später sich zu einem schlauchförmigen Anhang umbildet (T. XIX. F. 3, 4). Sehr häufig geht in diesen Ausstülpungen die Bildung transitorischer Zellenkerne und freier Zellen vor sich (T. XVIII. F. 19)«.

Die Auslegungen von Hofmeister zeichnen sich, im Gegensatz zu denen Schachts, durch Klarheit aus. Aus seinen Beschreibungen und Abbildungen geht deutlich hervor, daß die „Ausstülpungen“ endospermatischer Natur sind und daß sie nach der heutigen embryologischen Terminologie entschieden zu Endospermhaustorien gerechnet werden sollen. Betreifs der „Ausstülpung“ an der Chalaza ist Hofmeister gleicher Ansicht wie Schacht, d. h. daß sie zellenleerer Raum darstellt. Für die mikropylaren „Ausstülpungen“ gibt dagegen an, daß sie „transitorische Zellenkerne und freie Zellen“ enthalten.

Vesque vertrat eine Auffassung über die Natur des Haustoriums bei *Lathraea*, die von seiner Antiklinentheorie beherrscht wurde. Nach ihm nimmt die unterste der drei Antiklinen („anticline cotyloïde“) die haustorielle Funktion an und wachse folglich zum mächtigen Haustorium aus, während die beiden oberen Antiklinen („anticlines actives ou albuminigènes“) an der Bildung des Endosperms beteiligt seien. Vesque selbst brachte keine eigenen Abbildungen, die seine Auffassung der Haustorialverhältnisse bei *Lathraea* stützen könnten, sondern wies nur auf die Abbildungen bei Hofmeister (1859) hin. Aus diesen Abbildungen läßt sich aber unmöglich ein Schluß auf die Beteiligung der Antiklinen (= Antipoden) an der Bildung des Haustoriums ziehen.

Im Jahre 1879—80 ist Jönssons Abhandlung „Om embryosäckens utveckling hos Angiosperma“ erschienen, worin er unter anderem auch über die Haustorien bei *Lathraea* berichtet. Diese Mitteilung ist von den späteren Forschern, in Bezug auf die Entwicklungsgeschichte von *Lathraea*, außer Acht gelassen worden. Nach Jönsson stellen die Haustorien „blindsäcklika utskott“ an beiden Polen des Embryosackes dar. In jedem findet man „större eller mindre antal kärnor“, die er für Abkömmlinge „från någon kärna inom embryosäcken“ hält. In jüngsten Stadien enthalte jeder Auswuchs je einen Kern; mit der Weiterentwicklung mache dieser Kern wiederholte Teilungen durch und auf diese Weise werde die Zahl der Kerne vermehrt, die dann zu zwei und zwei nebeneinander zu liegen kommen. Über die Herkunft des ursprünglichen Kernes in jedem Auswuchse spricht sich Jönsson folgendermaßen aus (S. 24): „Att denna ursprungliga kärna ej kan vara någon af ägg- eller antipodapparatus element är fullkomligt säkert.... Om den deremot är en afkomling af centalkärnan, har jag visserligen ej kunnat med noggrannhet afgöra, men allt talar därför, för så vidt det är en sanning, att denna senare utgör utgångspunkten för hvarje endospermbildning. Dett är nemligen ganska antagligt, att medan annu ett fåtal endospermceller finnas, den öfversta och nedersta endospermkärnan, hvilka alltjemt förbli fria, falla ned uti utskotten och der fortsätta att dela sig“. Die Seitenauswüchse sind nach Jönsson „en fortplantad endospermbildning“; sie stellen

„sekundära endospermreservoarer“ dar und „kunna såsom sådana bilda ett plus i näringsförradet för embryot“.

Von den beiden folgenden Forschern, Bernard (1903) und Schmid (1906), haben die Haustorialbildungen bei *Lathraea* sehr ausführliche Darstellungen erfahren. Sie kamen zu dem Ergebnis, daß diese ihrer Entstehung nach zu den Endospermhaustorien zu rechnen sind.

Nach Bernard geht das chalazale Haustorium aus der chalazalen primären Endospermzelle hervor, die durch einmalige Kernteilung zweikernig wird. Sie treibt später einen seitlichen Auswuchs, der sich zum mächtigen „suçoir lateral de l'albumen“ entwickelt. Die mikropylare Zelle, die gleichfalls zweikernig wird, wächst zum „suçoir micropylaire“ heran. Die Zahl der Kerne im Mikropylarhaustorium kann nach Bernard eine schwankende sein; an einigen Stellen werden deren zwei angegeben, an anderen aber „deux ou plus“ oder „2—4 ou même davantage“. Bernard konnte die Äußerung Schachts über das Hineinwachsen des Mikropylarhaustoriums in den Mikropylkanal sowie den Durchbruch von Seite des Chalazahaustoriums und ihre Anlegung an die Plazenta nicht bestätigen. Indes stimmen seine Angaben mit denen von Hofmeister und Schacht überein, daß der mikropylare Haustorialschlauch das Gewebe der Samenanlage durchbrechen und sich an die Plazenta anlegen könne. In reifen Samen seien die Haustorientüberreste noch als leere Kanäle erkennbar.

Nach Schmid wächst die chalazale Zelle zum zweikernigen Chalazahaustorium heran. Zur Bildung des seitlichen Auswuchses komme es „auf einem Stadium, wo das Nährgewebe aus etwa 4 Zelllagen zu 4 Zellen sich zusammensetzt“. Zu gleicher Zeit treibe auch das Mikropylarhaustorium einen Seitenauswuchs. Nach Schmid soll das Mikropylarhaustorium „bald längsgeteilt, bald ungeteilt“ sein. Im ersten Falle enthielten die beiden Zellen je zwei Kerne, im zweiten sei die einzige Zelle vierkernig. Die Trennungswand zwischen beiden Haustorialzellen werde später am oberen Ende durchbrochen und alle vier Kerne wandern dann in den seitlichen weiterwachsenden Auswuchs hinein. Das Mikropylarhaustorium könne die Samenanlage durchbrechen und sich dann an die Plazenta anlegen. „Gegen die Samenreife werden beide Haustorien teilweise mit Endosperm ausgefüllt“ (S. 268).

