Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cucurbitaceen auf Grund ihrer Samenentwicklung.

(Mit spezieller Berücksichtigung der Caricaceen, Passifloraceen, Aristolochiaceen und Loasaceen.)

Von **Johannes Kratzer.**

(Mit 60 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

„Je ausgeprägter und eigentümlicher die Charaktere einer Familie sind, desto schwerer ist es, ihren Platz im Pflanzenreiche aufzufinden, darum darf man sich nicht wundern, wenn die Autoren so oft geschwankt haben hinsichtlich der natürlichen Beziehungen der Cucurbitaceen", so schrieb im Jahre 1822 Aug. Saint-Hilaire in einer Abhandlung über die Cucurbitaceen und Passifloraceen. Allerdings ist es auch ihm nicht gelungen, diesem Schwanken ein Ende zu machen. Linné und nach ihm einige andere hatten die Cucurbitaceen mit den Passifloraceen vereinigt, Adanson hatte sie zu den Campanulaceen gestellt, andere hatten auf die Vitaceen, Euphorbiaceen und Urticaceen hingewiesen. Saint-Hilaire selbst brachte sie in Beziehung zu den Passifloraceen einerseits und den Loasaceen andererseits. Nach ihm betrachteten sie Naudin, Bentham und Hooker, als nahe Verwandte der Passifloraceen, Baillon dagegen wies ihnen einen Platz an der Seite der Loasaceen und Begoniaceen an.

In neuerer Zeit werden sie nach dem Vorgange Brauns von den meisten Autoren zu den Campanulaceen gestellt, aber als von den Passifloraceen abgeleitet gedacht. Indes wird diese Anschauung keineswegs allgemein geteilt. Warming stellt die Cucurbitaceen nach wie vor zu den Passifloraceen und hält die Campanulaceen nur für konvergente Typen in bezug auf Blütenstruktur. Van Tieghem zog sie in der Neuauflage seiner „Elemente" ebenfalls aus der Nachbarschaft der Campanulaceen zurück, um daraus eine eigene Unterordnung zu bilden. Auch Engler stellte sie im Jahre 1912 als eigene Ordnung auf, als Cucurbitales, die er aber unter die Sympetalen unmittelbar vor die Campanulinen einreiht. Hallier hatte sie im Jahre 1908 als

Peponiferen mit den Passifloraceen und deren Verwandten verbunden, 1912 dagegen reihte er sie an die Begoniaceen und Datiscaceen an.

So sehen wir denn auch heute noch die systematische Stellung der Cucurbitaceen so wenig gesichert wie vor einem Jahrhundert und im Zusammenhang damit auch die Stellung einiger anderen Familien. Da nun bisher der Hauptsache nach morphologische und anatomische Verhältnisse in Rechnung gezogen wurden, so dürfte der Versuch gerechtfertigt sein, auf entwicklungsgeschichtlichem Wege, durch eingehendere Vergleichung der Samenentwicklung, der Lösung dieser Frage näher zu kommen. Zudem ist damit auch ein Beitrag geliefert zur Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen selbst, sowie zur systematischen Wertung der Samenentwicklung überhaupt. Endlich bot die Untersuchung der Samenanlagen bei den Cucurbitaceen speziell noch Gelegenheit zur Prüfung eines physiologischen Problemes, der von Longo behaupteten Ernährung des Embryos durch den Pollenschlauch bei Cucurbita Pepo. Darum trat ich auf Anregung des Herrn Geheimrates v. Goebel an diese Aufgabe heran, indem ich neben der Samenentwicklung der Cucurbitaceen noch jene der Caricaceen, Passifloraceen, Aristolochiaceen und Loasaceen einer eingehenden Untersuchung unterwarf, während ich andere in Beziehung gebrachte Familien, wie die Campanulaceen und Begoniaceen nur auf Grund der Literatur und einer kurz orientierenden Untersuchung zum Vergleiche heranzog. Das Thema zerfällt naturgemäß in einen entwicklungsgeschichtlichen Teil, in dem die Samenentwicklung der einzelnen Familien geschildert wird, und in einen vergleichenden Teil, in dem die verwandtschaftlichen Beziehungen geprüft werden sollen.

Ehe ich jedoch an die Darlegung meiner Untersuchungsergebnisse gehe, möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimrat v. Goebel, für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie für seine wertvollen Winke bei der Anfertigung den gebührenden Dank aussprechen. In gleicher Weise möchte ich danken Herrn Professor Jost in Straßburg für die gütige Zusendung von jungen Carica-Früchten und Fräulein Ilse Floercke aus München für die freundliche Überlassung ihrer Untersuchungsresultate über Loasaceen. Fräulein Floercke hat nämlich vor einiger Zeit in Goebel's Institut Untersuchungen über die Pollen- und Samenentwicklung der Loasaceen gemacht, deren nicht veröffentlichte Resultate ich zum Teil verwertete; insbesondere haben mir ihre schönen Zeichnungen gute Dienste geleistet.

I. Die Samenentwicklung der einzelnen Familien.

Bau und Entwicklung der Samen sind in den untersuchten Familien verhältnismäßig wenig erforscht. Relativ das meiste bietet die Literatur über die Cucurbitaceen. Zur Embryosackentwicklung dieser Familie lieferten bereits Brogniart, Mirbel und Amici kleine, freilich mit manchen Irrtümern vermischte Beitäge. Die erste vollständigere Beschreibung des unbefruchteten Embryosackes bot Schleiden im Jahre 1831 für einige Gattungen. Eingehendere Kenntnis der Embryosackentwicklung und Befruchtung brachten auch für die Cucurbitaceen erst die grundlegenden Untersuchungen von Hofmeister, die sich in dieser Familie auf Cucurbita, Sicyos und Ecballium erstreckten. Über die Entwicklung und den Bau der Samenschalen veröffentlichten erst Fickel und Höhnel im Jahre 1876 eingehendere Untersnchungen; allerdings hat sich Höhnel hierbei auf die Gattungen Cucurbita, Lagenaria und Cucumis beschränkt. Beide Arbeiten sind gut, wenn sie auch in einzelnen Punkten der Berichtigung bedürfen. Keinen Fortschritt dagegen bedeuten die Ausführungen von Henri-Aimé Lothar vom Jahre 1881 über denselben Gegenstand, sie enthalten wesentliche Irrtümer. Biagio Longo widmet in seinen Untersuchungen vom Jahre 1903 seine Aufmerksamkeit besonders dem Verhalten des Pollenschlauches und stellte eine ernährungsphysiologische Theorie auf, zu der wir im Laufe dieser Darlegungen ausführlich Stellung nehmen werden. Eine eingehendere Darstellung der Embryosackentwicklung wird von J. E. Kirkwood geboten in seiner Arbeit „The comparative embryology of the Cucurbitaceae" vom Jahre 1904, wobei besonders die zahlreichen vortrefflichen Abbildungen hervorzuheben sind. Bau und Entwicklung der Samenschale ist nicht berücksichtigt. Seine spätere Abhandlung über den Pollenschlauch stand mir nicht zur Verfügung, nach der Rezension scheint sie hauptsächlich die Chemotaxis zu prüfen. Auch eine Abhandlung von Barber über Pericarp und Samenschale einiger Gattungen konnte ich nicht erlangen.

Zusammenfassend läßt sich sagen: es sind über die Samenentwicklung der Cucurbitaceen wohl einzelne eingehendere Untersuchungen aus neuerer Zeit vorhanden, doch fehlt eine zusammenfassende Arbeit und die Vergleichung mit anderen Familien. Über diese Familien selbst ist sehr wenig geschrieben. Die Angaben in den großen Werken von Gaertner, Bentham und Hooker, Engler-Prantl gehen über eine allgemeine morphologische Schilderung nicht hinaus. Spezielleres findet sich nur bei Hofmeister über die Embryosackentwicklung der

Aristolochiaceen, von van Tieghem (1912) und Usteri (1907) über jene der Caricaceen, von Rüger (1887) über die fertige Samenschale von Carica. Doch sind auch diese Untersuchungen nicht sehr eingehend und bedürfen vielfach der Berichtigung. So gehe ich nun dazu über, die Resultate meiner eigenen Untersuchung über die Samenentwicklung der einzelnen Familien darzulegen.

A. Die Samenentwicklung der Cucurbitaceen.

I. Die Entwicklung der Cucurbitaceen-Samen im allgemeinen.

1. Die Entwicklung vor der Befruchtung.

Die Samenanlagen der Curcurbitaceen entstehen an kräftigen wandständigen Plazenten, die aus der Verwachsung von je zwei benachbarten Fruchtblatträndern hervorgegangen sind (Fig. 1). Die Fruchtblätter selbst treten in Fünf- bis Einzahl auf und bilden einen ein- oder mehrfächerigen Fruchtknoten. Der gewöhnliche Typus zeigt drei Fruchtblätter, doch sind unzweifelhafte Hinweise vorhanden, daß fünf das Ursprüngliche sind, da der primitivste Vertreter der Familie, die Gattung Fevillea, diese Zahl aufweist und andererseits die übrigen Gattungen eine Reduktion ihrer Fruchtblätter erkennen lassen. Coccinea besitzt nach Kirkwood zwei Fruchtblätter, Cyclanthera, Echinocystis und Sicyos entwickeln gewöhnlich nur eines; jedoch werden auch in diesen Familien ursprünglich lich drei angelegt, bei Cyclanthera und Echinocystis bleiben sie sogar oft in verkümmerter Form dauernd erhalten; auch zwei normal entwickelte Fruchtblätter konnte ich bei Cyclanthera feststellen (Fig. 1 B). Daß der normal dreikarpellige Kürbis als Variation häufig einzelne vierkarpellige Früchte erzeugt, ist allgemein bekannt.

