

ZUR KENNTNIS DER SAMENENTWICKLUNG DER  
GESNERIACEEN. ÜBER DIE ENDOSPERM- UND  
HAUSTORIENBILDUNG VON ROETTLERA

von

**Ljub. M. Glišić**

(Beograd, November 1934)

Mit 9 Textabbildungen und Tafel IV

In einer früheren Mitteilung über die Endosperm Bildung von *Haberlea rhodopensis* Friv. habe ich (1928), gelegentlich einer vergleichenden Betrachtung der Endosperm Bildung innerhalb der Familie der Gesneriaceen, darauf hingewiesen, daß sich das Endosperm bei *Roettlera* ab initio zellular ausbildet und mit dem im Einklange steht, was Miss. Laurent (1923) für *Corytoloma cyclophyllum* Dus. sp. ined. angegeben hat. Jetzt bin ich in der Lage, meine damalige Untersuchungen an *Roettlera* fortzusetzen und jene vorläufige Notiz an der Hand einiger neuen Beobachtungen zu ergänzen und näher zu erläutern.

Wie bekannt, gehört die Gattung *Roettlera* zu der Familie der Gesneriaceen, Unterfamilie der Cyrtrandroideen, Tribus Didymocarpeae-Roettlerinae (Fritsch, 1893). Mit Rücksicht darauf, daß diese Familie mehr als 1000 Arten umfaßt, sind ihr bis jetzt verhältnismäßig wenig embryologische Untersuchungen gewidmet worden. Von den Vertretern dieser Familie sind nur wenige entwicklungsgeschichtlich näher untersucht worden, wie *Rhytidophyllum crenulatum* (Cook, 1907), *Klugia Notoniana* = *Klugia zeylanica* (Balicka-Iwanowska, 1899; Schnarf, 1921), *Corytoloma cyclophyllum* (Laurent, 1923), *Monophyllaea Horsfieldii* (Oehlkers, 1923), *Ramondia Nathaltiae* und *R. serbica* (Glišić, 1924), *Aeschynanthus*-Arten (Hauss, 1927), *Haberlea rhodopensis* (Glišić, 1928). Außerdem findet man mehrere gelegentliche Notizen und Anmerkungen, die zerstreut in der Literatur vorliegen, betreffs *Achimenes*, *Columnea*, *Dircaea*, *Brachyloma*, *Gloxinia*, *Sinningia*, *Gesneria*, *Streptocarpus* (bezüglich der Literatur kann ich auf Laurent's Arbeit, 1923, und

Schnarf's Vergl. Embryol. d. Angiospermen, 1931, verweisen).

Die sich auf die oben erwähnten Gattungen und Arten beziehende embryologische Literatur gibt zu erkennen, daß in verschiedenen Gesneriaceen-Gattungen einige Verschiedenheiten hinsichtlich der Endosperm- und Haustorienbildung vorkommen. Mit Recht hob Laurent hervor, daß weitere Untersuchungen anderer Gesneriaceen interessante Tatsachen an den Tag bringen werden. Die in der vorliegenden Mitteilung enthaltenden Befunde über die Endosperm- und Haustorienbildung bei *Roettlera* scheinen mir von gewisser Bedeutung zu sein, da sie uns zeigen daß innerhalb der Gesneriaceen auch die typischen und kräftig entwickelten Endospermhaustorien vorkommen.

In ihrer Arbeit über *Corytoloma* weist Laurent darauf hin, daß die Gesneriaceen in Bezug auf die Embryologie deutliche Anknüpfungen an die Labiaten zeigen. Nach ihr sind „die Analogien mit *Corytoloma* nicht bei den nahestehenden Familien *Scrophulariaceae* und *Orobanchaceae*, wie man erwarten könnte, sondern nur innerhalb der *Labiatae* zu finden“. Schnarf (1921) ist der Ansicht, daß die Samenentwicklung bei *Klugia zeylanica* „weitgehende Übereinstimmung mit der der Labiaten und *Scrophulariaceen*“ zeigt. In meiner Arbeit über die Orobanchen (1929) habe ich der Annahme Ausdruck gegeben, daß die Gesneriaceen keine unmittelbaren genetischen Beziehungen zu den Orobanchaceen zeigen und daß die Gesneriaceen von den *Scrophulariaceen* abzuleiten sind. Ich erlaubte mir auch, die Gesneriaceen in die Nähe der *Verbasceen* zu stellen, welche Tribus als die ursprünglichste innerhalb der *Scrophulariaceen* betrachtet werden darf.

Zu entscheiden, ob sich die Gesneriaceen in ihrer Samenentwicklung an die *Scrophulariaceen* oder *Labiataen* anschließen, halte ich für verfrüht, so lange noch immer große Lücken in unseren jetzigen Kenntnissen der Embryologie der Gesneriaceen vorhanden sind. Zur Verwertung embryologischer Merkmale für systematisch-phylogenetische Zwecke reichen die bisherigen Untersuchungen nicht aus. Infolgedessen betrachte ich als höchst erwünscht, eine größere Anzahl von Gesneriaceen und verwandten Familien, als bisher untersucht, zum Gegenstand einer ausführlichen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung zu machen. Dabei soll den ersten Endospermstadien und der Anlegung und

Entwicklung der Haustorien besondere Aufmerksamkeit gewidmet werden, da den Endosperm- und Haustorialverhältnissen sicher eine ganz erhebliche Bedeutung für die systematische Gliederung innerhalb eines engeren und weiteren Verwandtschaftskreises zukommt.

Die wenigen vorhandenen Angaben über die Embryologie der Gesneriaceen zu ergänzen und somit einen kleinen Beitrag zu unserer jetzigen Kenntnis dieser Familie zu bieten, ist die Aufgabe der folgenden Zeilen.

Das Material für die vorliegende Untersuchung wurde den in Gewächshäusern des Botanischen Gartens der Universität zu Beograd gezüchteten Pflanzen entnommen. Zum Fixieren habe ich Bouin's Pikro-Formol und Carnoy's Alkohol-Eisessig verwendet. Die 10—20  $\mu$  dicken Mikrotomschnitte (je nach dem Alter der Stadien) wurden hauptsächlich mit Eisenhämatoxylinlösung nach Heidenhain behandelt.

**Embryosack.** — Mein Material enthielt nur vorgeschrittenere Stadien, was mich verhinderte, auf die Megasporenbildung sowie auf ihre Auslese und weitere Umwandlung zum achtkernigen Embryosack einzugehen. Es seien daher im folgenden nur Samenanlagen mit fertig ausgebildeten Embryosäcken und weiter vorgeschrittene besprochen.