Die jüngste Angaben, die über die Haustorialbildungen bei *Lathraea squamaria* berichten, sind von Heinricher (1931), in seiner Monographie. Im Anschluß an Vesques Darstellungen macht Heinricher einen Versuch, die Antipodennatur des Chalazahaustoriums wiederum aufrecht zu erhalten. Wie schon erwähnt, ist nach Vesque das Haustorium an der Chalaza aus einer Antikline („anticline cotyloïde“) hervorgegangen. Dieser Anschauung folgt Heinricher insofern, als er dieses Haustorium auf die Antipoden zurückführen will, mit dem Unterschied, daß anstatt der „anticline cotyloïde“ die beiden Antipoden („anticlines actives ou albuminigènes“ im Sinne Vesques) an der Bildung des chalazalen Haustoriums teilnähmen. Außerdem hat Heinricher der Vermutung Ausdruck gegeben, daß die Synergide an der Bildung des Mikropylarhau-

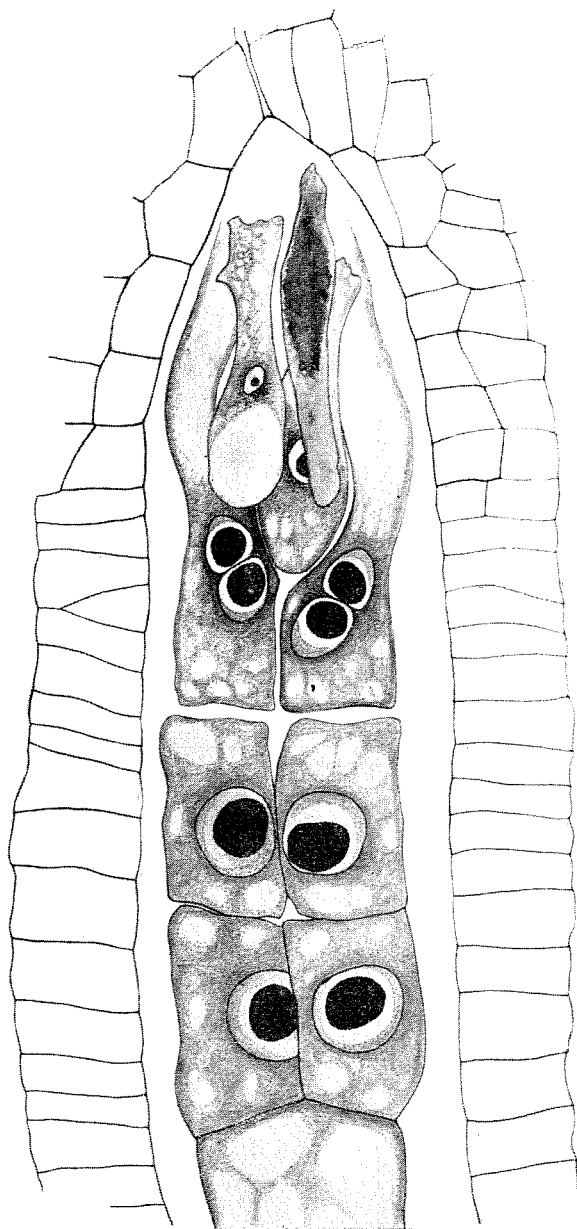


Abb. 12. Das „eigentliche“ Endospermgewebe vierzellig. Zwischen beiden mikropylaren Haustorialzellen liegt die befruchtete Eizelle und darüber die Synergiden, von denen die rechte degeneriert. 1120  $\times$ .

storiums beteiligt sei. Gegen Heinrichers Auffassung der Haustorialverhältnisse bei *Lathraea* sprechen nicht nur die Befunde

früherer Forscher, Vesque ausgenommen, sondern auch der Umstand, daß ein solches Verhalten der Antipoden und Synergiden innerhalb der Scrophulariaceen und im ganzen Verwandtschaftskreise völlig isoliert dastünde. Sprächen die Tatsachen zu

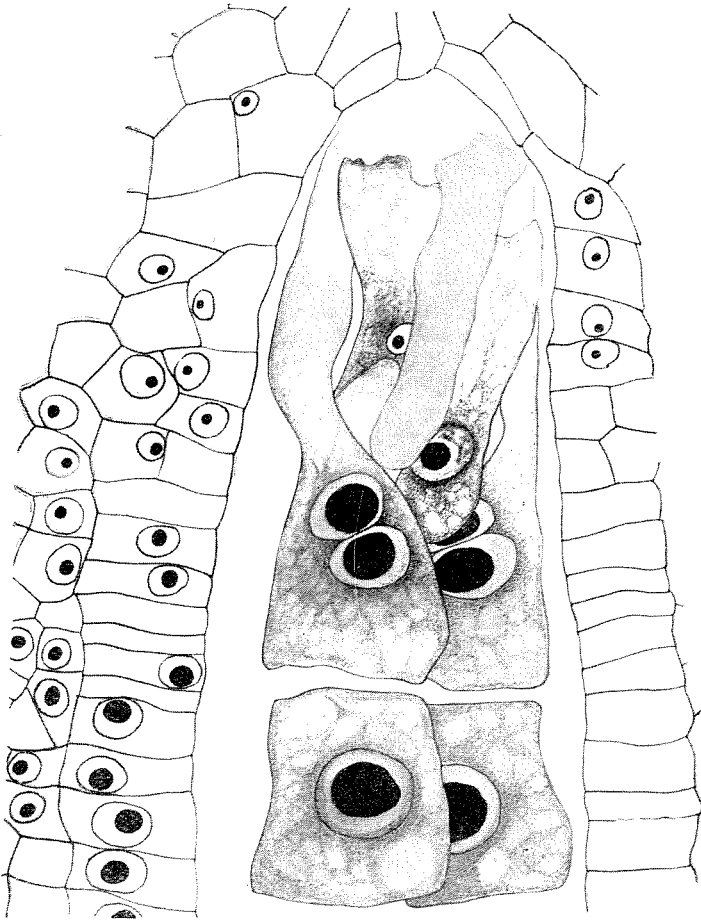


Abb. 13. Der mikropylare Teil mit beiden Haustorialzellen. Oben die befruchtete Eizelle und die Synergieen; unten zwei Zellen des „eigentlichen“ Endosperms. 1120  $\times$ .

Gunsten Vesque-Heinrichs Deutungen, dann wäre man berechtigt, die Gattung *Lathraea* entwicklungsgeschichtlich aus den Scrophulariaceen auszusondern, da, wie durch die Ergebnisse vieler anderer Forscher bekannt geworden ist, das Vorkommen der Endospermhaustorien innerhalb der Scrophulariaceen als Familienmerkmal anzusehen

ist. So haben, anstatt positive Gesichtspunkte zu bieten, die zur Klärung der systematischen Stellung der Gattung *Lathraea* wünschenswert wären, die Befunde Heinrichs die Stellung dieser Pflanze im System noch verwickelter und unsicherer gemacht. Darauf komme ich in den Schlußbetrachtungen noch zurück.

Im folgenden seien die Ergebnisse meiner Beobachtungen kurz besprochen.