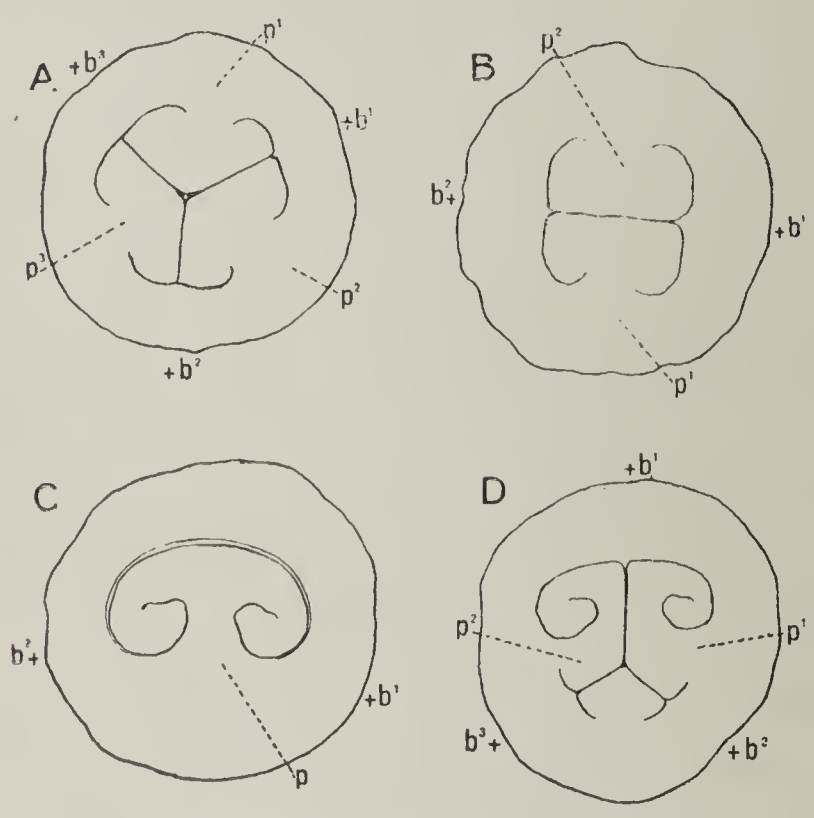

Fig. 1. Plazentenbildung. A Cucurbita Pepo, mit 3 fertilen Plazenten p^1, p^2, p^3 und 3 Fruchtblättern b^1, b^2, b^3. B Cyclanthera pedata, mit 2 fertilen Plazenten aus 2 fertilen Fruchtbl. C Cyclanthera pedata, mit 1 fertilen Plazenta aus 2 halbfertilen Fruchtbl. D Echinocystis lobata, mit 2 halbfertilen Plazenten aus 1 fertilen Fruchtblatt (b^1).

Analog dieser Variation der Fruchtblattzahl treten auch die Plazenten in Fünf- bis Einzahl auf. So bildet Fevillea fünf fertile Plazenten, von den von mir untersuchten Gattungen entwickeln Benincasa, Lagenaria, Cucurbita, Cucumis, Citrullus, Luffa, Momordica, Trichosanthes, Bryonia, Bryonopsis und Thladiantha drei. In den Fällen, wo bei Curcurbita vier ausgebildete Fruchtblätter vorkommen, werden natürlich auch vier Plazenten gebildet. Ecballium hat zwei, Echinocystis und Cyclanthera weisen bald eine, bald zwei fertile Plazenten auf, Sicyos durchweg nur eine. Doch werden auch in diesen Fällen ursprünglich drei angelegt. Die Samenanlagen können hierbei entweder an beiden Schenkeln der Plazenten stehen oder nur an dem einen, je nachdem der Rand der beiden beteiligten Fruchtblätter fertil ist oder nur der Rand des einen.

Fig. 2. Verschiedene, durch Reduktion entstandene Zahl der Samenreihen. A Benincasa; B Lagenaria; C Luffa; D Momordica. Einzelne Plazenten (*p*).

Betrachten wir nun die Zahl und Anordnung der Samenanlagen an den fertilen Plazentenschenkeln, so treffen wir hier wieder ähnliche Verhältnisse wie bei den Fruchtblättern und Plazenten (Fig. 2). Die Samenanlagen treten in großer Zahl bis zur Einzahl auf und sind an jedem Schenkel fünf-, drei-, zwei- und einreihig angeordnet. Die Zahl 5 herrscht bei Benincasa, 3 bei Lagenaria; Cucurbita entwickelt bald drei, bald zwei Reihen an jedem Schenkel, Cucumis, Citrullus und Echallium weisen deren zwei auf, Luffa bald zwei Reihen, bald nur eine, Momordica, Tricho-

santhes, Bryonia, Echinocystis und Cyclanthera normal nur eine Reihe. Sechium und Sicyos entwickeln überhaupt nur eine einzige Samenanlage im Fruchtknoten.

So weisen denn die Curcurbitaceen in den ausgebildeten, fertilen Fruchtblättern und Plazenten wie in der Samenanordnung eine lückenlose Reihe von der Zahl 5 zur Zahl 1 auf, wobei die Entwicklung den unzweideutigen Beweis erbringt, daß die Vertreter der niedrigeren Zahlen durch Reduktion entstanden sind. Die Samenanlagen selbst lassen sich kurz folgendermaßen charakterisieren: Sie sind nach ihrem Aufbau anatrop, hinsichtlich ihrer Stellung im Fruchtknoten apotrop und heterotrop; sie weisen einen kräftigen vielschichtigen Nucellus auf mit einer Kalotte über dem Embryosack und zwei Integumenten. Die Entwicklung beginnt mit einem kleinen Höcker, der, abgesehen von seiner Epidermis, ganz aus der hypodermalen Zellschicht der Placenta hervorgeht. Dieser

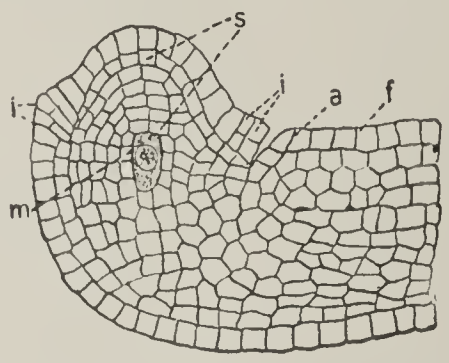

Fig. 3. Benincasa. Integumentanlage. *i* inneres Integument; *a* äußeres auf der Funiculusseite; *f* Funiculus: *m* Sporenmutterzelle; *s* Schichtzellen.

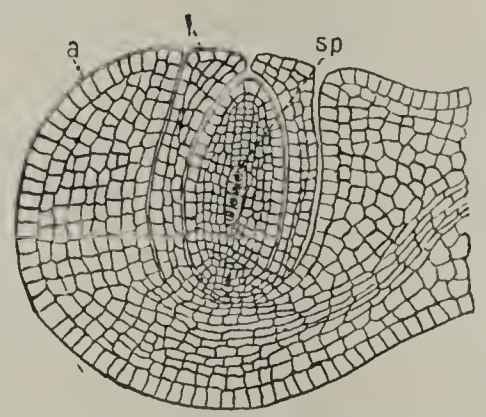

Fig. 4. Benincasa im Stadium der Tetradenbildung. *a* äußeres, *i* inneres Integument, dreilagig, an der Spitze vierlagig; *sp* vier Sporenzellen.

Höcker beginnt sich alsbald zu krümmen und Integumente anzulegen. Zuerst tritt das innere Integument auf, als ein Ringwulst (Fig. 3), der durch radiale Streckung und Teilung von zwei Zellreihen der Epidermis entsteht. Es ist dementsprechend zunächst zweischichtig, wird aber durch Längsteilung einer der beiden Schichten gewöhnlich dreischichtig (Fig. 4). Bei Sechium und Bryonia erhöht sich die Zahl der Zellagen auf 4—5, an der Basis sogar zuweilen auf 8—10.

Bald nachher tritt das äußere Integument auf, das aber nicht wie das innere aus der Epidermis allein hervorgeht, sondern aus der Epidermis und ein paar hypodermalen Lagen. In dieser Dicke wachsen die beiden Integumente bis zum Scheitel des Nucellus empor; das äußere wächst später ein wenig weiter und überdeckt so das innere durch einen kleinen Vorsprung. Alsdann vermehren sich die Zellagen des äußeren Integumentes durch Längsteilungen auf 6—8, an der Raphe und ihr gegenüber auf noch mehr (Fig. 4). An diesen beiden Stellen bildet

sich in der Mitte ein Prosenchymstrang aus, als Vorläufer eines Fibrovasalstranges mit zahlreichen Spiralgefäßen. Dieser Strang setzt das Gefäßbündel im Funiculus über die Chalaza bis zur Mikropylgegend fort. Bei einzelnen Gattungen, so bei Momordica, verzweigt er sich an der Chalaza und durchläuft mit seinen Ästen nicht bloß die Gegenseite der Raphe, sondern das Integument auf seinem ganzen Umfang (Fig. 5).

Die Epidermiszellen des äußeren Integumentes haben sich etwas radial gestreckt und so einen palisadenartigen Charakter angenommen; sie sind im allgemeinen noch ungeteilt, nur in der Mikropylgegend zeigen sich bereits die Anfänge von Teilungen, die, wie wir sehen werden, bald einen großen Umfang annehmen und die wichtigste Rolle spielen im Aufbau der Samenschalen der Cucurbitaceen (Fig. 5). Ehe wir indes diese Vorgänge weiter verfolgen, müssen wir nochmals zur Weiterentwicklung des jungen Nucellus zurückkehren.

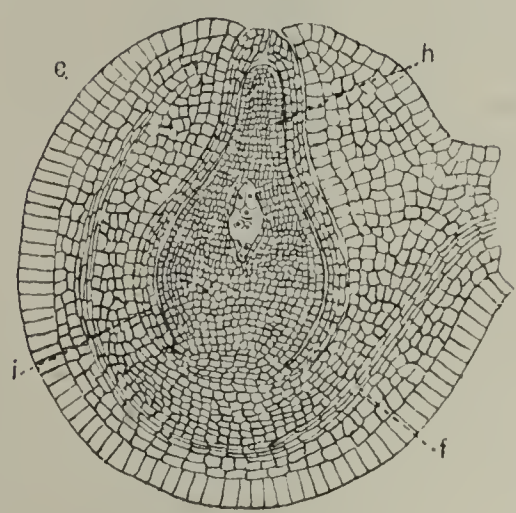

Fig. 5. Benincasa im Stadium der Befruchtungsreife. *e* beginnende Epidermisteilungen im äußeren Integument; *i* inneres Integument etwas zusammengedrückt; *f* Fibrovasalstrang; *h* Entwicklung des dünnen Nucellushalses.

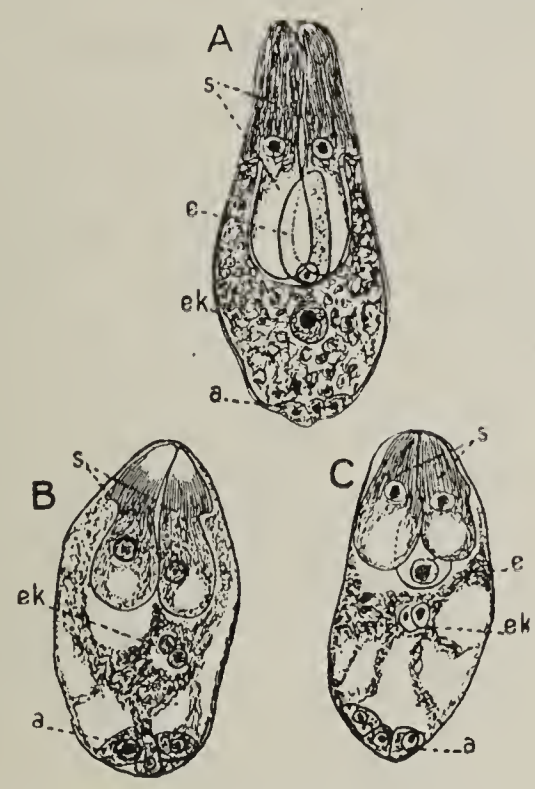

Fig. 6. Befruchtungsreifer Embryosack. A Cucurbita Pepo. B Luffa aegyptiaca. C Benincasa cerifera; *s* Synergiden; *e* Eizelle; *ek* sekundärer Embryosackkern; *a* Antipoden.