Die Samenanlagen sind bei *Roettlera* anatrop und mit einem einzigen Integument bekleidet. Das Integument ist vier Zellschichten dick (Abb. 5), außer in seinem mikropylaren Teile, der aus noch mehr Zellschichten aufgebaut ist. In den Samenanlagen mit fertig ausgebildeten Embryosäcken sind von Nuzelluszellen nur einige sehr unbedeutende Reste in der Chalazagegend wahrzunehmen. Diese Zellen werden von dem wachsenden Embryosack, bei seinem Vordringen nach oben in den Mikropylkanal hinein, verdrängt; und zu dieser Zeit sind sie fast vollständig aufgelöst.

Der befruchtungsreife Embryosack ist im mikropylaren Ende ziemlich breit, wird aber nach dem chalazalen zu allmählich schmaler. Er weist jedoch eine verschiedene Begrenzung auf. Der untere längere und engere Teil ist von der innersten Zellschicht des Integumentes begrenzt, die zu dieser Zeit in deutlicher Weise als sogenannte Mantelschicht ausgebildet ist; der obere kürzere und breitere Teil, in welchem der Eiapparat unter-

gebracht ist, ragt aus der Mantelschichte heraus und nimmt einen mäßig erweiterten Hohlraum ein, den sich der sich verlängernde und erweiternde Embryosack selbst geschaffen hat. Die mikropylare Erweiterung ist von den stärker farbenspeichernden Resten desorganisierten und mehr oder weniger in Auflösung begriffenen Integumentzellen umgeben.

Der vollkommen ausgebildete Embryosack zeigt die normale Zusammensetzung. Der Eiapparat liegt in der vorderen Erweiterung, außerhalb der Mantelschichtzone, und ist typisch in seinem Aussehen. Neben der seitlich angehefteten Eizelle fallen die beiden langgestreckten Synergiden auf, die den Scheitel des Embryosackes einnehmen. Charakteristisch für *Roettlera* ist die Kleinheit der Kerne im Eiapparate. Die beiden Polkerne vereinigen sich vor der Befruchtung zu einem auffallend großen sekundären Embryosackkerne, der sich annähernd in der Mitte des Embryosackes aufhält. Ehe noch die Befruchtung vollzogen ist, wächst der chalazale Teil des Embryosackes ein Stück nach unten weiter, wobei er in das unliegende Gewebe eindringt, reicht aber in diesem Stadium nicht bis zur Epidermis in der Chalazagegend. Im fertigen Embryosack gibt es an der Chalaza keine Spur von Antipoden. Diese stellen außerordentlich ephemäre Bildungen dar, die frühzeitig zugrundegehen, ehe noch der Embryosack voll befruchtungsfähig geworden ist. Infolgedessen kann ich über ihre Zahl und Lage nicht berichten.

In einigen Fällen wächst der mikropylare Abschnitt des Embryosackes, aus der Mikropyle hinaus und dringt in die Fruchtknotenöhle vor. In diesem blasenförmig angeschwollenen Teile des Embryosackes sind die beiden Synergidenkerne gewan-

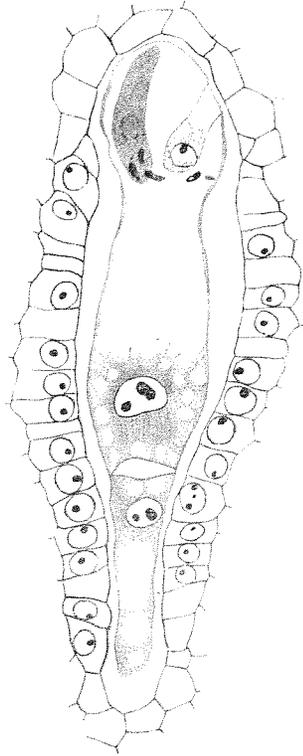


Abb. 1. — Endospermanlage in zwei primären Endospermkammern geteilt. Oben eine Synergide und die befruchtete Eizelle.

dert. Etwas Ähnliches hat auch Oehlkers (1923) bei *Monophyllaea Horsfieldii* beobachtet. Bei *Klugia zeylanica*, den Angaben Schnarf's folgend, zwängt sich der Embryosack in den Mikropylkanal hinein, „bis die Spitze der Synergiden unmittelbar bei der Mündung der Mikropyle liegt“. Wodurch diese Erscheinung bei *Roettlera* bedingt ist, wage ich nicht zu sagen. Meistens, wenn die Embryosäcke aus der Mikropyle herausragen, scheinen sie sich in Degeneration zu befinden und funktionsunfähig zu werden.

**Endosperm bildung.** — Auf die Einzelheiten bei der Ei- und Doppelbefruchtung konnte nicht näher eingegangen werden, da *Roettlera* zum Studium der feineren Befruchtungsvorgänge ein wenig geeignetes Material darbietet. Der befruchtende Pollenschlauch wächst durch die Mikropyle zum Eiapparat heran. Nach dem Eindringen des Pollenschlauches gehen die beiden Synergiden zugrunde. In etwas späteren Stadien, wenn das Endosperm aus wenigen Zellen besteht, ist von Synergiden kaum eine Spur wahrzunehmen. Im befruchteten Eikern sind oft zwei Nukleolen sichtbar.

Bald nach der Befruchtung schiebt sich der primäre Endospermkern zur Teilung an, und zwar noch ehe das Verschmelzen der beiden Nukleolen im befruchteten Eikern vollendet ist. Die Endosperm bildung geht, wie bei den meisten Angiospermen, der Embryoentwicklung voraus. Das Endosperm wird ab initio zellulär gebildet. Der ersten Teilung des primären Endospermkernes folgt die Ausbildung einer Wand in der Querrichtung, wodurch die Endospermanlage in zwei übereinander gelagerte Endospermkammern geteilt wird (Abb. 1). Während seiner ersten Teilung befindet sich der primäre Endospermkern im unteren Drittel der Endospermanlage, oberhalb des unteren Randes der Mantelschichte. Es entstehen folglich aus dieser Teilung zwei ungleich große primäre Endospermzellen, von denen die chalazale bedeutend kleiner als die mikropylare ist. Bemerkenswert ist, daß diese Trennungswand in späteren Stadien nach oben gewölbt ist.

Von den beiden so entstandenen Endospermkammern bleibt die chalazale während der folgenden Entwicklung des Endosperms immer ungeteilt. Es kommt in ihr beim zweiten Teilungsschritte nur zu einer einmaligen Kernteilung, ohne daß eine Wandbildung zwischen den beiden Tochterkernen folgte (Abb 2). Diese

Kammer wird im weiteren Verlauf der Endosperm- bildung zu einer großen, zweikernigen basalen Endospermzelle, die die Anlage des Chalazalhaustoriums bildet, wie es bei den anderen nahestehenden Tubiflorenfamilien gewöhnlich der Fall ist.