Nach der ersten Teilung der Endospermanlage, welche zur Bildung der beiden primären Endospermzellen führt, wird gegen die Chalaza zu die chalazale primäre Endospermzelle abgegliedert. In dieser Zelle bleibt beim nächsten Teilungsschritt die Wandbildung aus und es findet nur eine einzige Kernteilung statt (Abb. 7), wodurch sie zweikernig wird (Abb. 8—11). Diese Zelle bildet sich im Laufe der weiteren Entwicklung zum mächtigen Chalazahaustorium. Die untere Hälfte des Haustoriums, die in späteren Stadien gegen den Funikulus zu umgebogen wird, zeichnet sich durch Plasmaarmut aus. Diese Umbiegung ist schon auf den früheren Stadien angedeutet (Abb. 4, 8—10). Die Vakuolisierung wird durch die einseitige dichtere Anhäufung des Protoplasmas am oberen Ende der Zelle noch mehr gesteigert. In diesem dichteren Zytoplasma sind die beiden stark hypertrophierten Haustorialkerne eingebettet (Abb. 8—11). Die einseitige Anhäufung des Protoplasmas steht in Zusammenhang mit der nachträglichen Ausbildung des seitlichen Auswuchses, welcher genau an derjenigen Stelle angelegt wird, wo die Mantelschicht an der dem Funikulus zugekehrten Seite aufhört (vgl. auch Bernard und Schmid). In der weiteren Entwicklung wandern die beiden Haustorialkerne samt der Hauptmasse des Zytoplasmas in den Seitenauswuchs hinein. Infolge dessen wird der primäre Haustorialabschnitt noch plasmaärmer. Die Hauptmenge des Protoplasmas ist dann mehr an die wachsende Spitze des seitlichen Auswuchses gerückt.

Betreffs des Zeitpunktes der Anlegung des seitlichen Auswuchses läßt sich sagen, daß die erste Ausbuchtung desselben dann zu bemerken ist, nachdem der Endospermkörper ungefähr 10 Stockwerke von je zwei Zellen erreicht hat. Dieser Auswuchs wächst sehr kräftig weiter und richtet sich, unter Zerdrücken und Auflösen der angrenzenden Zellen, dem Funikulus zu.

Die Abgliederung der mykrotylaren Haustorialzellen vollzieht sich auf einem späteren Stadium der Endosperm bildung, als die Abgliederung der chalazalen Haustorialzelle. Während die letztere schon durch die erste Teilungswand angelegt wird,

werden die mykopylaren Haustorialzellen beim dritten Teilungsschritt abgeschnitten. Demnach sind diese, wie schon bei der Besprechung der Endospermbildung hervorgehoben wurde, um zwei Teilungsschritte ontogenetisch jünger, als die chalazale Haustorialzelle (Abb. 9).

Es sind immer zwei mikropylare Haustorialzellen vorhanden. Sie werden beim vierten Teilungsschritt zweikernig (Abb. 10—13). Ungefähr zu gleicher Zeit, zu der die seitliche Ausbuchtung des Chalazahaustoriums auftritt, beginnt eine der beiden mikropylaren Haustorialzellen ebenfalls einen seitlichen Auswuchs zu treiben, während die zweite Zelle in der Entwicklung stehen bleibt. In weiter vorgeschrittenen Stadien sind alle vier Kerne in diesem Seitenauswuchse, in seinem vorderen Teil und dichterem Zytoplasma eingebettet, zu finden (vgl. auch Schmid).

---

Obwohl noch einige Ergänzungen und Berichtigungen der Angaben früherer Forscher sehr erwünscht sind, möchte ich hier meine Untersuchungen an *Lathraea* als abgeschlossen betrachten. Ich hoffe in einer späteren Arbeit Gelegenheit zu bekommen, über die Embryologie einer größeren Zahl der Scrophulariaceen zu berichten und damit einen Beitrag zur Ausfüllung dieser Lücken zu geben.

### Schlußbetrachtungen.

Die im vorhergehenden besprochenen Untersuchungen an *Lathraea squamaria* lassen mit aller Deutlichkeit erkennen, daß dieser Pflanze, was die embryologischen Merkmale angeht, keineswegs eine isolierte Stellung zukommt. Das Interesse war hauptsächlich auf die Entstehung des Endosperms und der Haustorialbildungen gerichtet, da es an Stimmen nicht fehlte, die die Ansicht geltend zu machen versuchten, die Haustorialbildungen bei dieser Pflanze seien von den Antiklinen (Vesque), Antipoden (Heinricher) und Synergiden (Heinricher) abzuleiten.

Bezüglich der Genese der Haustorialbildungen bei *Lathraea squamaria* stimmen meine Ergebnisse mit denen von Hofmeister, Bernard und Schmid völlig überein. Aus meinen Beobachtungen sowie aus denen dieser Forscher geht unzweifelhaft hervor, daß die Haustorien bei dieser Pflanze weder zu den Embryosack- noch zu den Antipoden- und Synergidenhaustorien, sondern zu den Endospermhaustorien zu rechnen sind.



Wie schon von Jönsson nachgewiesen worden ist, werden die Antipoden bei *Lathraea squamaria* frühzeitig von dem wachsenden Embryosack verdrängt und zum Abstreben gebracht. In seiner Arbeit (S. 23) betont Jönsson ausdrücklich, daß die „sekundära tillväxten (des Embryosackes) medför vidare tillintetgörandet af antipoderna, som derefter ge sig tillkänna såsom en obetydlig, slemmig återstod“. Und weiter hebt er S. 24 hervor, daß die Kerne in den Haustorialschläuchen mit den Elementen des Ei- und Antipodenapparates nichts zu tun haben. Über das Schicksal der Antipoden haben auch Bernard und Schmid einige Angaben gemacht und Abbildungen beigefügt. Bernards Abbildungen (Taf. I, Abb. 7 und Taf. II, Abb. 2) sprechen kategorisch dafür, daß die Antipoden sehr früh einer Degeneration anheimfallen und daß sie demnach keinen Anteil an der Bildung des Chalazahaustoriums nehmen. Nach Schmid sind die Antipoden ebenfalls „zur Zeit der Befruchtung meist nicht mehr zu unterscheiden“ (S. 266), was sich aus seiner Abb. 31, Taf. XII deutlich ergibt.

Meine Untersuchungen haben bestätigt, was die oben erwähnten Forscher über die frühzeitige Degeneration der Antipoden ermittelt haben. In der älteren Literatur konnte ich ein ganz gleiches Stadium, wie es meine Abb. 4 zeigt, bei Bernard wiederfinden. Die Übereinstimmung meiner Abb. 4 und der Abb. 2, Taf. II bei Bernard ist deutlich. In späteren Stadien sind die Antipoden nicht mehr aufzufinden, woraus man schließen muß, daß sie bei der weiteren Entwicklung des Embryosackes und des Endosperms keine Rolle spielen. Die Antipoden bei *Lathraea* lassen sich als sehr ephemere Bildungen charakterisieren, da sie noch vor der Befruchtung spurlos verschwunden sind. Dieses frühzeitige Absterben der Antipoden stellt einen Charakter dar, den *Lathraea* mit den anderen Gattungen innerhalb der Scrophulariaceen gemein hat.