Noch ehe die ersten Anzeichen eines Integumentes erscheinen, zeigt ein medianer Längsschnitt in der Mitte des Scheitels in der hypodermalen Zellage eine durch ihre Größe und ihren reichen Plasmagehalt auffallende Zelle. Es ist die Archesporzelle. Diese teilt sich durch eine perikline Wand. Die obere der beiden Tochterzellen liefert durch wiederholte Teilungen 10—20 Schichtzellen (Fig. 3 und 4), die untere stellt die Embryosackmutterzelle dar und bleibt zunächst ungeteilt. Erst wenn sie durch die Schichtzellen in die Tiefe des Nucellus verlagert ist, teilt auch sie sich und liefert Tetradenzellen, von welchen

die unterste zum Embryosack wird, während die drei oberen verkümmern (Fig. 4). Rings um die Schichtzellen teilen sich noch ein paar Reihen von Nucelluszellen, während der größere Teil in dieser oberen Region seine Teilungen einstellt, wodurch der für die Cucurbitaceen so charakteristische, langgezogene Nucellushals entsteht. Der Embryosack ist im Verhältnis zum Nucellus sehr klein und von länglich-ovaler Gestalt. Im übrigen ist seine Entwicklung eine normale. Er besitzt im befruchtungsfähigen Zustand eine Eizelle und zwei Synergiden von keulenförmiger Gestalt, sowie drei Antipoden, ausnahmsweise auch deren mehrere, wie Hofmeister schon bei Sicyos beobachtete. Die Antipoden sind sehr vergänglicher Natur, sie schwinden alsbald nach der Befruchtung (Fig. 6).

2. Die Entwicklung nach der Befruchtung.

Die erste Wirkung der Befruchtung ist, wie schon Hofmeister für Cucurbita, Sicyos und Ecballium feststellte, eine rasche Vergrößerung des Embryosackes. Daneben bemerken wir alsbald Teilungen der Eizelle und eine lebhafte Endospermentwicklung. Die Eizelle erzeugt zunächst durch Querteilung einen kleinen Suspensor, der seinerseits wieder durch eine Längswand gespalten wird. Weitere Teilungen führen zur Bildung eines kleinen kugeligen Embryos. Die Teilungsebenen sind keineswegs gesetzmäßig festgelegt, können sogar innerhalb der Art verschieden sein, so daß diesem Punkt keine systematische Bedeutung zukommt. Die Endospermbildung vollzieht sich in der Weise, daß ringsum an der Embryosackwand freie Kerne auftreten, die sich dicht mit Plasma umgeben (Fig. 7 A). Der ersten Schicht folgen weitere nach innen, bis der ganze Embryosack bis an den Embryo heran ausgefüllt ist. Zellwände werden erst nachher gebildet (Fig. 7 B). Die fertigen Zellen sind außen klein und mit dichtem Inhalt erfüllt, nach innen zu werden sie immer größer und lockerer. Hand in Hand mit der Endospermentwicklung geht die Verdrängung des Nucellusgewebes, das bis auf 1—2 Schichten aufgezehrt wird. Hierbei spielt besonders die untere Partie des Embryosackes eine Rolle, die sich als ein wurmförmiger Fortsatz in das Nucellusgewebe einbohrt und es aufzehrt (Fig. 7 A). Im Gegensatz zu der Endospermbildung macht die Entwicklung des Embryos anfangs nur langsame Fortschritte; erst nach der vollständigen Entwicklung des Endosperms setzt auch bei ihm ein energisches Wachstum ein, durch das dann das Endosperm ebenso rasch verdrängt wird, wie das Nucellusgewebe zuerst von jenem. Der Suspensor ist verschwunden, der zuerst kugelige Embryo nimmt herzförmige

Gestalt an, es werden die Kotyledonen und die Radicula sichtbar. Zur Zeit der Reife füllt der Embryo den ganzen Embryosack aus bis auf 1—2 Endospermschichten und, da sich der vergrößerte Embryosack an die äußerste Schicht des Nucellus anpreßt, gleichzeitig bis auf ein paar Schichten auch den Raum des ganzen Nucellus. Die Antipoden sind bald nach der Befruchtung verschwunden; die Synergiden aber bleiben fast während der ganzen Embryoentwicklung erhalten und zeigen bei manchen Gattungen, so bei Cucurbita und Echinocystis, eine auffallende Größe und reichen Plasmagehalt.

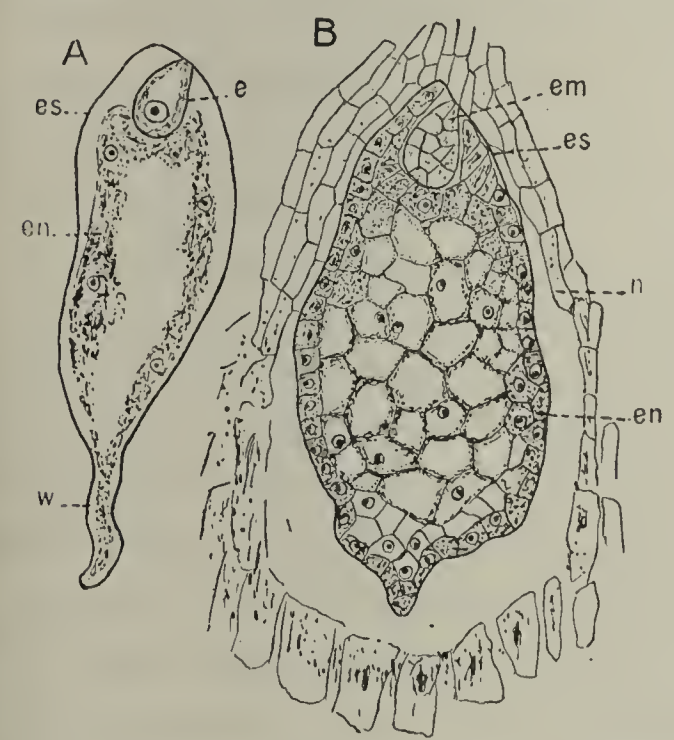

Fig. 7. Benincasa. Endospermentwicklung. A gleich nach der Befruchtung. B späteres Stadium; *en* Endosperm; *es* Embryosackwandung; *e* Eizelle; *em* Embryo; *n* Nucelluszellen, gegen die Basis zu in Auflösung begriffen; *w* wurmförmiger Fortsatz des Embryosackes.

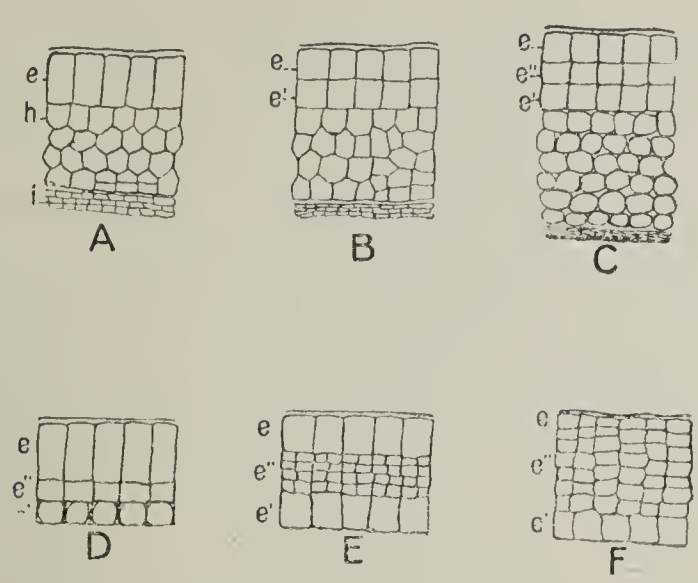

Fig. 8. Entwicklung der Testa, besonders der 3 epidermalen Schichten; *e*, *e'* und *e''* (Querschnitt). A—C das allgemeine Schema, veranschaulicht an Cucumis. D—F verschiedene Weiterentwicklung bei Cucumis (D), Cucurbita (E) und Benincasa (F). *e* Epidermis; *e'* die erste Tochterschicht der Epidermis und spätere Hartschicht; *e''* die zweite Tochterschicht; *h* hypodermale Schicht; *i* inneres Integument.

Neben diesen direkten Folgen der Befruchtung treten in der Samenanlage noch andere wichtige Veränderungen ein, die nicht direkte Wirkungen der Befruchtung sind, sondern nur von der Weiterentwicklung der Samenanlage abhängen. Es sind das die ausgedehnten periklinen Teilungen in der radial gestreckten Epidermis des äußeren Integumentes, die, wie erwähnt, bereits vor der Befruchtung in der Mikropylgegend der beiden Kanten der Samenanlage ihren Anfang genommen haben. Sie setzen sich jetzt auf den ganzen Umfang der Epidermis fort. Auf den Schmalseiten sind sie jedoch zahlreicher, wodurch die mehr oder weniger stark entwickelten Kanten des Samens entstehen. Durchweg aber gehen aus diesen Teilungen drei anatomisch gut differenzierte und physiologisch wichtige Schichten hervor, die Schichten *e*, *e'*

und *e''* (Fig. 8). Zuerst wird die Tochterschicht *e'* nach innen abgegeben, die später zur Hartschicht wird; nachher streckt sich die Epidermis wieder in die Länge und teilt sich wiederum in die Schichten *e''* und *e*, welche die hypodermale Schicht und die neue bleibende Epidermis bilden. Die ursprüngliche hypodermale Schicht *h* wird auf diese Weise an die vierte Stelle verlagert, während das ebenfalls schon von Anfang an vorhandene, nur durch einige Lagen verdickte Innengewebe *i* mit dem Fibrovasalstrang jetzt die fünfte Schicht bildet.

Das ist das Schema, das bei allen Cucurbitaceen der Entwicklung des äußeren Integumentes nach der Befruchtung zugrunde liegt. Überall wird auf diese Weise der Grund zu fünf ausgeprägten analogen Schichten gelegt, die zusammen mit dem inneren Integument später die Samenschale bilden. Die Verschiedenheiten bei den einzelnen Gattungen und Arten beruhen lediglich auf verschiedener Verstärkung derselben durch nachträgliche Teilungen und auf verschiedener Formentwicklung der Zellen bei der Reifung. Die angelegten Schichten können nämlich alle ungeteilt bleiben oder es können sich einzelne oder alle Schichten durch Teilungen vergrößern. Die größten Schwankungen treten dabei innerhalb der Schicht *e''* auf. Sie bleibt beispielsweise bei Bryonia (Fig. 24) und Cucumis (Fig. 20) einlagig, bei Curcurbita (Fig. 19) wird sie auf 3—4 Lagen verstärkt, bei Benincasa (Fig. 17) auf zahlreiche durch Teilung der eigenen Zellschicht und durch neue Anlagerungen von der Epidermis her. Auch die Schichten *e'* und *h* können sich auf dem ganzen Umfang des Samens teilen, was ich gegenüber Höhnel und Fickel feststellen konnte; es ist beispielsweise der Fall bei Benincasa (Fig. 17) bzw. Cucurbita (Fig. 19). Die Epidermis bleibt zwar immer einlagig, doch wird sie oft in einzelnen Zellpartien gegenüber den langgestreckten, benachbarten stark aufgeteilt und nimmt in diesen Tochterzellen den Charakter der zweiten Schicht an. Diese wird dadurch an einzelnen Punkten besonders verstärkt und bildet so Ausbuchtungen in die Epidermisschicht hinein, wie das besonders hervortritt bei Momordica (Fig. 22) und Echinocystis (Fig. 26). Diese Ausbuchtungen erinnern an jene bei Carica (Fig. 34), doch ist die Ähnlichkeit nur eine äußerliche, da sie dort aus der hypodermalen Zellschicht hervorgehen. Im inneren Gewebe der ursprünglichen hypodermalen Schicht *h* treten nur mehr vereinzelte Teilungen auf.