Dagegen wird die Kernteilung in der mikropylaren Endospermkammer von Wandbildung begleitet. Beim zweiten Teilungs- schritte wird sie durch eine längsgerichtete Wand in zwei neben- einander liegende Längszellen ge- teilt (Abb. 2). In späteren Stadien ließ sich diese Scheidewand nach oben nur bis zu einer bestimmten Höhe deutlich verfolgen, im ober- sten Teile der Kammer wird sie undeutlich und fällt allem An- schein nach der Auflösung anheim (Abb. 5, 9B).

In beiden mikropylaren Längszellen bildet sich hierauf, beim nächsten (dritten) Teilungs- schritte, je eine Querwand. Die Anlegung der Querwände findet unmittelbar unterhalb der oberen Mantelschichtemündung statt (Abb. 2, 3).

Als Resultat dieser drei Teilungsschritte ergibt sich ein fünfzelliges Endosperm, das aus der großen, zweikernigen basa- len Endospermzelle und über die- ser aus vier in zwei zweizelligen Etagen angeordneten Zellen be- steht. In Abb. 3 ist ein solches Fünfzellenstadium dargestellt.

Die beiden Zellpaare zeigen im weiteren Verlauf der Endo- sperm- bildung verschiedenes Ver- halten. Die Zellen des oberen Paares, die die vordere Er- weiterung einnehmen, erfahren keine Teilung mehr; sie nehmen

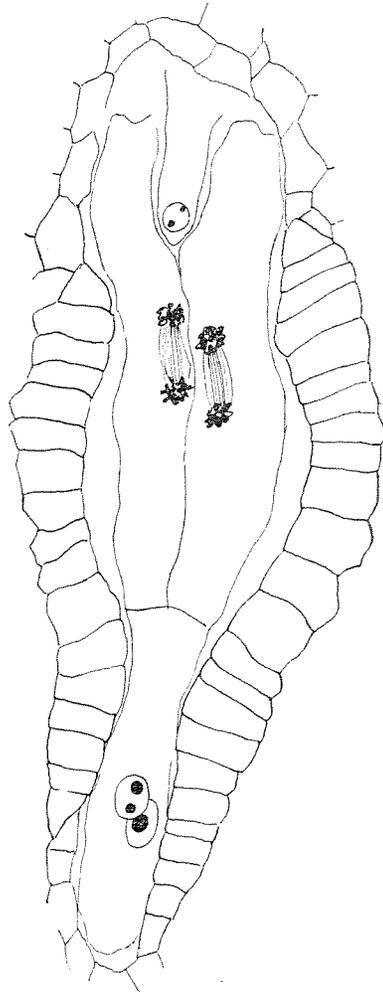


Abb. 2. — Mikropylare Endosperm- kammer längsgeteilt; die Kerne der beiden Zellen in Telophase (dritter Teilungsschritt).

beträchtlich an Wachstum zu und entwickeln sich zum zweigeteilten Mikropylarhaustorium. Das weitere Wachstum des Endosperms erfolgt nur auf Kosten der beiden Zellen des unteren

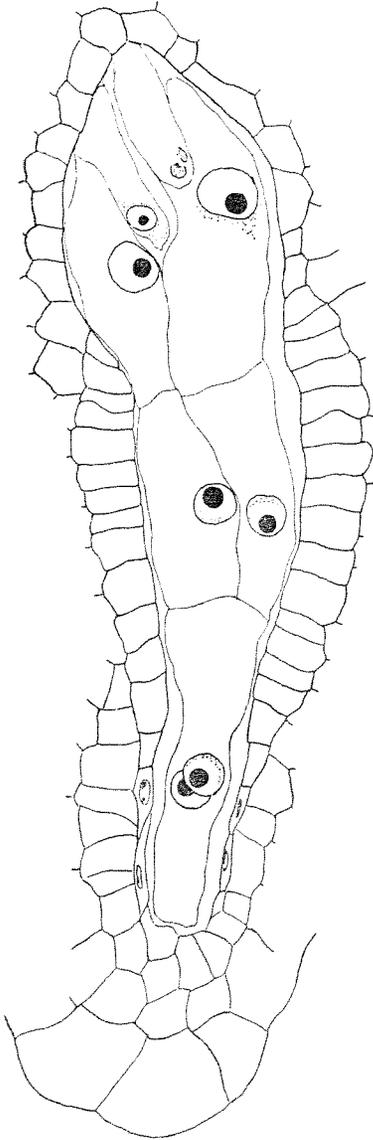


Abb. 3. — Fünfcelliges Endosperm. Die beiden mittleren Zellen stellen die Mutterzellen des „eigentlichen“ Endosperms dar.

Paares, welche somit die Mutterzellen des eigentlichen endospermalen Speichergewebes darstellen. Auf der nächsten Entwicklungsstufe, beim vierten Teilungsschritte, werden diese Zellen quergeteilt (Abb. 4). Im Laufe der weiteren Entwicklung teilen sich die beiden Zellenetagen des eigentlichen Endosperms durch neue Querwände (Abb. 5). Diesen folgen danach Längs- und auch in anderer Weise orientierte Teilungswände, die zur Bildung des vielzelligen Endospermgewebes führen. Auf Längs- und Querschnitten durch verhältnismäßig junges Endosperm ist noch immer eine deutlich ausgeprägte Linie zu unterscheiden, die der beim zweiten Teilungsschritte entstandenen Längswand entspricht. In weiter vorgeschrittenen Stadien der Endospermildung, wenn die Endospermzellen etwas unregelmäßigere Gestalt erhalten, ist diese Linie nicht mehr verfolgbar.

Während dieses Entwicklungszustandes hat sich die Mantelschichte am oberen und unteren Ende zur deutlichen mikropylaren und chalazalen Isthmusbildung verengt (Abb. 4, 5). Der Embryosack ist dadurch in drei deutliche Räume gegliedert worden. Der obere Teil enthält das zweigeteilte Mikropylarhaustori-

um; im unteren liegt die basale Endospermzelle, welche sich zum zweikernigen Chalazalhaustorium umgebildet hat. In dem mittleren Teile hat sich währenddessen ein nicht allzu mächtiger Endospermkörper von ovoider Form ausgebildet, in dem die Spitze des Embryonalschlauches eingebettet ist.

Die anschließenden Endospermzellen der mikropylaren und chalazalen Isthmusregion, welche unmittelbar an die Haustorien grenzen, sind auffallend inhalts- und plasmareicher als die übrigen von der Isthmusregion entfernten. Ferner ist hervorzuheben, daß diese Zellen auch stärker färbbar sind, was ein sichtbarer Ausdruck einer erhöhten Nahrungszufuhr ist, die vom Mikropylar- und Chalazalhaustorium her erfolgt. Die Nährstoffe werden durch die Vermittlung der Zellen in den Isthmusregionen dem zelligen Endosperm und dem wachsenden Embryo zugeführt.