In Zusammenhang mit der Annahme Heinrichers, daß das Mikropylarhaustorium bei *Lathraea squamaria* aus den Synergiden hervorgegangen sei, trachtete ich, mir Klarheit über das Schicksal der Synergiden zu verschaffen. Die Ergebnisse, zu denen mich meine Beobachtungen geführt haben, zeigen, daß die Synergiden bei dieser Pflanze sich prinzipiell ganz ähnlich wie bei den meisten anderen Angiospermen verhalten. In den Abb. 12 und 13, die ich in der vorliegenden Arbeit gebracht habe, lassen sich die beiden Synergiden noch nach vollzogener

Befruchtung erkennen, wenn das Endosperm schon fünf Teilungsschritte durchgemacht hat. Die eine der Synergiden, die den Pollenschlauch aufgenommen hat, ist bei der Befruchtung abgetötet, die andere ist noch am Leben erhalten. Die beiden Synergiden, und die befruchtete Eizelle sind seitwärts und von unten von zwei großen, zweikernigen mikropylaren Haustorialzellen umgeben. Dieses gleichzeitige Vorkommen der Synergiden und der mikropylaren Haustorialzellen schließt jede Annahme aus, die auf die Beteiligung der Synergiden an der Bildung des Mikropylarhaustoriums hindeuten könnte.

In seiner Mitteilung erklärte Jönsson ausdrücklich, daß die Elemente des Eiapparates keinen Anteil an der Bildung des Haustorialschlauches nehmen. Hofmeister, Bernard und Schmid sind der Ansicht, daß die Haustorialbildungen bei *Lathraea* vom Endosperm herzuleiten sind; damit wurde die Synergidennatur des Mikropylarhaustoriums indirekt bestritten.

Hofmeister war der erste, der zu einer richtigen Auffassung hinsichtlich des Ursprungs der Haustorialbildungen bei *Lathraea squamaria* kam. Abgesehen davon, daß er das Haustorium an der Chalaza als „zellenleer“, das mikropylare Haustorium als „transitorische Zellenkerne und freie Zellen“ enthaltend beschrieb, geht aus seinen Beschreibungen und Abbildungen unzweideutig hervor, daß die beiden Haustorien endospermatischer Natur sind. Hofmeisters „untere Hälfte des Embryosackes“ ist in der Tat der chalazalen primären Endospermzelle gleichwertig, da sie, nach der Beschreibung dieses Forschers selbst, durch die erste Endospermteilung entstanden ist. Da das chalazale Haustorium sich erst nach der Ausbildung der beiden primären Endospermkammern zu entwickeln beginnt, so ist man vollkommen berechtigt, das Haustorium an der Chalaza als Endospermhaustorium zu betrachten. Was das Mikropylarhaustorium betrifft, so geht aus den Darstellungen Hofmeisters noch deutlicher hervor, daß die beiden mikropylaren Haustorialzellen endospermatischer Natur sind. Hofmeister gibt für die Entstehung des Mikropylarhaustoriums folgende Erklärung (1859, S. 309): „Von den beiden obersten Zellen des Endosperms... entwickelt in der Regel nur eine... seltener beide eine derartige Ausstülpung“. An anderer Stelle (S. 609) schreibt er, daß

diese Zellen „aus den frühesten Theilungen der Urmutterzelle des Endosperms“ hervorgegangen sind.

Die Ergebnisse, zu denen Bernard und Schmid in ihren sehr ausführlichen Arbeiten gekommen sind, sprechen ausdrücklich dafür, daß die Haustorialbildungen bei *Lathraea squamaria* sich aus bestimmten Endospermzellen entwickeln.

Was die Zahl der Haustorialzellen angeht, stimmen die Angaben aller dieser Forscher (Hofmeister, Bernard und Schmid) darin überein, daß das Haustorium an der Chalaza sich von einer einzigen Endospermzelle herleitet. Hinsichtlich der Zahl der mikropylaren Haustorialzellen gehen dagegen die Meinungen dieser Forscher auseinander. Während nach Hofmeister deren immer zwei vorhanden sind, bleibt dieses Haustorium nach Bernard immer ungeteilt und Schmid gibt an, daß es manchmal ungeteilt, manchmal zweigeteilt angetroffen werden kann. Meine Untersuchungen haben ohne Zweifel gezeigt, daß dieses Haustorium immer aus zwei Zellen entstanden ist (Abb. 9—13), womit die Angaben Hofmeisters eine Bestätigung finden. In diesem Punkte sind also die Angaben Schmid's, als letzten in der Reihe älterer Forscher, zu berichtigen, wie schon bei der Besprechung der Endospermbildung hervorgehoben wurde.

Die von Heinricher mitgetheilten Angaben, daß die Haustorialbildungen bei *Lathraea squamaria* ihren Ursprung von den Antipoden und Synergiden herleiten, beruhen offensichtlich auf einem Irrtum, den er infolge sehr mangelhafter und unkritischer Beobachtungen begangen hat.

Vor allem muß es als irrig betrachtet werden, wenn Heinricher die Haustorialbildungen bei *Lathraea* unter den „Embryosackhaustorien“ (S. 113) behandelt. Daß diese Bildungen überhaupt nichts mit den Embryosackhaustorien zu tun haben, geht aus den Darstellungen Heinrichers selbst hervor, da er unter dem Titel „Embryosackhaustorien“ nicht über die Embryosackhaustorien berichtet, sondern über diejenigen Bildungen die in der embryologischen Literatur als Antipoden- und Synergidenhaustorien bekannt geworden sind. Allem Anschein nach hat sich Heinricher nicht genügend klar gemacht, in welchem Umfang diese Termini in der Embryologie zu verwenden sind.