Das innere Integument hat seine Zellagen nicht mehr vermehrt, sondern im Gegenteil gewöhnlich vermindert. Es besteht bei allen Cucurbitaceen die Neigung zum Abortus des inneren Integumentes. Gewöhnlich beginnen von den drei Lagen in der mittleren und basalen

Partie schon frühzeitig zwei mehr oder weniger zu verkümmern, während die dritte nachträglich mit dem äußeren Integument verklebt. Eine eigentliche Verwachsung von Anfang an ist nirgends vorhanden, auch bei Sicyos nicht, wo sie Warming annehmen zu können glaubte (Fig. 9).

Damit haben wir auch die indirekten Folgen der Befruchtung dargestellt, d. h. jene Erscheinungen, die nicht durch die Befruchtung selbst hervorgerufen werden, sondern nur von der gewöhnlich durch die Befruchtung ermöglichten Weiterentwicklung des Samens abhängen. Und mit diesen Entwicklungsvorgängen ist bereits die vollständige Grundlegung der Samenschale, die von den genannten Schichten des äußeren und vom inneren Integument gebildet wird, gegeben; denn neue Schichten werden nicht mehr angelegt, die Weiterbildung besteht nur noch in Vergrößerung und bestimmter Ausgestaltung der einzelnen Zellen, was wir unter dem Namen Reifungserscheinungen zusammenfassen können. Die Ausgestaltung der Zellen geschieht vermittels des in den Zellen reichlich aufgespeicherten Materiales, das besonders aus Stärke besteht.

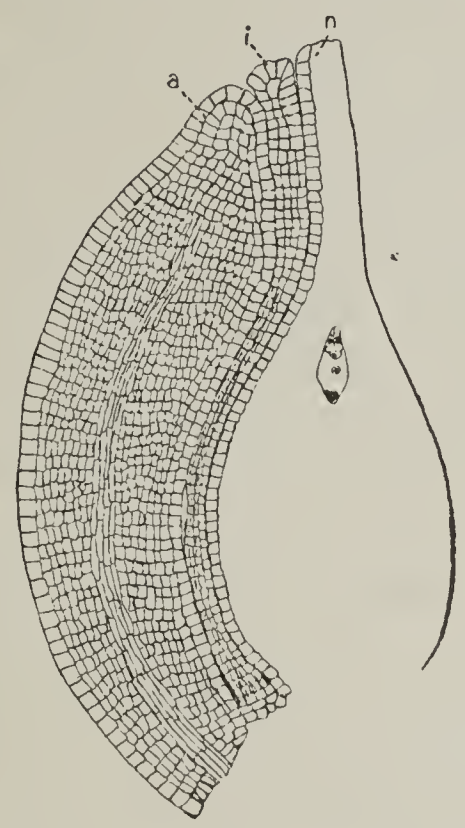

Fig. 9. Sicyos angulata. Die beiden Integumente zur Zeit der Embryosackreife. Die gestrichelten Zellen des inneren Integuments in Verkümmerung begriffen. Keine eigentliche Verwachsung der Integumente, nur teilweise nachträgliche Verklebung der Membranen, wie sie auch mit der Nucellusepidermis statthat. *a* äußeres, *i* inneres Integument.

Wenn wir nun die Reifungserscheinungen im einzelnen verfolgen, so gewahren wir bei der ersten Schicht, der Epidermis des äußeren Integumentes, ein enormes Wachstum in radialer Richtung. Bei einzelnen Gattungen zwar, wie Benincasa und Cyclanthera, erreichen die Zellen hierbei nur das Doppelte, bei den meisten aber das Fünf- bis Fünfzehnfache ihrer ursprünglichen Höhe, so daß diese Palisadenschicht, wie wir sie nennen können, gewöhnlich ein Drittel bis zur Hälfte vom Durchmesser der ganzen Samenschale einnimmt, bei Cucumis sogar vier Fünftel. Da die Zellwände verhältnismäßig dünn sind, werden zur Aufrechthaltung dieser langen Palisaden in größeren oder geringeren Abständen auf den Wänden eigene Verdickungsleisten ausgebildet, die aus Zellulose bestehen und haar- oder stäbchenförmig, einfach oder verzweigt sind. Sie kommen bei allen Gattungen vor, wenn die Samen ganz ausgereift sind und das nötige Material zu ihrer Ausbildung vor-

handen war, auch bei Sicyos und Cyclanthera, die sie nach Fickel nicht aufweisen sollen. Nach der Ausbildung der Leisten erscheinen die Zellen ziemlich inhaltsleer. Fragen wir nach der Funktion dieser Palisadenschicht, so scheint ihr ganzer Bau auf die Aufgabe hinzudeuten, dem Samen eine größere spezifische Leichtigkeit zu geben. Dafür spricht auch die Tatsache, daß sie bei Zanonia in Verbindung mit der zweiten Schicht direkt als Flugapparat funktionieren. Daneben dienen sie ohne Zweifel als Quellschicht; denn trocknet man die Samen, so lehnen sich die ausgetrockneten Palisaden schlaff an den Umfang des Samens an, nach Wasserzusatz aber quellen sie stark auf und richten sich wieder auf.

Die Zellen der zweiten Schicht, der Schicht *e''*, werden bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden ausgebildet. Sie bleiben entweder klein oder strecken sich bedeutend in die Länge, nehmen runde oder polygonale Gestalt an, bilden mehr oder weniger große Interzellularen oder schließen enge aneinander. Die Zellwände sind entweder gleichmäßig ziemlich stark verdickt und verholzt und mit Tüpfeln versehen oder sie weisen netzförmige Verdickung auf (Cucurbita). Bei manchen Gattungen, so bei Thladiantha, ist diese Schicht ganz wie die nächstfolgende dritte ausgebildet und daher nur entwicklungsgeschichtlich als eigene Schicht feststellbar. Einen Inhalt besitzen die reifen Zellen nicht mehr, sie stellen eine luftführende Schicht dar, die zur Leichtigkeit des Samens beiträgt und wohl auch gleich der eigentlichen Hartschicht dem Schutz des Samens dient, bei der Keimung aber bedeutende Wassermengen aufzunehmen vermag.

Die dritte Schicht, *e'*, entwickelt sich zur eigentlichen Hart- oder Schutzschicht des Samens. Die Zellen sind isodiametrisch, wie bei Cyclanthera, oder längsgestreckt, wie bei Sicyos, und außerordentlich stark verdickt, so daß nur ein kleines amöboid verzweigtes, lufterfülltes Lumen übrig bleibt. Im reifen Zustande ist sie gänzlich verholzt. Untereinander sind die Zellen eng verbunden durch korrespondierende Lappen und Buchten.

Die Zellen der vierten Schicht, der ursprünglichen hypodermalen, nehmen nur wenig an Größe zu. Da sie dem Wachstum der äußeren Partie nicht folgen, werden ihre Wände auf allen Seiten spitz hervorgewölbt und dadurch große Interzellularen geschaffen. Im reifen Zustande sind die Zellen netzförmig verdickt und verholzt. Da sie auch inhaltsleer sind, sind sie ebenfalls für die Wasseraufnahme geeignet.

Die anschließende fünfte Schicht, das Innengewebe des äußeren Integumentes, erfährt keine besondere Ausgestaltung mehr. Lediglich

an Größe nehmen die Zellen zunächst zu. Dann aber schwindet allmählich ihr reicher Inhalt; er wird ohne Zweifel an den Embryo abgegeben. Das Gefäßbündel wird zerdrückt. So wird die Schicht zu einem inhaltsarmen Häutchen reduziert. Dasselbe Schicksal teilt das innere Integument, soweit es noch vorhanden ist.

Damit haben wir in Kürze jene Reifungserscheinungen geschildert, welche die Samenschale der Cucurbitaceen erzeugen. Höhnel will allerdings auch noch Perisperm und Endosperm zur Samenschale rechnen. Dazu ist zu bemerken: morphologisch gehören zur Samenschale nur die Schichten der beiden Integumente, physiologisch müssen ihr bei den Cucurbitaceen auch Perisperm oder Nucellusrest und Endosperm beigezählt werden. Deren Entwicklung haben wir bereits geschildert. Ihre Reifungserscheinungen bestehen darin, daß die übrig bleibenden 1—2 Zellagen mit Inhalt erhärten und so ebenfalls eine Schutzhülle um den Embryo bilden. Speziell am Nucellus sehen wir hierbei die verdickten Zellkanten sich verholzen, besonders in der Halspartie, so daß der Nucellusrest ein festes teilweise verholztes netzartiges Gerüst darstellt.

Im Anschluß an die dargelegte Entwicklung der Cucurbitaceen-Samen sei noch jenes dünne Häutchen erwähnt, das wir besonders an trockenen unverletzten Kürbissamen als rauschende Hülle am Samen wahrnehmen. Es ist ein zusammengepreßter Rest des Fruchtfleisches, in das die heranwachsenden Samen eingebettet sind. Es verwächst nicht organisch mit den Samen und kommt auch nicht einzelnen Gattungen als Spezifikum zu, wie Höhnel meinte, sondern findet sich bei allen Gattungen, außer Ecballium, das ja kein festes Fruchtfleisch aufweist, wenn auch in verschiedener Dicke. Besonders kräftig ist es bei Cucurbita und Momordica entwickelt. Bei letzterer Gattung bildet es die bekannte rote, arillusartige Hülle. Wenn wir nach der Bedeutung dieser Hülle fragen, so ist ein eigentlicher Zweck im Hinblick auf ihre zufällige Entstehung gar nicht notwendig. Doch kann sie, besonders wo sie dicker ist, Wasser speichern und die Verbreitung durch Vögel begünstigen, besonders wenn sie, wie bei Momordica, lebhaft gefärbt ist.