Die Zellvermehrung im Endosperm geht unter gewaltiger Größenzunahme der ganzen Samenanlage vor sich. Eine besondere Erwähnung verdient aber eine höchst auffällige Umwandlung, die sich in Stadien nach der Befruchtung bis zur Samenreife im Integument vollzieht. Die Zellen der Mantelschichte heben sich schon vor der Befruchtung deutlich von den übrigen Integumentzellen ab; sie sind plasmareicher und mehr oder weniger in

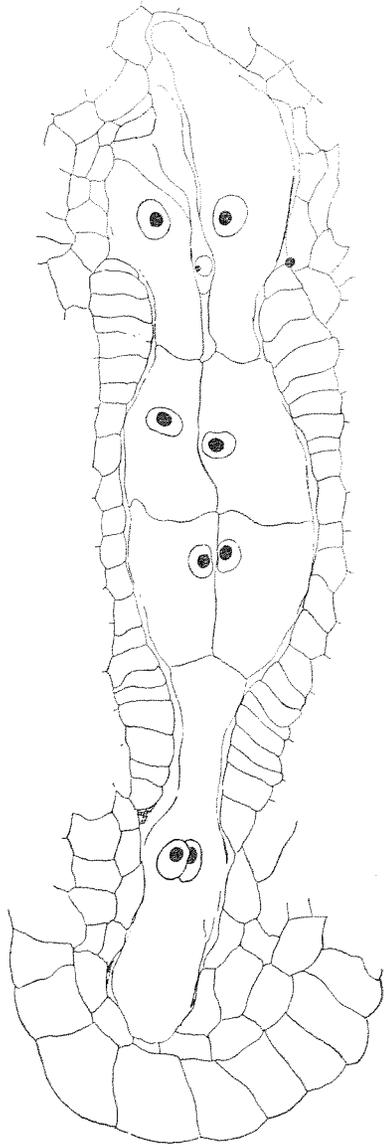


Abb. 4. — Mutterzellen des „eigentlichen“ Endosperms quergeteilt (vierter Teilungsschritt). Die Zygote verlängert sich schlauchförmig.

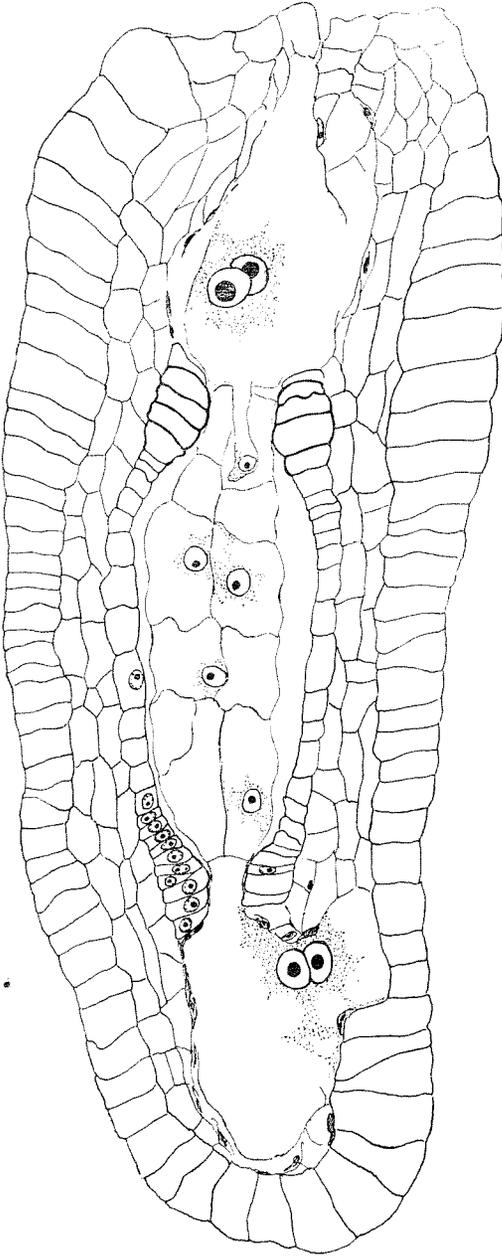


Abb. 5. Durch aufeinanderfolgende Querteilungen vielzelliges Endosperm entstanden. Die Mantelschichte hat sich zum Chalazal- und Mikropylaristhmus verengt. Die Spitze des Embryonalschlauches in das Endosperm versenkt.

radialer Richtung gestreckt. Eine besondere Ausformung erhält die Mantelschichte nach der Befruchtung. Während Größenunterschiede zwischen den Mantelschichtezellen vorher kaum zu bemerken sind, ist die Verschiedenheit in der Größe und Farbe dieser Zellen in späteren Entwicklungsstadien scharf ausgeprägt, wodurch die Mantelschichte ein für *Roettlera* sehr charakteristisches und von allen bisher untersuchten Gesneriaceen abweichendes Aussehen annimmt. Wie aus der Abb. 4 u. 5 ersichtlich, strecken sich die mittleren Zellen in der Mantelschichte während der Endosperm bildung und werden mehr isodiametrisch, während diejenigen um die Isthmusregionen stark in radialer Richtung gestreckt sind und ein palissadenförmiges Aussehen zeigen. In älteren Stadien (Abb. 5, 6, 7) fallen die den Isthmus bildenden Zellen durch ihre kolossale Größe und rotbraune Farbe auf.

Die Zellen der äußersten Integumentschicht beginnen schon bei sehr jungem Endospermzustand ein besonders großes Volumen anzunehmen und gleichzeitig sich in radialer Richtung zu strecken. Insbesondere zeichnet sich eine Zellgruppe, die den Mikropylarteil kranzartig umgreift, durch Größe aus. An gleicher Stelle sind ähnlich gebildete Kragenzellen bei *Klugia zeylanica* zu beobachten, wie es aus Abb. 10 von Schnarf und Abb. 17 von Hauss deutlich hervorgeht. Nach Hauss sind diese Zellen mit Luft erfüllt; auf diese Weise setzen die Fallgeschwindigkeit des reifen Samens herab.

Von dem ursprünglich 4-schichtigen Integumente sind in späteren Stadien nur zwei Zellschichten übrig: die Außen- und Innenepidermis, welche an der Bildung der Samenschale teilnehmen. Das übrige Integumentgewebe, das zwischen den beiden Epidermisschichten liegt, wird nach und nach zusammengepreßt und geht schließlich gänzlich verloren. Die voluminösen, rotbraunen und ausgesprochen in der Richtung des Radius gestreckten Zellen der Mantelschicht erstrecken sich in einem Bogen nur von der Isthmusregion bis zu der Stelle, wo sie mit den Zellen der Außenepidermis in Berührung kommen. Von da aus sind nun die Zellen der Mantelschicht farblos, während die darüber liegenden Zellen der Außenepidermis rotbraun gefärbt erscheinen. Die Zellen der Außenepidermis zeichnen sich durch stark verdickte Außenwände aus. Außerdem sind diese Wände bei rotbraunen Zellen von zahlreichen zapfenartigen Strukturen durchsetzt (Radialstreifungen).