Heinrichers Annahme, daß das Chalazahaustorium (bzw. ihre Kerne) aus den Antipoden hervorgehe, findet keine Stütze

und muß als unrichtig beseitigt werden. Dieses Haustorium hat überhaupt nichts mit den Kernen der früh in Degeneration begriffenen Antipoden (Abb. 4) zu tun. Heinricher hat keine lückenlose Serie der Entwicklungsstadien gehabt, die zur Klärung der Haustorialverhältnisse wünschenswert wären. Er schreibt selbst (S. 116): „Die Untersuchungen blieben unvollendet...“ Und am Schluß des Abschnittes über die „Embryosackhaustorien“ spricht er sich in folgender Weise aus (S. 120): „Wie ich nochmals betonen will, halte ich meine Darstellung nicht für beweisend, immerhin gibt sie vielleicht zu neuer Untersuchung Anregung. Es ist möglich, daß mir jüngere Stadien, vorangehend dem Stadium in Fig. b der Abb. 37, nicht vorgelegen haben und dies mein Urteil beeinflußte“. Auf Grund solcher unvollständigen Beobachtungen irgend einen Schluß zu ziehen war nicht angebracht. Indes scheint Heinricher sich dieser Lücken nicht ganz bewußt zu sein, wenn er schreibt: „Es ist möglich, daß mir jüngere Stadien... nicht vorgelegen haben...“ Es wäre kaum denkbar, daß ein erfahrener Beobachter dessen nicht wissen sollte, ob ihm im gegebenen Falle eine vollständige oder eine unterbrochene Reihe der Entwicklungsstadien vorlag. Obwohl Heinricher seine „Darstellung nicht für beweisend“ hält, meint er doch, daß sie „vielleicht<sup>1</sup> zu neuer Untersuchung Anregung“ gebe.

Auch ist die Verwertung einiger Angaben aus älterer Literatur seitens Heinrichers eine sehr oberflächliche. Es handelt sich um die bekannte Antiklinentheorie von Vesque. Dem Autor der „Monographie der Gattung *Lathraea*“ war nämlich nicht genügend klar, welche eine morphologisch-physiologische Bedeutung den sogenannten „anticlines“ beizulegen ist, wenn er seine Antipoden mit den „anticlines“ zu vergleichen sucht. Auf S. 116 schreibt Heinricher: „Eine Ableitung der Haustorien von den Antipoden findet sich bei Vesque... Er sagt von den drei „anticlines“ (Antipoden) „les deux supérieures actives, l'inférieure inerte“... In der Fußnote S. 116 gibt Heinricher zu, daß ihm die originelle Abhandlung von Vesque unbekannt blieb<sup>2</sup>. Infolge dessen kam es zu einer Verwechslung der „anticline co-

<sup>1</sup> Von mir gesperrt.

<sup>2</sup> Aber auch ohne Kenntnis der originellen Arbeit von Vesque konnte Heinricher die richtige Auffassung der Antiklinen bei Schnarf in seiner „Embryol. d. Angiosp.“ (1927, S. 179) wiederfinden. Ebenso enthält Bernards Zusammenstellung von Vesques Darstellung vieles davon (S. 32).

tyloïde“ mit den beiden „anticlines actives ou albuminigènes“, wenn es in Heinrichers Monographie (S. 118) heißt: „Die Deutung, daß es sich um Antipoden handeln könnte, liegt nahe. Die Verhältnisse in den Abb. 36 und 37 erinnern an die vorn zitierte Stelle aus Vesque, von drei „anticlines“, von denen er zwei activ, die dritte inerte nennt. Es könnte eine Antipode verkümmern, zwei aber die großen Kerne für das Chalazahustorium — seine laterale Aussackung — abgeben, die in beiden geschilderten Fällen noch nicht angelegt ist“.

Es würde zu weit führen, wenn man die Antiklinentheorie hier in allen Einzelheiten erörtern wollte. Hier mag nur Vesques Klassifikation der Antiklinen angeführt werden (S. 301): „a) Les *anticlines inertes*, qui à peine formées, s'arrêtent définitivement dans leur développement. Leur plasma s'altère, et elles sont tôt ou tard refoulées, comprimées par le sac embryonnaire proprement dit. b) Les *anticlines actives* ou *albuminigènes*, qui prennent un nouvel essor après la fécondation, se divisent à plusieurs reprises par des cloisons orientées suivant les trois dimensions, et forment ainsi un endosperme qui n'est morphologiquement autre chose qu'un prothalle stérile. c) Les *anticlines cotyloïdes*, qui toujours associées aux précédentes, au lieu de se diviser, s'étendent dans toutes les directions, envoient un ou plusieurs caecums dans les tissus du nucelle, du tégument et même du placenta“.

Auf S. 303 der Abhandlung Vesques wird folgendes über die „anticlines cotyloïdes“ gesagt: „Dans tous les cas que je connais, il n'existe jamais qu'une seule anticline cotyloïde dans le même sac embryonnaire, et, de plus, elle accompagne toujours une ou deux anticlines actives. C'est toujours l'anticline inférieure qui s'accroît, envoie dans tous les tissus environnants des prolongements qui peuvent s'y ramifier, et absorbent les matières nutritives pour les apporter aux anticlines actives. Ce fait se rencontre dans les Scrofularinées, les Santalacées, dans le *Lathraea*“. Im speziellen Teil der Abhandlung Vesques wird über die Entwicklung der Samenanlage bei *Veronica gentianoides* berichtet (S. 357) und in diesem Zusammenhang gesagt: „Je considère les deux anticlines supérieures comme actives, l'inférieure comme inerte“. Und weiter auf S. 358 heißt es: „Dans un grand nombre de Scrofularinées, la partie supérieure vide du sac embryonnaire et l'anticline vide inférieure ont la faculté de s'accroître, de se ramifier au milieu des tissus du tégument et de la chalaze. Il paraît évident que ces parties fonctionnent comme des suçoirs, et que l'anticline notamment appartient à la catégorie des „cotyloïdes““.

Die Aussprüche der beiden Forscher, Vesque und Heinricher, gehen demnach hinsichtlich der Natur und Bedeutung der Antiklinen bzw. Antipoden bei *Lathraea* auseinander und lassen sich in folgende drei Punkte zusammenfassen:

1) Nach Vesque sind drei Antiklinen vorhanden, von denen er zwei „anticlines actives“ und eine „anticline cotyloïde“ unterscheidet. Nach Heinricher besitzt *Lathraea* drei Antipoden, von denen zwei „die großen Kerne für das Chalazahaustorium — seine laterale Aussackung — abgeben“, die dritte verkümmert. Heinricher glaubt, daß diese Antipoden an die Vesques Antiklinen erinnern, von denen „zwei activ, die dritte inerte“ ist.

2) Nach Vesque sind die „anticlines actives“ an der Bildung des Endosperms beteiligt. Nach Heinricher geht dagegen aus den entsprechenden Antipoden das chalazale Haustorium hervor.

3) Nach Vesque bildet sich die „anticline cotyloïde“ zum Haustorium an der Chalaza um. Nach Heinricher entspricht dieser Antikline eine Antipode, die fast spurlos verschwindet.