3. Das Verhalten des Pollenschlauches. — Kritik der Longo'schen Theorie der Embryoernährung durch den Pollenschlauch

Neben den dargelegten Folgen der Befruchtung verdient bei den Cucurbitaceen auch das befruchtende Agens, der Pollenschlauch, besondere Beachtung. Die Befruchtung selbst scheint er ja für gewöhnlich in normaler Weise auszuführen, indem er durch die Mikropyle in

den Nucellus eindringt; nur an einzelnen Varietäten von Cucurbita Pepo und an Bryonia wurde von anderen Autoren Chalazogamie festgestellt, mir selbst ist sie auch hier nicht begegnet. Auffallend ist vor allem die Größe des Pollenschlauches. Sie ist durchweg bedeutend, wenn auch verschieden bei den einzelnen Gattungen; relativ am geringsten ist sie bei Thladiantha, am bedeutendsten bei Cucurbita. Sie hängt aber nicht von der Größe der Frucht oder des Samens ab, sondern von der des Pollenkornes; sie ist, wie ich durch Messungen feststellen konnte, direkt proportional der Pollenkorngröße, wenn auch die umgebenden Zellen des Nucellus viel zur Entwicklung beitragen. Damit haben wir eine weitere auffallende Erscheinung berührt; der Pollenschlauch löst nämlich auf seinem Weg zur Eizelle zahlreiche Nucelluszellen auf und zerstört auf diese Weise bei manchen Gattungen den größten Teil der langen Nucellusspitze bis in die Nähe des Embryosackes (Fig. 10). Hierbei schmiegt er sich enge den Resten des Nucellus an und erzeugt bei den Gattungen Cucurbita, Cyclanthera und Echinocystis, wo die Zerstörung besonders weit geht und die Integumente infolgedessen einen offenen Trichter bilden, eine diesem Trichter angepaßte kugelige Ausbauchung, worauf er sich wieder entsprechend verjüngt (Fig. 13 und 15). Bei Cucurbita speziell zeigt er noch ein anderes, besonders auffallendes Verhalten; er bildet eine Art Verzweigung durch Aussackungen, welche zwischen Nucellus und Integumente oder auch zwischen die Zellreihen der Integumente eindringen und sich wie auch den Hauptstamm des Pollenschlauches mit Inhalt füllen. Dieser Prozeß ist keineswegs mit der Befruchtung zu Ende, vielmehr wachsen die Äste auch nachher noch weiter.

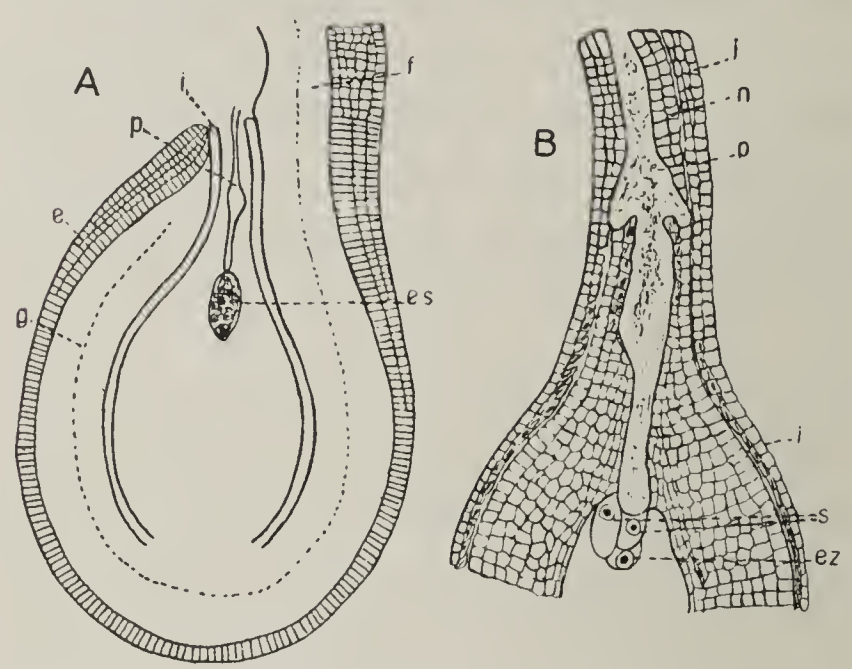

Fig. 10. Cucurbita Pepo im Befruchtungsstadium. A Pollenschlauch (*p*) mit Wölbung. Epidermis (*e*) in Teilung. Gefäßbündel (*g*) im äußeren Integument. B Pollenschlauch mit Ausstülpungen. Inneres Integument (*i*) vom Nucellusbauch abwärts teilweise verkümmernd. Nucellushals (*n*) teilweise vom Pollenschlauch zerstört. *es* Embryosack; *s* Synergiden; *ez* Eizelle; *f* Funiculus.

Diese auffallende Erscheinung brachte Biagio Longo auf den Gedanken, daß der Pollenschlauch, speziell bei Cucurbita, neben der

Befruchtung noch die Funktion der Embryoernährung übernommen habe. Er vergleicht ihn mit Embryosackhaustorien und mit langgestreckten Suspensorzellen, die bei einigen Orchideen durch die Mikropyle zur Placenta wachsen. Das tat er zuerst in seinen „Ricerche sulle Cucurbitaceae“ vom Jahre 1903. In einer weiteren kurzen Abhandlung vom gleichen Jahre mit dem Titel: „La nutrizione dell' embryone delle Cucurbita operata per mezzo del tubetto pollinico“ suchte er auf Grund weiterer Untersuchungen seine Anschauung noch eingehender zu begründen. An der Spitze dieser zweiten Abhandlung betont er, daß seine neueren Untersuchungen an vorgerückteren Stadien seine Annahme nicht nur bestätigt, sondern dargetan hätten, daß der Pollenschlauch in der Ernährung des Embryos eine weit wichtigere Rolle spiele als er zuerst angenommen habe, und aus seiner Begründung geht hervor, daß er ihn schon auf ganz jungen Entwicklungsstadien des Embryos für dessen alleinigen Nahrungsvermittler betrachtet.

Der Gedankengang seiner Beweisführung ist etwa folgender: Sogleich nach der Befruchtung beginnen die Außenwandungen der Epidermiszellen am ganzen Umfang des Nucellus sich zu kutinisieren, während die basalen Zellen des Nucellus in der Chalazagegend schon sehr frühzeitig, da der Embryo noch Kugelgestalt aufweise, eine verkorkte Kalotte bilden. Demnach könne auf diesen Wegen kein Nährmaterial in den Embryosack gelangen. Die einzige durchlässige Stelle sei die Basis des Nucellushalses, gerade an dem Punkte, wo sich die „bolla“, die Ausbauchung des Pollenschlauches, finde, und das kleine Stück des Schlauches, welches die „bolla“ mit dem Embryosack verbindet. Auch der Embryo sei zu dieser Zeit schon auf der ganzen Oberfläche kutinisiert mit Ausnahme jenes Teiles, durch den er mit dem Pollenschlauch in Verbindung stehe, womit er offenbar beweisen will, daß der Embryo auch das Endosperm nur durch Vermittlung des Pollenschlauchendes in sich aufnehmen könne.

Damit wäre tatsächlich gesagt, daß der Pollenschlauch schon von jungen Entwicklungsstadien des Embryos an alleiniger Vermittler der Nährsubstanz sei. Zur Stütze dieser Theorie glaubt Longo noch die Tatsache anführen zu können, daß das Gefäßbündel nicht an der Chalaza endigt und auch keinen Seitenast in sie hineinsendet, sondern sich weit darüber hinaus bis zum Nucellusscheitel ins äußere Integument fortsetzt. Es trete überdies in Beziehung zu jenen inneren Schichten dieses Integumentes, welchem die Äste des Pollenschlauches das Nährmaterial entnehmen. Diese Schichten seien im Stadium der Samenreife ihres Inhaltes beraubt, und auch der Pollenschlauch sei zu dieser Zeit

entleert. Dazu komme noch die Größe des Pollenschlauches überhaupt, wie im Verhältnis zu den generativen Kernen und das dichte Leitungsgewebe.

Das ist in Kürze Longo's Theorie der Embryoernährung durch den Pollenschlauch bei der Gattung Cucurbita, die wegen ihrer Einzigartigkeit einiges Aufsehen erregt hat, und ihre Begründung. Ich habe die Verhältnisse eingehend nachgeprüft und gelangte durch diese Untersuchungen zu dem Resultate: Die Theorie der Embryoernährung durch den Pollenschlauch bei Cucurbita ist jedenfalls in der Longo'schen Form absolut unhaltbar, und ihre Begründung ist teils falsch, teils nicht beweisend.

Um mit seinen letzten Argumenten zu beginnen, dem Gefäßbündelverlauf, dem reichen Inhalt der inneren Integumentschichten und deren Entleerung, dem dichten Leitungsgewebe und dem großen Pollenschlauch, was sollen diese Dinge für die Longo'sche Theorie beweisen? Es sind lediglich die langen Schlauchausstülpungen charakteristisch für Cucurbita und auch diese sind nicht von außerordentlicher Bedeutung, wie wir noch sehen werden; die Größe des Pollenschlauches aber teilt er mit Cyclanthera und Echinocystis, während die übrigen Merkmale allen Gattungen der Cucurbitaceen gemeinsam sind. Sie können darum nicht bloß nicht zugunsten der Longo'schen Theorie angeführt werden, sondern sprechen sogar gegen jene Ausnahmestellung von Cucurbita.

Nicht glücklicher ist Longo mit seinen Hauptargumenten, mit der Kutinisierung des Embryos und der Nucellusoberfläche, sowie der Verkorkung der basalen Nucelluspartie. Denn abgesehen davon, daß die Kutinisierung die Nahrungsaufnahme noch keineswegs unmöglich machen würde, ist es direkt falsch, daß zunächst der Embryo an seiner Oberfläche kutinisiert sei. Es tritt wohl bei Behandlung mit Sudan III Rotfärbung ein, allein was sich färbt, ist lediglich der Inhalt der Zellen, der durch die Epidermiswand hindurchscheint, während die Wand selber auf allen Stadien farblos bleibt, also nicht im geringsten kutinisiert erscheint. Dasselbe Ergebnis liefern die Reaktionen mit Jodjodkali und Schwefelsäure. Der Embryo kann also das Endosperm durch seine Oberfläche aufnehmen, wie es von vornherein unwahrscheinlich ist, daß die gewaltige Endospermmenge zuerst wieder in das Endstück des Pollenschlauches zurückgeführt werden müsse, um in den Embryo gelangen zu können.