Die ersten Teilungsschritte des Endosperms bei *Roettlera* folgen demjenigen Endospermtypus, der von Schnarf (1917) als *Brunella*-Typus innerhalb der Labiaten bezeichnet ist. Dieser Endospermtypus ist bekanntlich dadurch charakterisiert, daß die Endospermanlage beim ersten Teilungsschritte durch eine Querwand in zwei Endospermkammern zerlegt wird; beim zweiten Teilungsschritte teilt sich die mikropylare Kammer unter Ausbildung einer längsgerichteten Wand in zwei nebeneinander liegende Längszellen, während in der chalazalen nur eine einmalige Kernteilung ohne Wandbildung erfolgt.

Unter den bisher untersuchten Gesneriaceen ist ein ähnlicher Vorgang der Endospermbildung bei *Corytoma cyclophyllum* (Laurent, 1923) und *Haberlea rhodopensis* (Glišić, 1928)

festgestellt und näher beschrieben worden. *Roettlera* stimmt in Bezug auf die beiden ersten Teilungsschritte des Endosperms mit der von Laurent untersuchten *Corytoloma* völlig überein. Dagegen weichen die Endospermverhältnisse bei *Klugia* (Balicka-Iwanowska, 1899; Schnarf, 1921) und *Ramondia* (Glišić, 1924) von denjenigen bei *Corytoloma* und *Roettlera* erheblich ab. Die Endospermbildung bei *Klugia* und *Ramondia* erfolgt nach einem ganz anderen Endospermtypus, der dadurch ausge-

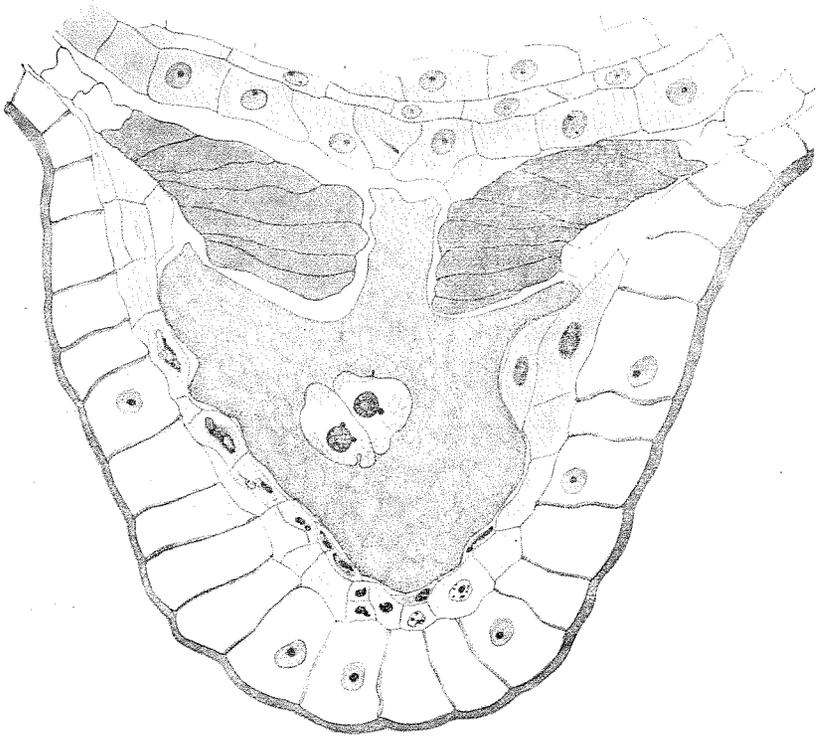


Abb. 6. — Chalazalhaustorium, mit dichtem Plasma erfüllt, die beiden hypertrophierten und amoeboiden Kerne zeigend. Große und braun gefärbte Zellen der Isthmusregion auffallend.

zeichnet ist, daß nach der ersten Querwand die untere Kammer ungeteilt und einkernig bleibt, die obere sich nochmals durch eine Querwand teilt. Diesen Typus habe ich in meiner früheren Arbeit (1924) als *Ramondia*-Typus bezeichnet.

**Haustorienbildung.** — Sowohl die basale als auch die beiden mikropylaren Zellen zeigen ein von den übrigen Endo-

spermzellen abweichendes Verhalten. Sie sind gleich nach ihrer Absonderung von den weiteren Teilungen ausgeschaltet. Von Anfang an unterscheiden sie sich deutlich von den übrigen Endospermzellen durch Größe, Kerndimensionen und die Dichte des Plasmahaltes. Im Laufe der weiteren Entwicklung nehmen sie schnell an Wachstum zu und entwickeln sich weiter zu den kräftigen Endospermhaustorien, obwohl diese nie jene Dimensionen erreichen, die bei einigen Scrophulariaceen, Orobanchaceen, Lentibulariaceen, Plantaginaceen, Labiaten u. a. Tubifloren vorkommen.

Wie aus dem über die Endospermbildung Gesagten hervorgeht, wird das Chalazalhaustorium um einen Teilungsschritt früher als das Mikropylarhaustorium angelegt; jenes wird durch die erste Endospermteilung, dieses erst beim dritten Teilungsschritte abgetrennt. Das Chalazalhaustorium ist demnach als ontogenetisch älter zu bezeichnen.

1) Die basale Endospermzelle erfährt wesentliche Erweiterung während ihrer Umwandlung zum Chalazalhaustorium und nimmt eine sackförmige Gestalt an. Die Bildung dieses Haustoriums, die erst nach der ersten Querwandbildung im Endosperm beginnt, erscheint eigentlich nur als Fortsetzung und Verstärkung eines schon vor der Befruchtung in Auswirkung befindlichen Vorganges. Diese Zelle wächst sehr schnell in das umliegende Gewebe in der Chalazagegend hinein, wobei dessen Zellen zerdrückt und schließlich völlig aufgezehrt werden. Zuerst fallen die unteren Zellen der Mantelschichte, welche unterhalb der chalazalen Isthmusregion liegen, der Degeneration und Auflösung anheim (Abb. 3, 4). Von da aus greift der Auflösungs Vorgang auf die benachbarten Zellen an der Chalaza und auf die Integumentzellen über, die zwischen der Außenepidermis und Mantelschichte liegen (Ab. 5, 6 u. Taf. IV Fig. 2). Auf diese Weise dringt das Chalazalhaustorium nach unten bis zur äußeren Zellschicht der Samenanlage, nach oben ein Stück zwischen den beiden Epiderme des Integumentes vor.