Die Berufung Heinrichers auf Vesque, daß sich die Haustorien aus einer solchen Antiklinengruppe ableiten könnten, von denen „les deux supérieures actives, l'inférieure inerte“ (Monogr. S. 116 und 118) sind, findet sowohl in der originellen Darstellung von Vesque als auch in der zusammenfassenden Darstellung der Ergebnisse Vesques bei Bernard keine Stütze. Vom Standpunkte der Antiklinentheorie aus kommt es zur Haustorienbildung nur in solchen Fällen, wenn in der Antiklinengruppe eine der Antiklinen (die unterste) „cotyloid“ ist. In der historischen Übersicht seiner Abhandlung berichtet Bernard (S. 31—32) über die „anticline cotyloïde“ und hebt hervor, daß diese Antikline nach Vesque bei vielen Scrophulariaceen zum Haustorium an der Chalaza wird. Leider hat Heinricher das Wesentliche in dieser Zusammenstellung übersehen und nur diejenige Stelle aus Bernards Arbeit entnommen, die sich auf eine solche Antiklinengruppe („les deux supérieures actives, l'inférieure inerte“) bezieht, die jedoch keine Bedeutung für die Verhältnisse bei *Lathraea squamaria* aufweist.

Eine weitere ebenfalls unrichtige Äußerung Heinrichers ist, wenn er sagt (S. 118), daß seine das chalazale Haustorium bildenden Antipoden an die „anticlines actives“ erinnern. Wie bekannt sind die „anticlines actives“ nach Vesque an der Bildung des Endosperms und nicht der Haustorien, wie

dies Heinricher will, beteiligt. Hätte Heinricher die originelle Abhandlung Vesques eingesehen, dann hätte er erfahren müssen, daß Vesque seine „anticlines actives“ noch mit dem Namen „anticlines albuminigenes“ belegt. Darunter versteht man, wie der Namen selbst besagt, diejenigen Zellen, welche wiederholte Teilungen erfahren, die zur Bildung des Endosperms führen. Und nur in diesem Sinne ist ihre Aktivität zu erklären. Indessen scheint aus Heinrichers Darstellung der Verhältnisse, im Gegensatz zu Vesque, hervorzugehen, daß die Aktivität seiner Antipoden eine Folge ihrer Weiterentwicklung zum Chalazahaustorium sei (S. 119).

Wenden wir jetzt unsere Aufmerksamkeit auf einige Beschreibungen und Abbildungen Heinrichers. In der Erklärung zu den Abb. 37a und b sagt er (S. 118): „Das Endosperm nur aus zwei Zellen bestehend; auffällig ist die eigenartige Sonderung des Inhalts darunter, in zwei scharf gesonderte Partien; unten verbreitet, vakuolig, nach den Endospermzellen verjüngt ausgezogen. In einer der Zellkern, der der zweiten wurde im folgenden Schnitt gefunden. Seitlich der den Kern führenden Plasmapartie vielleicht die Anzeichen für eine dritte. Die Deutung, daß es sich um Antipoden handeln könnte, liegt nahe“. Es genügt aber, nur einen Blick auf die Abb. 37b zu werfen, um zu der Überzeugung zu kommen, daß es sich hier um eine falsche Deutung handelt. Diese Sonderung in „Plasmapartien“ könnte leicht ein Artefakt sein, der durch schlechte Fixierung („in siedendem, konzentriertem Sublimat-Alkohol“) hervorgerufen wurde. Ferner ist eine mehr oder weniger starke Schrumpfung der chalazalen Zelle, die groß und vakuolig ist, schwer zu vermeiden. Diese „Plasmapartien“ als Antipoden zu deuten, ist, ohne vorherige Kenntnis des Schicksals der Antipoden selbst, ganz ausgeschlossen. Aus Heinrichers Abb. 37b kann man unmöglich auf die Antipodennatur dieser „Plasmapartien“ schließen. Und wäre es der Fall, daß diese „Plasmapartien“ sich von den Antipoden herleiten, wie dies Heinricher will, ist es ganz ausgeschlossen, diese Deutung nur auf Grund der Abb. 37b zu geben. Die seitlich abgegrenzte Plasmapartie als „Anzeichen“ für die dritte Antipode zu deuten, erscheint *a priori* als eine unmögliche Deutung. Eine derartige Sonderung in drei Zellen (Antipoden), von denen zwei ihre Individualität beibehalten, die dritte verkümmert, konnte weder von früheren Forschern festgestellt noch

von mir bestätigt werden. Anstatt dessen konnte ich, wie bereits erwähnt, an der Chalaza stets eine einzige, große primäre Endospermzelle beobachten, die im Laufe der weiteren Entwicklung zweikernig wird und sich zum Chalazahaustorium umbildet. Heinrichers Deutung ist unzweideutig eine Fehldeutung, die zum Teil unter dem Einfluße der Antiklinentheorie stand.

Was die Beteiligung der Synergide an der Bildung des Mikropylarhaustoriums betrifft, so scheint auch Heinricher selbst davon nicht genügend überzeugt zu sein. In der Erklärung zu den Abb. 36c und 37b schreibt er folgendes (S. 118): „Vom Endosperm sind nur die obersten Zellen der Fig. b eingetragen. Darüber die Eizelle und — die Deutung wäre möglich — die Synergiden. Die rechte etwas verschrumpft, die linke zweikernig, zur Bildung des Mikropylarhaustoriums bestimmt“<sup>1</sup>. Und weiter S. 119 zu der Abb. 37b: „Im Mikropylenpol ist das Ei, umgeben von vakuoliger Plasmamasse, zu sehen. Sie auf eine Synergide zurückzuführen erschiene möglich, während die zweite allenfalls verfallen wäre. Die Ableitung des mikropylaren Haustoriums aus einer Synergide erschien mir deshalb schwierig, weil ich die relative Kleinheit ihrer Zellkerne in meinen Notizen hervorhob. (Vgl. hierzu auch Fig. a der folgenden Abb. 38). Es wäre ja immerhin denkbar, daß die Kerne bei zur Aktivität gelangtem Protoplasma erstarken“.

Durch meine Beobachtungen habe ich feststellen können, daß die Annahme Heinrichers auch in diesem Punkte irrig ist. Wie meine Abb. 12 und 13 zeigen, ist Heinrichers Annahme, daß die Synergide an der Bildung des mikropylaren Haustoriums teilnehme, auf eine Mißdeutung der beiden mikropylaren Haustorialzellen zurückzuführen. Heinrichers Abb. 37b ist ein deutlicher Beweis dafür. Die vakuolige Plasmamasse, die das „Ei“ umgibt, hat überhaupt nichts mit den Synergiden zu tun; sie gehört, wie ein Vergleich mit meinen Abb. 12 und 13 erkennen läßt, einer der mikropylaren Haustorialzellen an. Bei näherer Betrachtung Heinrichers Abb. 37b ist zu ersehen, daß seine „Synergide“ unmittelbar an die darunter liegende Endospermzelle grenzt, so daß man diese beiden Zellen als Schwesterzellen erklären muß, die durch Querteilung einer Mutterzelle entstanden sind. Wäre Heinrichers „Synergide“

<sup>1</sup> Von mir gesperrt.



nicht die Schwesterzelle der unteren Endospermzelle, so könnte man folgende Fragen aufstellen: Wie kam es zur Abtrennung der unteren Endospermzelle von dem mikropylaren Teile, in welchem sich die fragliche „Synergide“ befindet? Da der Ausbildung der Trennungswand eine Kernteilung vorausgeht, so fragt es sich nun: Was geschah mit dem Kerne, welcher dem mikropylaren Teile angehört hat? Schließlich, wie kam es dazu, daß die „Synergide“ den ganzen mikropylaren Teil ausfüllte, so daß sie sich am Grunde abflachte und sich mit dem Rande der darunter liegenden Endospermzelle genau deckte?