Zudem müßte das Material wenigstens der weitaus größeren Hauptmasse nach vom Pollenschlauch zuerst an den Nucellus abgegeben

werden, und erst von hier aus könnte es in den Embryosack gelangen und in Endosperm verwandelt werden. Eine direkte Zufuhr dieses Materials zum Embryo oder Embryosack kann er nicht annehmen, denn er kann unmöglich in Abrede stellen, daß der Nucellus nach der Befruchtung um ein Vielfaches an Größe zunimmt und daß seine Substanz dann wieder bis auf geringe Reste durch eine mächtige Endospermbildung im Embryosack verdrängt wird. Dazu braucht der Nucellus eine gewaltige Nahrungsmenge, und diese könnte er wegen seiner kutinisierten Oberfläche und der verkorkten Chalazapartie nur durch jene kleine Stelle des Halses aufnehmen, welche vom Pollenschlauchstück *a* überdeckt ist. Der Prozeß wäre also folgender: Der Pollenschlauch bezieht Nährmaterial aus der Innenschicht *a* des äußeren Integumentes (Fig. 12) und führt es durch die Partie *p'* dem Nucellus zu; von diesem nimmt es der Embryosack auf und verwandelt es in Endosperm; dieses gelangt nach seiner Lösung zuerst in die untere Partie *b* des Pollenschlauches und von hier in den Embryo. Dieser Prozeß erinnert lebhaft an die Verdauungsweise der Wiederkäuer, ja er müßte geradezu als ein Analogon derselben im Pflanzenreiche anerkannt werden, wenn er sich tatsächlich in dieser Weise abspielte.

Zum Glück für den Embryo ist aber auch die andere Behauptung Longo's falsch, daß durch den Nucellus kein Nährmaterial aufgenommen werden könne wegen der Kutinisierung bzw. Verkorkung der Zellwände. Wohl beginnen die Außenwände der Epidermiszellen des Nucellus ringsum schon frühzeitig zu verkorken, — nicht sich zu kutinisieren, wie Longo schreibt — an der Halspartie sogar zu verholzen, so daß ihre Oberfläche für die Nahrungsaufnahme später wohl wenig mehr in Betracht kommen wird, doch die Chalaza, der gewöhnliche Weg der Nahrungszufuhr, ist nicht verkorkt (Fig. 11). Dieser Irrtum Longo's dürfte auf schiefe Schnitte zurückzuführen sein, welche an der Basis ein Stück verkorkter Epidermis des vorspringenden Nucellusbauches zeigten oder auch die Hypostase, jene verkorkten oder verholzten Zellen, welche auch bei anderen Pflanzen vorkommen und keineswegs die Nahrungsaufnahme hindern. Ein guter Medianschnitt zeigt, daß auf allen Stadien der Entwicklung eine mehr als genügend weite direkte Verbindung zwischen Nucellus und Funiculus besteht. Es steht also jedenfalls der normale Weg für die Zufuhr offen; daß er auch benützt wird, darauf deuten der reiche Inhalt hin, der sich hier ansammelt und umzuwandeln scheint, und die langgestreckten Zellen, welche vom Funiculus in den Nucellus führen (Fig. 11).

Somit ist jedenfalls sicher erwiesen, daß die Ernährungstheorie

in der Longo'schen Fassung absolut unhaltbar und unbegründet ist. Es bleibt noch die Frage, ob der Pollenschlauch vielleicht neben der Ernährung auf dem gewöhnlichen Wege in sekundärer Weise für die Nahrungszufuhr in Betracht komme. Diese Frage möchte ich auf Grund meiner Untersuchungen bejahen, jedoch auch nicht im Longo'schen Sinn und nicht im Hinblick auf seine Argumente. In keinem Fall ist der Pollenschlauch von Cucurbita trotz einiger äußerlichen Ähnlichkeit mit den Haustorien der Sympetalen auf dieselbe Stufe zu stellen, denn bei diesen bleibt der Embryosack in direkter Verbindung mit den haustorienbildenden Zellen. Diese wachsen innerhalb des Embryosackes, der mit ihnen an einer Partie auswächst und vorgeschoben wird, beispielsweise bei Mikropylhaustorien in die Mikropyle hinein. Bei gleicher Bedeutung des Cucurbitapollenschlauches müßte man dementsprechend erwarten, daß er sich zunächt fest an den Embryo-

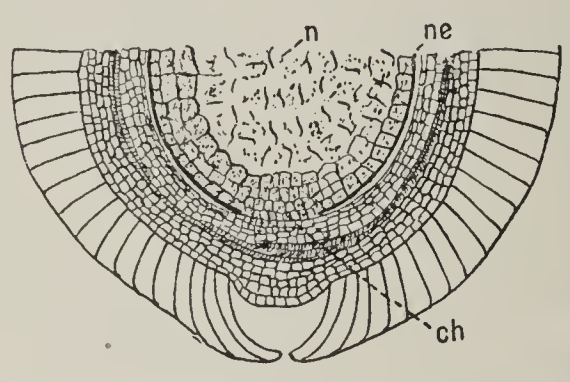

Fig. 11. Cucurbita Pepo. Nucellusepidermis (*ne*) in ihrer Außenwandung verkorkt. Chalaza (*ch*) frei, nicht verkorkt. Innere Nucelluszellen (*n*) in Auflösung begriffen.

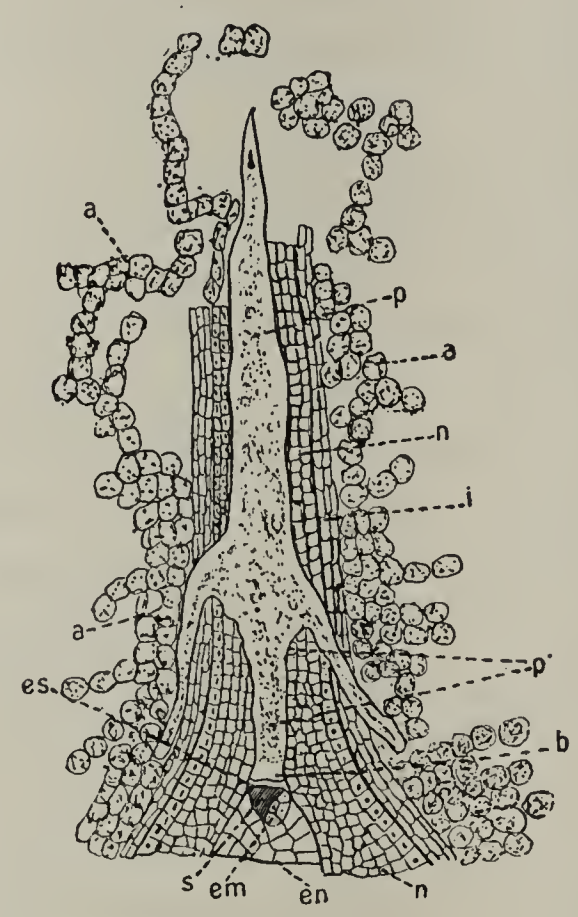

Fig. 12. Cucurbita Pepo. Nucellushals mit Pollenschlauch in den ersten Stadien der Embryoentwicklung. *p* Pollenschlauch; *a* in Auflösung begriffene Innenschicht des äußeren Integuments; *n* Nucellus; *i* inneres Integument; *es* Embryosackwand; *s* Synergiden; *em* Embryo; *en* Endosperm.

sack anlege und nach Auflösung der Mittelwände mit seinen Rändern mit ihm verwachse. Das ist aber nicht der Fall. Der Pollenschlauch wächst durch den Nucellushals hindurch und dringt bis an die Wand des Embryosackes vor. Dort macht er Halt, ohne sich mit dem Embryosack direkt zu verbinden, geschweige mit dem Embryo, wie Longo meinte. Der Embryo ist vielmehr mit seiner Radicula gewöhnlich seitwärts gerichtet und durch eine dünne Endospermschicht von der Embryosackwand und dem Pollenschlauch getrennt (Fig. 12).

Demnach kann der Pollenschlauch wegen Mangels einer festen Verbindung nicht als Haustorium des Embryos oder Embryosackes betrachtet werden. Allerdings ist damit noch nicht die Möglichkeit ausgeschlossen, daß in anderer Weise ein Übertritt von Nährmaterial aus dem Pollenschlauch in den Embryosack stattfindet. Man könnte daran denken, daß der Embryosack durch ausgeschiedene Enzyme Material des benachbarten Pollenschlauches löse und dann in sich aufnehme. Zu dieser Annahme ist zu bemerken:

Sie ist jedenfalls für die ersten Entwicklungsperioden des Embryos kaum berechtigt. Denn das aufgenommene Material müßte entweder direkt zum Aufbau des Embryos benützt werden oder zunächst der Endospermbildung zugute kommen. Beides scheint nicht der Fall zu sein. Denn wir sehen alsbald nach der Befruchtung wohl eine lebhafte Endospermentwicklung, doch fast kein Wachstum der Eizelle. Dabei ist zu dieser Zeit der Pollenschlauch schon mächtig entwickelt, er zeigt schon die Ausbauchung und Ausstülpungen, wenn auch nicht in ihrer endgültigen Größe, und ist dicht mit Inhalt erfüllt. Würde der Embryo aus ihm Material zugeführt erhalten zu seinem Aufbau, so müßte er sich schon gleichzeitig mit dem Endosperm entwickeln, und zwar müßte sein Wachstum entsprechend dem reichen Inhalt des Pollenschlauches sogar ein sehr energisches sein. Das ist aber, wie gesagt, nicht der Fall. Erst nachdem das Endosperm bereits den größten Teil des Nucellus verdrängt hat, setzt auch bei ihm ein entsprechendes Wachstum ein.

Aber auch für die Endospermbildung könnte ein solches Material anfangs nicht verwendet werden. Denn für die erste Endospermbildung kommt nachweisbar unbedingt die im Embryosack vorhandene Stärke und der Inhalt der umgebenden Nucelluspartie in Betracht. Die Stärke stammt aber nicht, wie Schleiden in einem Artikel der Flora 1845 meinte, vom Pollenschlauch, sondern, wie bereits Kirkwood nachwies, aus dem reichlichen Öl der Umgebung. Denn sie ist schon vor dem Erscheinen des Pollenschlauches vorhanden, und mit ihrem Auftreten schwindet das Öl um den Embryosack herum; andererseits schwindet auch die Stärke im Embryosack mit der beginnenden Endospermentwicklung, ein deutlicher Beweis, daß sie das Baumaterial des ersten Endosperms darstellt. Doch abgesehen von dieser Beobachtung läßt sich rein theoretisch sagen: Das Nährmaterial des Embryosackes und seiner nächsten Umgebung muß sogar zuerst zur Endospermbildung verbraucht werden, sonst könnten Endosperm- bzw. Embryosack sich gar nicht entsprechend ausbreiten, eine andere Zufuhr von Nahrung wäre darum für den Anfang geradezu zweckwidrig. Wenn darum eine

Nahrungsaufnahme in der Art der obigen Annahme stattfindet, so kann es nur in einer späteren Entwicklungsperiode sein.