Wie erwähnt, niemals tritt eine Wandbildung ein. Dagegen beobachtet man schon früh, beim zweiten Teilungsschritte des Endosperms, eine einmalige Kernteilung, wodurch dieses Haustorium zweikernig wird. Die ganze Zelle, die anfangs plasmaarm ist, füllt sich allmählich mit dichtem Zytoplasma. Die beiden Haustorialkerne befinden sich in einer dichteren Zytoplasmamasse, wo sie

sich aneinander legen, so daß ihre zusammenstoßenden Kernmembranen an der Berührungsstelle abgeplattet erscheinen. Die Lage der Kerne steht mit der haustoriellen Tätigkeit der Zelle in Beziehung; sie sind immer an den Orten regsten Auflösungs-

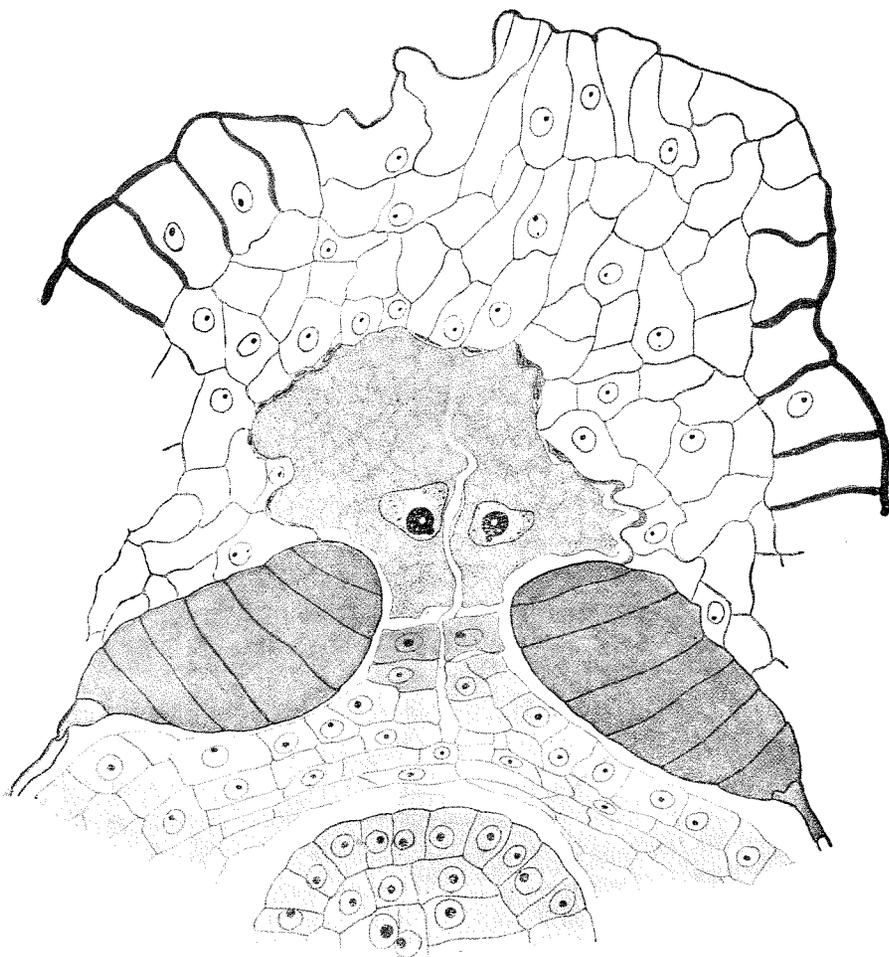


Abb. 7. — Mikropylarhaustorium, plasmareich, in der Mitte vom zusammengeschrunpften Embryonalschlauche durchzogen.

ganges zu finden. Von Anfang an zeichnen sich diese Kerne durch beträchtliche Größe aus. Im weiteren Verlauf der Entwicklung nehmen sie eine ganz ansehnliche Größe an und sind merklich hypertrophiert. Stets findet man in ihnen je einen stark vergrößerten Nukleolus, der immer viele Vakuolen enthält. In

weiter vorgeschrittenen Stadien zeichnen sich die Haustorialkerne durch eine mehr oder weniger unregelmäßige und amoeboide Gestalt aus.

Der Isthmusteil des Chalazalhaustoriums ist ziemlich eng und lang, so daß das Haustorium durch einen engen Halsteil mit dem endospermalen Speichergewebe in Verbindung steht (Abb. 6)

2) Die obere Erweiterung um den ehemaligen Eiapparat wird als Mikropylarhaustorium ausgebildet (Abb. 5, 7 u. Taf. IV, Fig 1). Dieses Haustorium enthält die beiden mikropylaren Zellen, welche beim dritten Teilungsschritte gegen die Mikropyle zu abgetrennt werden. Durch Auflösung der umliegenden Zellen des Integumentgewebes nimmt das Haustorium beträchtlich an Größe zu. Die umliegenden mehr oder minder in Degeneration und Auflösung begriffenen Integumentzellen sind ein sichtbarer Ausdruck dieser haustoriellen Tätigkeit.

Im weiteren Verlauf der Endospermibildung teilen sich die beiden Haustorialzellen nicht mehr. Ja, es erfolgt in ihnen nicht einmal eine Kernteilung, so daß das Mikropylarhaustorium zwei Kerne enthält. Ähnlich wie die Kerne des Chalazalhaustoriums