Was die Größe des Kernes in der mikropylaren Plasmamasse angeht, bemerkt Heinricher, daß er „die relative Kleinheit“ der Synergidenkerne in seinen „Notizen“ hervorhob. Deshalb erschiene es ihm schwierig, das Mikropylarhaustorium aus einer Synergide abzuleiten. Um diese Schwierigkeit zu überwinden, nimmt er der Annahme Zuflucht, „daß die Kerne bei zur Aktivität gelangtem Protoplasma erstarken“ könnten. Heinricher hat bei der Deutung der Haustorialverhältnisse am mikropylaren Ende, ähnlich wie früher bei der Deutung der Haustorialverhältnisse an der Chalaza, den Boden der Tatsachen ganz verlassen. Seine Behauptungen sind oft nur auf Annahmen begründet. Deutungen ohne Beobachtungen konnten natürlich nichts anderes als Mißdeutungen sein.

In seiner Abb. 36 c glaubt Heinricher zwei „Synergiden“ vor sich zu haben, von denen „die rechte etwas verschrumpft, die linke zweikernig, zur Bildung des Mikropylarhaustoriums bestimmt“ sei. Darunter bildet er zwei Endospermzellen ab. Bei genauer Betrachtung der beiden Zellpaare, der „Synergiden“ und der Endospermzellen, bemerkt man, daß ihre Längswände fast kontinuierlich verlaufen. Diese Kontinuität spricht viel dafür, wie aus meinen Abb. 8 — 13 ersichtlich ist, daß es sich hier um eine Teilungswand handelt, die beim zweiten Teilungsschritte des Endosperms entstanden ist und durch welche die mikropylare primäre Endospermzelle (Abb. 8) in zwei Längszellen geteilt ist. Heinrichers Deutung, daß die beiden oberen Zellen Synergiden seien, ist ganz irrig, wie aus meinen Abb. 12 und 13 deutlich hervorgeht. Von den Synergiden ist in Heinrichers Abb. 36 c keine Spur bemerkbar. Diese Abbildung soll wie folgt umgedeutet werden: Die linke Zelle, die zwei Kerne

enthält, ist offensichtlich eine der mikropylaren Haustorialzellen; die rechte entspricht der zweiten mikropylaren Haustorialzelle, die auch zweikernig sein müßte, deren Kerne aber laut Abbildung Heinricher nicht zu Gesicht gekommen sind, sei es, daß sie im benachbarten Schnitte zu liegen kamen, sei es, daß diese Zelle aus irgend einer Ursache zum Absterben gelangte.

Heinricher bringt eine Abbildung (38 a), die einen befruchtungsreifen Embryosack darstellt, in dessen basalem Teile zwei schwarze Flecke eingezeichnet sind. Bemerkenswert ist daß Heinricher auch diesen Flecken eine gewisse Bedeutung beizulegen geneigt ist, (S. 119—120): „Der basale Teil ist offenbar nur in einem Anschnitt getroffen, ob auch Anschnitte zweier Kerne in der Wandung des Plasmas vorliegen, ist fraglich“. Meint Heinricher nicht damit, daß diese Flecken die beiden Antipodenkerne seien, die nachträglich „bei zur Aktivität gelangtem Protoplasma erstarken“ sollten?

Endlich noch ein Vergleich der Abb. 37b und 38b Heinrichers. Während er in der Erklärung zu der Abb. 37b angenommen hat, daß der basale Teil aus drei Antipoden bestehe, von denen eine verkümmert sei, die beiden anderen aber ihre Zellenindividualität beibehalten sollen, erwähnt er in der Erklärung zu der Abb. 38b Antipoden nicht. An ihrer Stelle hat er „eine kompakte Plasmamasse, mit den zwei großen Kernen“ sehen können. Und gleich darauf stellt Heinricher (S. 119) die folgende Frage auf: „Sind die beiden Kerne Abkömmlinge des sekundären Embryosackkernes?“ Es sieht so aus, als ob Heinricher selbst damit seine frühere Annahme, daß diese Kerne sich von den Antipoden herleiten, in Zweifel stellen will. Diese Frage war er, selbstverständlich, auf Grund seiner fehlerhaften Beobachtungen, nicht imstande zu beantworten. Dagegen geht aus meinen Beobachtungen, sowie aus denen einiger früheren Forscher (Hofmeister, Bernard und Schmid), deutlich hervor, daß diese Kerne ein Erbe des sekundären Embryosackkernes sind.

Am Schluß seiner Mitteilung (S. 120) sagt Heinricher, daß er seine Darstellung „nicht für beweisend“ hält, und daß sie „vielleicht zu neuer Untersuchung Anregung“ gebe. Es ist eine ziemlich ungewöhnliche Erscheinung, daß ein Forscher, der die Ergebnisse früherer Forscher widerlegen will, dabei seine eigene

Darstellung nicht für beweisend ansieht. Man fragt sich, warum er überhaupt seine Mitteilung gemacht hat?

Aus meinen vorliegenden Untersuchungen geht unzweideutig hervor, daß die Antipoden und Synergiden an der Bildung der Haustorien bei *Lathraea squamaria* keinen Anteil nehmen. Diese Bildungen sind, wie schon von mehreren früheren Forschern festgestellt wurde, die Abkömmlinge des Endosperms. Die Befunde Heinrichers sind demnach auf eine Reihe von Mißdeutungen zurückzuführen. Daher ist *Lathraea squamaria* entschieden aus der Liste derjenigen Pflanzen zu streichen, bei denen die Antipoden- und Synergidenhaustorien vorkommen. Die unvollendeten und zum Teil unrichtigen Beobachtungen, sowie die unzutreffende Verwertung einiger Angaben aus älterer Literatur seitens Heinricher, haben seine Darstellung über die „Embryosackhaustorien (= Divertikel) bei *Lathraea*“ (S. 113—120) zum größten Teil wertlos gemacht.