Für diese gebe ich die Möglichkeit zu, daß der Embryosack außer den Nucelluszellen auf die genannte Weise auch dem Pollenschlauch Material entziehen könne. Daß es wirklich geschehe, dafür läßt sich allerdings kein anderes positives Argument anführen als die Tatsache, daß das vordere kräftige Pollenschlauchende mit seinem reichen Inhalt in der Nähe liegt; auch könnte man geneigt sein, den Synergiden am Scheitel des Embryosackes wegen ihrer auffallenden Gestalt und Größe eine Bedeutung bei einer solchen Nahrungsaufnahme zuzuschreiben. Doch zeigen die Synergiden bei allen Gattungen im wesentlichen dasselbe Aussehen, auch wenn nur ein kleiner Pollenschlauch vorhanden ist, sowie auch schon vor der Befruchtung. Doch wenn auch trotz der mangelnden Begründbarkeit eine solche Nahrungsaufnahme stattfindet, so kann sie immer nur von ganz untergeordneter Bedeutung sein, da ja in dieser Periode das ganze gewaltige Nucellusmaterial zur Verfügung steht und auch verbraucht wird. Diese negative Argumentation gewinnt noch sehr an Gewicht, wenn sich positiv zeigen läßt, daß der Inhalt des Pollenschlauches im wesentlichen in anderer Weise verwendet wird. Und das ist der Fall.

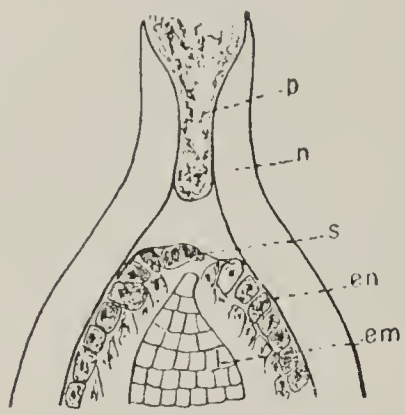

Fig. 13. Cucurbita Pepo. Nucellushals (*n*) mit Pollenschlauch (*p*), gegen die Reife zu (Längsschnitt). *s* Synergiden; *en* Endosperm; *em* Radicula des Embryos.

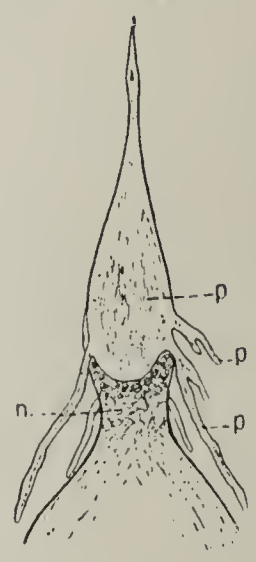

Fig. 14. Cucurbita Pepo. Nucellushals mit verzweigtem Pollenschlauch (*p*), gegen die Reife zu (herauspräpariert). *n* Nucellus mit reichlicher Stärke.

Was für den Embryosack abzulehnen war, trifft für den Nucellus zu, der Pollenschlauch fungiert als Haustorium desselben. Wir sehen einerseits eine innige Verbindung des Pollenschlauches mit dem ausgehöhlten Nucellushals, eine enge Anschmiegung und schließliche Verwachsung, also die Vorbedingung für ein Haustorium, und können andererseits eine tatsächliche Abgabe herbeigeschafften Nährmaterials an den umgebenden Nucellushals konstatieren. Denn wir gewahren nicht nur während der Entwicklung, wie gerade dieser Teil des Pollenschlauches und diese Nucelluspartie abwechselnd stärkereich und stärke-

arm sind, sondern auch wie gegen die Reife zu der Stärkereichtum im Pollenschlauch abnimmt und allein noch in dieser Nucelluspartie zu beobachten ist. Während der Entwicklung wird dieses Material natürlich vom Hals aus den abwärts gelegenen Nucelluszellen mitgeteilt, was auch direkt aus deren reichem Inhalt zu erkennen ist. Auch die feinen parallelen Verdickungsstreifen, die bei der Reife in den Wänden dieser Zellen bei manchen Gattungen zu bemerken sind, so bei Luffa, Cucumis, Echinocystis, Benincasa, Bryonia und Sicyos, dürften auf eine solche leitende Tätigkeit dieser Nucelluspartie hinweisen.

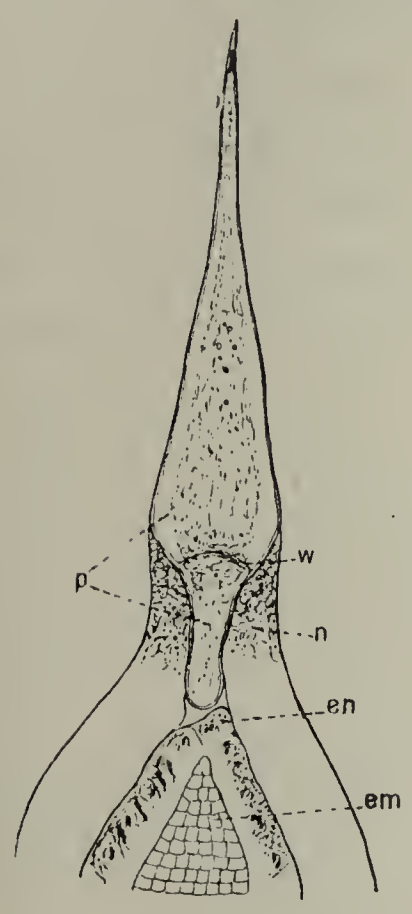

Fig. 15. Echinocystis lobata. Nucellushals (*n*) mit gewölbtem Pollenschlauch (*p*), gegen die Reife zu. *w* Wandung im Pollenschlauch; *n* Nucellushals mit Stärke; *en* Embryosack mit Endosperm; *em* Embryo.

Der ganze Inhalt des Pollenschlauches wird übrigens nicht abgegeben, seine vordere, gegen den Embryosack zu gelegene, mehr plasma- und schleimhaltige Partie, scheint erhalten zu bleiben als Pfropf für die durch sein Eindringen erzeugte große Öffnung, wodurch jedenfalls der Zweck erreicht wird, den Embryo gegen schädliche Einflüsse von außen zu schützen. So dient denn der Pollenschlauch einerseits dazu, dem Nucellus Nährmaterial zuzuführen, und andererseits als Pfropf und für eine direkte Abgabe an den Embryosack dürfte nur wenig Material bleiben. Und das gilt nicht nur für Cucurbita, sondern für alle Cucurbitaceen, bei allen Gattungen obwalten im wesentlichen die gleichen Verhältnisse.

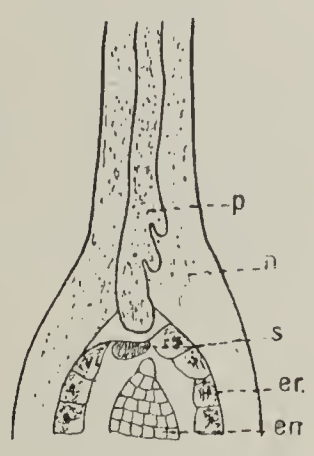

Fig. 16.

Der Größe des Pollenschlauches und der Wölbung und den Ausstülpungen kommt keine wesentliche Bedeutung zu, sie hängen von der Größe des Pollenkornes und von der Ernährung auf dem Wege zum Embryosack und dem dadurch bedingten, mehr oder minder energischen Wachstum ab im Zusammenhalt mit dem verschieden großen Widerstand der einzelnen berührten Stellen des langen Nucellushalses. Darum treten sie einerseits nicht bei jedem Schlauch von Cucurbita in gleichem Maße auf und sind andererseits auch bei anderen Gattungen häufig in kleinem Maßtab zu bemerken (Fig. 15 und 16).

Aber auch der Pollenschlauch selber ist nicht das Wesentliche bei dieser sekundären Nahrungsaufnahme der Cucurbitaceen, das Wesentliche ist vielmehr der Nucellushals. Das geht allein schon daraus hervor, daß sie auch stattfindet in den Fällen, wo bei der parthenogenetischen Gattung Cucumis kein Pollenschlauch vorhanden ist. Doch auch in den anderen Fällen dienen die Zellen des Nucellushalses zur direkten Aufnahme von Nährmaterial, soweit sie nicht zerstört sind. Nur die Außenwände der Epidermis dürften auf späteren Stadien wegen ihrer Verkorkung und teilweisen Verholzung kaum mehr in Betracht kommen, sie bilden gewissermaßen ein festes Rohr um das innere Leitungsgewebe. Somit erscheint der Pollenschlauch als ein nicht notwendiges, sondern nur bei gebotener Gelegenheit benütztes Hilfsorgan des Nucellus zur Nahrungsaufnahme. Er wird herangezogen zum Ersatz für die von ihm zerstörten Leitungszellen des Nucellus und fungiert dann in gleicher Weise wie diese selbst.

Fassen wir das Ergebnis kurz zusammen, so läßt sich sagen: Die Ernährungstheorie Longo's, bei Cucurbita sei der Pollenschlauch der einzige Weg zur Nahrungszufuhr für den Embryo, ist falsch. Allen Cucurbitaceen kommt die normale Nahrungszufuhr durch die Chalaza zu. Auch eine sekundäre direkte Zufuhr durch den Pollenschlauch kann jedenfalls nicht in der Longo'schen Weise stattfinden. Auf andere Weise wäre sie wohl möglich, doch ist sie nicht beweisbar und kann im Falle der Wirklichkeit nur unbedeutend sein. Dagegen findet bei allen Cucurbitaceen eine sekundäre Nahrungszufuhr durch den Nucellushals statt, wobei auch der Pollenschlauch als Hilfsorgan verwendet werden kann.

II. Besonderheiten in der Samenentwicklung der einzelnen Gattungen.

Nachdem im ersten Teile dargelegt wurde, was allen Cucurbitaceen in der Samenentwicklung gemeinsam ist, sollen im folgenden die Besonderheiten der einzelnen Gattungen hervorgehoben werden, so weit sie nicht schon vergleichsweise im allgemeinen Teil erwähnt wurden.

1. Benincàsa (Fig. 17).

In der Entwicklung der Samenanlagen bei B. fällt die sehr ausgedehnte Bildung von Schichtzellen auf, durch welche die Sporenmutterzelle und damit auch der Embryosack 20—30 Lagen tief in den Nucellus verschoben wird. Die Samenschale weist kurze, kubische Epidermiszellen auf mit nur geringen haarförmigen Wandverdickungen. Die

hypodermale Schicht *e''* umfaßt 6—8 Lagen radial gestreckter Zellen, die an den Kanten oft Interzellularen bilden, sonst aber durch zahlreiche Tüpfelkanäle verbunden sind. Die inneren Lagen werden immer kürzer und bilden so einen Übergang zu der Hartschicht *e'*, deren Zellen kubisch ausgebildet sind und ein kleines Lumen mit ausgezogenen Fortsätzen besitzen, die mit den benachbarten teilweise in Verbindung stehen.

Fig. 17.

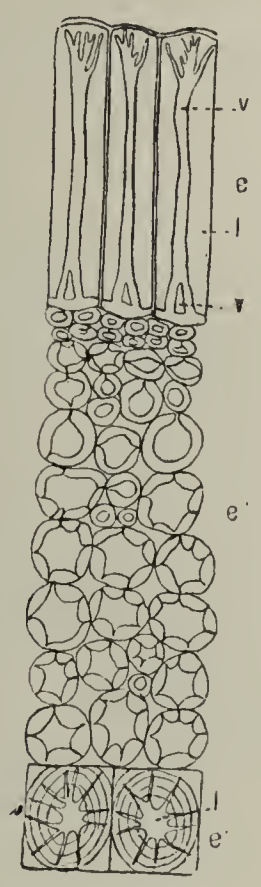

Fig. 18.