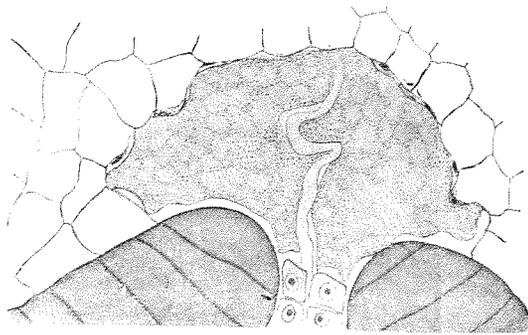


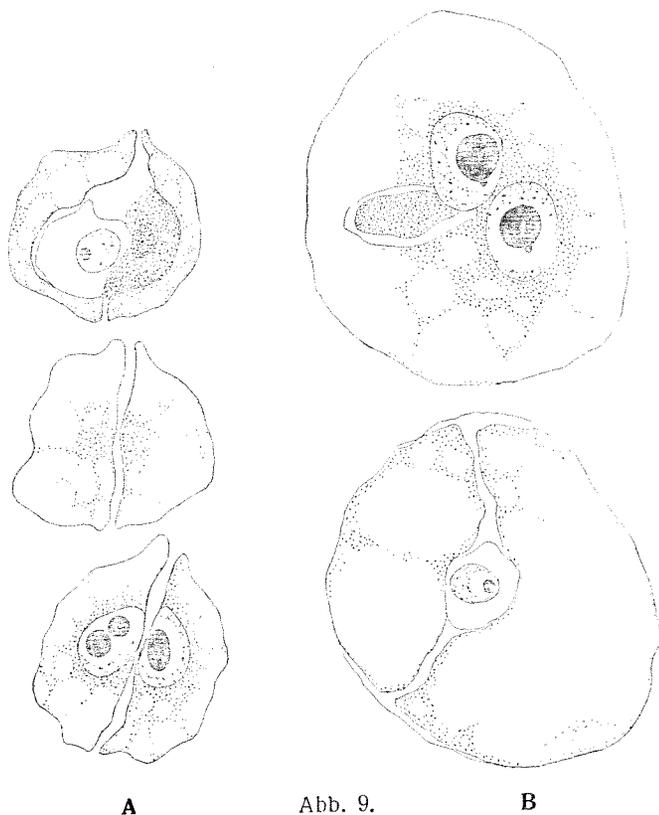
Abb. 8.

Nachbarschnitt des in Abb. 7 dargestellten Haustoriums, in dem der Embryonschlauch der Länge nach getroffen ist.

nehmen auch diese an Größe zu und werden stark hypertrophiert.

Bei näherer Betrachtung erkennt man, daß das Mikropylarhaustorium in früheren Stadien (Abb. 3, 4, 9A) sicher zweigeteilt ist, in älteren wird aber die Scheidewand undeutlich (Abb. 5, 9B). Ich habe der Feststellung des oberen Wandstückes meine ganz besondere Aufmerksamkeit gewidmet, es aber in etwas älteren Stadien nicht finden können. Ich erlaube mir daher die Vermutung, daß die in Frage stehende Scheidewand in ihrem obersten Teile bald nach ihrer Ausbildung wieder aufgelöst oder zerrissen wird. Für diese Erklärung, daß es sich hier um Auflösung oder Zerreißen des obersten Teiles der Scheidewand handeln könnte, spricht auch die häufig

beobachtete Tatsache, daß die beiden Haustorialkerne sich sehr oft in einer der beiden Haustorialzellen oder in einer gemeinsamen Zytoplasmamasse (Abb. 5, 9B u. Taf. IV Fig. 1) haben nachweisen lassen. Ich konnte mich an einigen Serien von Querschnitten durch das Mikropylarhaustorium wiederholt davon über-



A

Abb. 9.

B

Querschnitte durch das Mikropylarhaustorium. A) Jüngerer Stadium (Oospore oben, noch ruhend): drei Nachbarschnitte aus derselben Serie, die zweizellige Struktur des Haustoriums zeigend. B) Etwas älteres Stadium (nach der Keimung der Oospore). Oben ist die ursprüngliche Scheidewand (Längswand) spurlos verschwunden; in der Nähe der beiden Haustorialkerne ist der Embryonalschlauch im Querschnitte zu sehen. Unten ist die Scheidewand noch deutlich erhalten, zwischen beiden Zellen befindet sich die wachsende Spitze des Embryonalschlauches mit dem Zygotenkern.

zeugen und meine Abb. 9B stellt eine solche Serie dar. Am oberen Schnitte der Serie B ist keine Spur von Scheidewand zu sehen und die beiden Kerne liegen nebeneinander in einer gemeinsamen Zytoplasmamasse; der untere, Nachbarschnitt aus

derselben Serie zeigt die zweizellige Struktur des Haustoriums erhalten. Außerdem habe ich mehrmals beobachten können, daß die zusammenstoßenden Kernmembranen der beiden dicht nebeneinander liegenden Kerne abgeplattet erscheinen. Beim Vergleich der beiden Serie von Querschnitten (A u. B) in Abb. 9 erkennt man, daß das Mikropylarhaustorium ursprünglich zweizellig ist (A) und daß die Auflösung oder das Zerreißen der Trennungswand erst in späteren Stadien erfolgt (B).

In einigen Fällen sind die Haustorialkerne jeder am Grunde seiner Zelle, zu beiden Seiten des Scheidewandrestes zu finden.

Am Mikropylarende bilden die Zellen des Integumentes, welches hier, wie erwähnt, mehrere Zellschichten dick ist, ein dichtes, kleinzelliges Gewebe, das das Mikropylarhaustorium umschließt (Abb. 7. u Taf. IV, Fig. 1). Diese Zellen zeichnen sich durch Plasmareichtum aus. Im Laufe der Entwicklung des Haustoriums fallen die dem Haustorium anliegenden Zellen dieses Gewebes der Degeneration und Auflösung anheim.

Das Chalazal- und Mikropylarhaustorium sind anfangs ziemlich plasmaarm. Späterhin beobachtet man eine progressive Vermehrung des Zytoplasmas und schließlich sind sie dicht von Zytoplasma gefüllt. Abb. 6 u. 7 zeigen, welche Mächtigkeit das Haustorienplasma in ältesten Entwicklungsstadien erreichen kann. Gleichzeitig nehmen die Haustorien einen immer größeren Raum ein und sind beim Aussaugen der Integumentzellen tätig. Sie entziehen der Umgebung Nährstoffe, die weiter durch die Vermittlung der Übergangszellen der Isthmusregionen dem nahrungsspeichernden zelligen Endosperm und dem auswachsenden Embryo zugeführt werden.

Was die Haustorienbildung anbelangt, steht *Roettlera* der Gattung *Corytoloma* am nächsten. Die beiden Gattungen zeichnen sich durch ein ungeteiltes zweikerniges Chalazal- und ein zweigeteiltes zweikerniges Mikropylarhaustorium aus. Ein Vergleich der entsprechenden Stadien bei *Roettlera* und *Corytoloma* läßt jedoch erkennen, daß das Mikropylarhaustorium bei *Corytoloma* zweizellig bleibt, während die Scheidewand bei *Roettlera* später aufgelöst oder zerrissen wird, so daß dieses Haustorium nachträglich einzellig wird. Nach S c h n a r f weist das Chalazalhaustorium bei *Klugia* eine mächtige Entwicklung auf. Meine

Befunde an *Roettlera* deuten darauf hin, daß auch ein deutlich ausgeprägtes Mikropylarhaustorium innerhalb der Gesneriaceen vorkommt. Weitere Untersuchungen anderer Gesneriaceen werden uns zeigen, ob das Vorhandensein der Haustorien ein allgemeiner Charakter der Familie ist, sowie inwieweit die Haustorialverhältnisse innerhalb der Familie für die systematische Auswertung herangezogen werden könnten.