### Zusammenfassung der Ergebnisse

Zusammenfassend möchte ich sagen:

- 1) Die Makrosporen- und Embryosackbildung folgt dem Normaltypus. Die chalazale Makrospore wird zum Embryosack.
- 2) In befruchtungsreifen Embryosäcken ist von den drei Antipoden keine Spur mehr zu entdecken.
- 3) Die eine Synergide wird bei der Befruchtung zerstört; die andere fällt später auch der Degeneration anheim. Die Synergidenüberreste sind noch in ziemlich vorgerückten Endospermstadien nachweisbar.
- 4) Die Endospermbildung ist von Anfang an zellular und schließt sich, hinsichtlich der jüngsten Endospermstadien, der *Brunella*-Form im Sinne Schnarfs an. Es wurde auf eine volle Übereinstimmung der Teilungsfolge des Endosperms bei *Lathraea* und *Orobanche* hingewiesen. Die Angaben Schmid's, hinsichtlich der Teilungsfolge des Endosperms, sind insofern zu berichtigen, daß das Endosperm bei *Lathraea squamaria* nur nach einem einzigen, und nicht nach zwei verschiedenen Typen gebildet wird. Schmid's Dreiteilung der Endospermanlage durch zwei aufeinander folgende Querwände kommt nicht vor.

5) Ein ungeteiltes Chalaza- und ein zweigeteiltes Mikropylarhaustorium sind vorhanden. Sie leiten sich, wie schon von Hofmeister, Bernard und Schmid nachgewiesen wurde, von den bestimmten Endospermzellen her und sind demnach zur Kategorie der Endospermhaustorien zu rechnen. Das Chalazahau-storium wird durch die erste Endospermteilung abgegliedert; es enthält zwei große Haustorialkerne. Das Mikropylarhaustorium ist um zwei Teilungsschritte ontogenetisch jünger, da es erst beim dritten Teilungsschritt angelegt wird; es besteht aus zwei zweikernigen Haustorialzellen, deren Trennungswand in späteren Stadien aufgelöst wird; die beiden Kerne der einen Haustorialzelle wandern dann in die andere weiterwachsende hinein, so daß diese letztere vierkernig wird.

6) Zu dem Zeitpunkte, wo das Endosperm ungefähr 10 Zellpaare erreicht hat, beginnt die chalazale zweikernige Haustorialzelle einen seitlichen Auswuchs zu treiben, in den die beiden Kerne hineinwandern. Ungefähr zu gleicher Zeit treibt die eine mikropylare Haustorialzelle auch einen Seitenauswuchs, der alle vier Kerne enthält. Die beiden Auswüchse richten sich gegen den Funikulus zu.

7) Die Annahme Heinrichers, daß die Haustorialbildungen bei *Lathraea squamaria* von den Antipoden und Synergiden abzuleiten seien, ist irrig. Seine Deutungen der Haustorialverhältnisse sind bloße Fehldeutungen. Und seine Behandlung der Antipoden- und Synergidenhaustorien unter dem Titel „Die Embryosackhaustorien (= Divertikel) bei *Lathraea*“ ist in sich miteinander widerspruchsvoll.

8) Heinrichers Versuch, die Haustorialverhältnisse an der Chalaza im Sinne der Antiklinentheorie von Vesque zu erklären, war ohne Erfolg, da er die morphologische und physiologische Bedeutung der Antiklinen mißverstanden und somit mißgedeutet hat.

9) *Lathraea squamaria* nimmt innerhalb des engeren und weiteren Verwandtschaftskreises, in Bezug auf die embryologischen Merkmale, keine isolierte Stellung ein.

(Aus dem Botan. Institut der Phil. Fak. d. Univ. Beograd).

#### VERZEICHNIS DER ZITIERTEN ARBEITEN:

- Beck-Managetta, G.*: Orobanchaceae. — Engler's Pflanzenreich, H. 96, 1930.  
*Bernard, Ch.*: Sur l'embryogénie de quelques plantes parasites. — Journ. de Botanique, t. XVII, 1903.

- Dahlgren, O. K.:** Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berücksichtigung der deckzellosen Typen. — Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LXVII, 1928.
- Glišić, Lj.:** Über die Endosperm- und Haustorienbildung bei Orobanche Hederae Duby und Orobanche gracilis Sm. (Zugleich ein Beitrag zur Phylogenie der Orobanchaceae). — Bull. Inst. et Jard. Bot. Univ. Beograd, T. I, 1929.
- Heinricher, E.:** Monographie der Gattung Lathraea. — Jena, 1931.
- Hofmeister, W.:** Zur Entwicklungsgeschichte des Embryo der Personaten. — Flora, Jahrg. XXXIV, 1851.
- : Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. — Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. I, 1858.
- : Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. — Abhandl. d. K. S. Ges. d. Wiss., VI, 1859.
- Jönsson, B.:** Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. — Lunds Univ. Årsskr., T. XVI, 1879-80.
- Lenoir, M.:** Evolution des chromatines. — Arch. de Morph. gén. et expéim., Fasc. 26, 1926.
- Poddubnaja-Arnoldi, W.:** Ein Versuch der Anwendung der embryologischen Methode bei der Lösung einiger systematischer Fragen. I. Vergleichende embryologisch-zytologische Untersuchungen über die Gruppe Cynareae, Fam. Compositae. — Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. XLVIII, Abt. 2, 1931.
- Schacht, H.:** Entwicklungs-Geschichte des Pflanzen-Embryon. — Verh. d. eerste Kl. van het Konink. Nederl. Inst. van Wett. Lett. en Schoone Kunsten te Amsterdam, 1850.
- : Über die Entstehung des Pflanzenkeims. — Flora, Bd. XXXVIII, 1855.
- Schleiden, M.:** Über Bildung des Eichens und Entstehung des Embryo's bei den Phanerogamen. — Nova Acta phys. med. Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Curios., Vol. XIX, Pars 1, 1837.
- Schmid, Ed.:** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceae. — Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. XX, Abt. 1, 1906.
- Schnarf, K.:** Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. — Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien, math. naturw. Kl. Bd. XCIV, 1917.
- : Zur Entwicklungsgeschichte von *Plantago media*. — Sitzb. K. Akad. Wiss. Wien, math. naturw. Kl., Abt. 1, Bd. CXXVI 1917.
- : Embryologie der Angiospermen. — Berlin, 1927-29.
- : Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Berlin, 1931.
- Schürhoff, P. N.:** Die Zytologie der Blütenpflanzen. — Stuttgart 1926.
- Tischler, G.:** Über die Verwendung der Chromosomenzahl für phylogenetische Probleme bei den Angiospermen. — Biol. Zentralbl., Bd. XCVIII, 1928.
- : Verknüpfungsversuche von Zytologie und Systematik bei den Blütenpflanzen. — Ber. d. d. Bot. Ges., Bd. XLVII, 1929.
- Vesque, J.:** Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. — Ann. sc. nat., Bot., Sér. 6, T. VIII, 1879.