**Embryo.** — Der Embryoentwicklung habe ich geringes Interesse gewidmet; daher möchte ich mich in diesem Punkte sehr kurz fassen. Die befruchtete Eizelle beginnt sich ziemlich früh, zu einer Zeit, da ein wenigzelliges Endosperm vorhanden ist, in die Länge zu strecken und, ohne sich zu teilen, mit Hilfe eines schlauchförmigen und sehr langgestreckten Suspensors ins zellige Endosperm hinabzusenken. Dabei kommt ihr die Längswand zustatten, welche in der Mitte auseinanderweicht, so daß der Embryonalschlauch zwischen den beiden Haustorialzellen heruntergleitet (Abb. 3, 4). Der Kern befindet sich konstant in der Nähe der weiterwachsenden Spitze des Schlauches, wo auch die Hauptmasse des Zytoplasmas angehäuft ist. Wie erwähnt, zeichnet sich dieser Kern durch geringe Größe aus und ist dadurch leicht von den übrigen Endospermkernen zu unterscheiden.

Es dauert sehr lange, ehe die Zellbildung in der befruchteten Eizelle eintritt. Erst nachdem das Endosperm aus einer größeren Anzahl der Zellen aufgebaut ist und nachdem die Spitze des Embryonalschlauches tief ins eigentliche Endosperm hineingedrungen ist, wird die befruchtete Eizelle durch eine Querwand in zwei Zellen geteilt, eine Scheitelzelle und eine vielmal größere basale, der Mikropyle zugewandte Zelle. Aus der Scheitelzelle entwickelt sich in gewöhnlicher Weise zuerst ein kugelförmiger Proembryo. Dieser wird von einem sehr langgestreckten und ungegliederten Suspensor getragen, welcher aus der basalen Zelle entsteht und im mikropylaren Abschnitt als leerer Membranschlauch bis zur Anwachsstelle der Eizelle verfolgbar ist (Abb. 7, 8). In weiter vorgeschrittenen Entwicklungsstadien wird der Embryo in die Länge ausgezogen und die Anlagen der Kotyledonen treten hervor. Gleichzeitig schrumpft der obere Teil des Suspensors zusammen und wird infolge des Druckes, den die wachsenden Endospermzellen ausüben, abgebrochen, so daß der Embryo dadurch als selbstän-

dige Bildung im Endosperm zu liegen kommt. in älteren Stadien ist der wohl entwickelte Embryo in einem Endosperm eingebettet, das bis auf wenige Schichten verdrängt ist.

(Aus dem Botanischen Institut der Philosophischen Fakultät der Universität Beograd).

### Erklärung der Tafel IV

Fig. 1. Mikrophotographische Aufnahme des Mikropylarhaustoriums.

Fig. 2. Mikrophotographische Aufnahme de Chalazalhäustoriums.

#### LITERATUR:

- Balicka-Iwanowska, G.*: Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains Gamopétales. — (Flora, 86, 1899).
- Cook, M. Th.*: The embryology of Rhytidophyllum. — (Bull. Torrey Botan. Club, 34, 1907).
- Fritsch, K.*: Gesneriaceen. — (In Engler-Prantl's Natürl. Pflanzenfamilien, 1893).
- Glišić, Lj. M.*: Development of the female X-generation and embryo in *Ramondia*. — (Diss., Beograd, 1924).
- : Development of the female gametophyte and endosperm in *Haberlea rhodopensis* Friv. — (Bull. Inst. Jard. bot. Univ. de Beograd, Tome I, 1928).
- Hauss, Hertha*: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Flug-einrichtungen bei höheren Samen. — (Botanisches Archiv, 20, 1927).
- Laurent, Vivi*: Zur Entwicklungsgeschichte von *Corytoloma cyclophyllum* Dus. sp. ined. — (Svensk bot. Tidskr., 17, 1923).
- Oehlkers, Fr.*: Entwicklungsgeschichte von *Monophyllaea Horsfieldii*. — (Beih. z. Bot. Zentrbl., 39. Abt. I, 1923).
- Schnarf, K.*: Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen II. *Klugia zeylanica* (R. Brown) Gardn. — (Österr. Bot. Zeitschr., 70, 1921).
- : Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Berlin, 1931).

*Lj. M. Glišić: Über die Endosperm- und Haustorienbildung von Roettlera.*

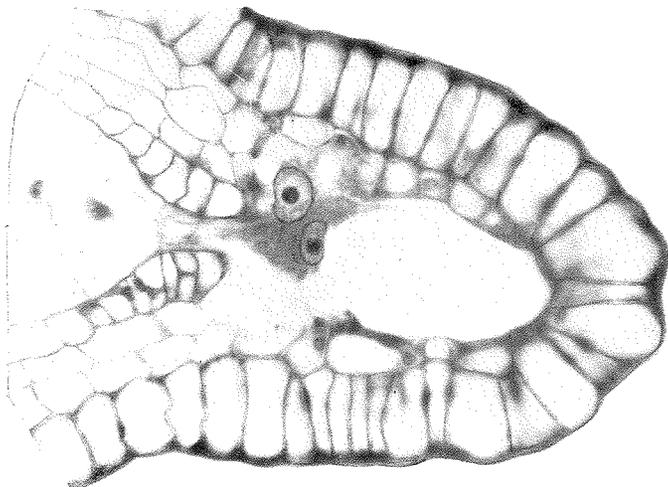


Fig. 2.

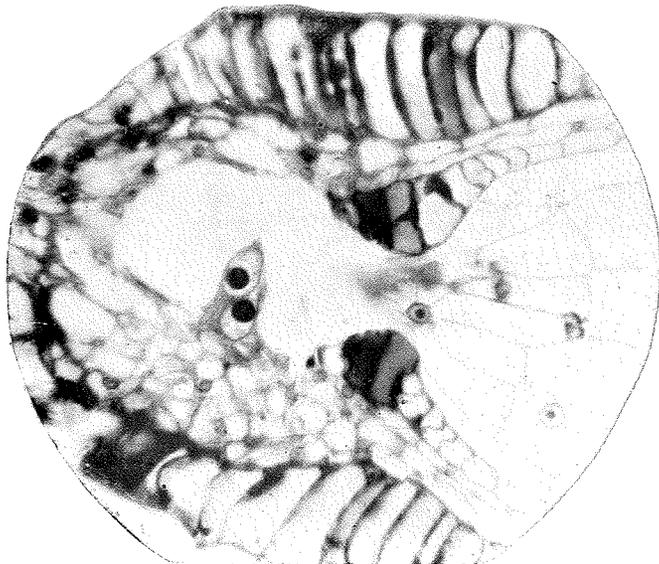


Fig. 1.