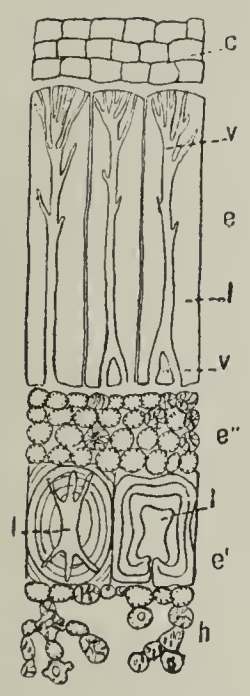

Fig. 19.

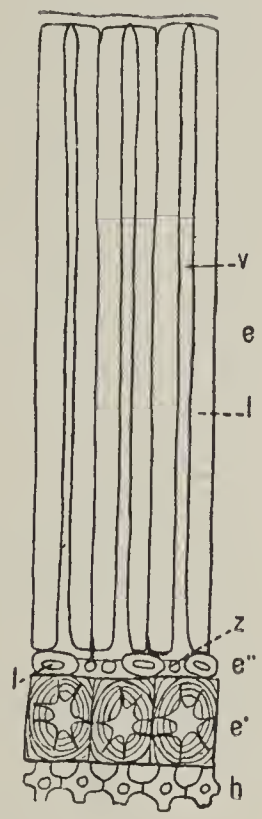

Fig. 20.

Fig. 17. Benincasa cerifera. Reife Samenschale im Querschnitt. *e* Epidermis mit Cuticula; *e''* hypodermale Schicht; *e'* Hartschicht; *h* „Sternschicht", ursprünglich hypodermale Schicht; *ig* Innengewebe des äußeren Integuments; *n* Nucellusreste mit verdickter Epidermiswand; *en* Endospermrest; *em* Embryo; *t* Typfel; *iz* Interzellularen; *l* Zellumen; *ct* Cuticula.

Fig. 18. Lagenaria. Querschnitt durch die äußere Partie der reifen Samenschale, Die drei aus der Epidermis hervorgegangenen Schichten. Die übrigen Schichten wie bei Benincasa (Fig. 17). *v* Verdickungsleisten; *l* Zellumen.

Fig. 19. Cucurbita Pepo. Querschnitt durch die äußere Partie der reifen Samenschale. Die übrigen Schichten wie in Fig. 17. *c* Karpellhülle; *h* ursprüngliche hypodermale Schicht, „Sternschicht".

Fig. 20. Cucumis sativa. Querschnitt durch die äußere Partie der Samenschale. Die übrigen Schichten wie in Fig. 17. *z* Sternzelle auf einem zitzenförmigen Fortsatz getroffen.

2. **Lagenaria** (Fig. 18).

L. bildet 10—15 Schichtzellen, ehe die Sporenmutterzelle sich teilt. Die Epidermiszellen des äußeren Integumentes sind langgestreckt und mit verzweigten Verdickungsleisten versehen. Die hypodermale

Schicht *e''* setzt sich aus 10—12 Reihen etwas unregelmäßiger, polyedrischer Zellen zusammen, welche ebenfalls Zwischenräume bilden. Die Hartschicht *e'* teilt sich ebenfalls, wie ich zweifellos feststellen konnte. Sie weist im reifen Zustande drei Reihen rundlicher Zellen auf mit kleinem verzweigten Lumen; die Schicht *h* umfaßt 3—5 Lagen (Lagenaria vulgaris).

3. **Cucurbita** (Fig. 19).

Bei C. Pepo wird die Sporenmutterzelle zur Zeit der Tetradenbildung von etwa 20 Schichtzellen überdeckt. Im Embryosack fallen die großen Synergiden auf, die zur Zeit der Befruchtung zwei Drittel der Embryosacklänge erreichen. Sie besitzen in ihrem unteren Teile eine große Vakuole, oben sind sie hyalin und sehr fein gestreift. Sie bleiben beinahe die ganze Periode der Samenentwicklung hindurch erhalten und können durch ihre Größe und starke Färbbarkeit den Eindruck erwecken, als ob sie vom Pollenschlauch Material erhalten würden; indes haben sie dieses Aussehen schon vor dessen Erscheinen. Die Epidermiszellen der Samenschale sind sehr lang gestreckt, nehmen etwa ein Drittel der ganzen Samenschale ein und sind in ihren Wänden mit starken, verzweigten Verdickungsleisten ausgerüstet. Die Schicht *e''* besteht aus vier Reihen kleiner, rundlicher, netzförmig verdickter Zellen ohne oder mit nur kleinen Zwischenräumen. Die Zellen der Hartschicht sind ein klein wenig radial gestreckt, O-förmig. Die vierte Schicht umfaßt 5—6 Zellreihen, die ähnlich ausgebildet sind wie die der zweiten, doch große Interzellularen erzeugen.

Das innere Integument weist drei Schichten auf, doch manchmal an der Basis auch vier. Der Pollenschlauch ist sehr groß, stark bauchig und meist mit mehreren größeren oder kleineren Aussackungen versehen; er geht auch aus dem größten Pollenkorn hervor. Longo betont, daß C. ein von dem der übrigen Gattungen verschiedenes Leitungsbewebe aufweise; dasselbe scheint wohl etwas anders ausgebildet, besonders in vorgeschrittenerer Entwicklung, doch ist diese Verschiedenheit lediglich auf nachträgliche Verwachsung der benachbarten Zellränder und reichen Inhalt zurückzuführen, der mehr Teilungen veranlaßt und so ein stärker entwickeltes Leitungsgewebe schafft.

4. **Cucumis** (Fig. 20).

Die Sporenmutterzelle von C. sativa wird durch eine sehr große Reihe von Schichtzellen tief ins Innere des Nucellus verlagert, der dünne Nucellushals nimmt ja mehr als die Hälfte des ganzen Nucellus ein. Die Epidermiszellen sind bei dieser Gattung am längsten, sie

nehmen zwei Drittel des ganzen Durchmessers der Samenschale ein und tragen nur an den, in der Horizontalebene liegenden Längstwänden Verdickungsleisten, und zwar von stabförmiger Form. Daß sie nach oben in eine Spitze auslaufen, wie Fickel und nach ihm Harz meinte, dürfte auf einer Täuschung infolge verschiedener Lichtbrechung beruhen. Die Schicht *e''* besteht nur aus einer Lage etwas verdickter, tangentialgestreckter Zellen mit Fortsätzen und Interzellularen, die Hautschicht aus einer Lage kubischer, stark porös verdickter Zellen. Auch die Schicht *h* wird nur durch eine Zellreihe gebildet. Der Pollenschlauch ist verhältnismäßig klein und ohne Wölbung und Ausstülpung, doch konnte beides auch in ein paar Fällen beobachtet werden. Bei C. Melo weist die stabförmige Verdickung der Palisaden kleine Verästelungen auf und die Schicht *e''*, sowie *h* teilen sich ein paar Mal; sonst stimmt diese Art mit C. sativa überein.

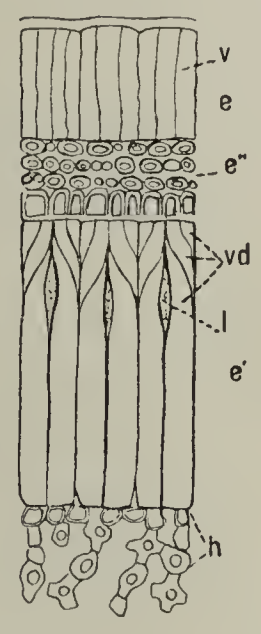

Fig. 21.

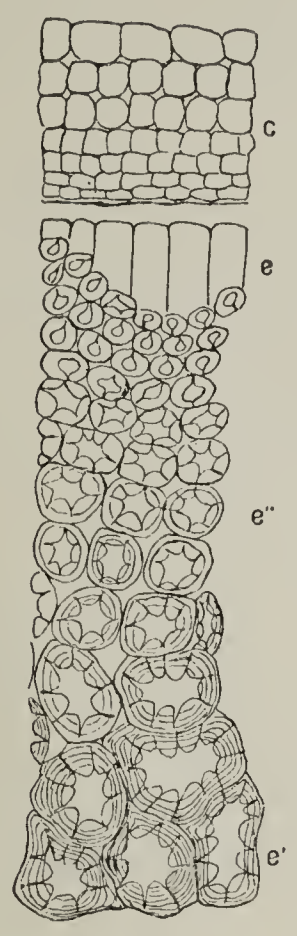

Fig. 22.

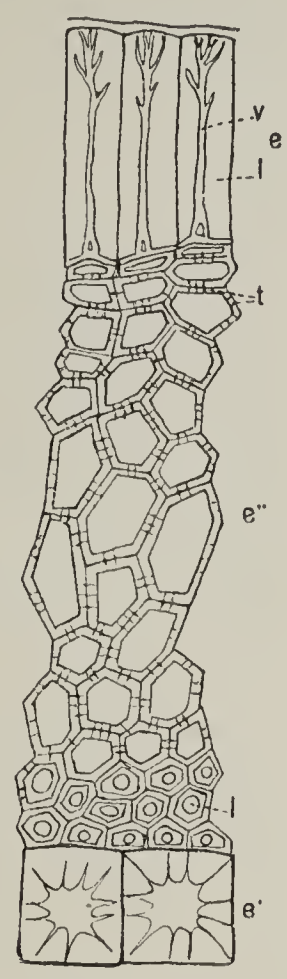

Fig. 23.

Fig. 21. Luffa aegyptiaca. Querschnitt durch die äußere Partie der Samenschale. Die inneren Schichten wie in Fig. 17. *v* haarförmige Verdickungsleisten; *vd* Wandverdickung durch starke aufeinander gelagerte Schichten; *l* Zellumen.

Fig. 22. Momordica charantia. Querschnitt durch die äußere Partie der Samenschale. Die übrigen Schichten wie in Fig. 17. *c* die aus dem Karpell stammende rote Samenhülle.

Fig. 23. Trichosanthes anguina. Querschnitt durch die äußere Partie der Samenschale. Die übrigen Schichten wie in Fig. 17.

5. Citrullus.

C. vulgaris stimmt abgesehen von der starken Verdickung seiner Epidermisoberfläche und der mangelnden Verzweigung der Verdickungsleisten ganz mit Lagenaria vulgaris überein (vgl. Fig. 18).

6. Luffa (Fig. 21).

Bei L. cylindrica teilt sich die Sporenmutterzelle schon wenige Schichten unter der Epidermis und erzeugt öfters nur drei Tochter-

zellen, indem sich die äußere nicht mehr teilt, sondern alsbald verkümmert. Die Epidermiszellen werden nur wenig radial gestreckt und zeigen nur unbedeutende oder keine Verdickungsleisten in den Wänden. Die hypodermale Schicht besteht aus drei Lagen kleiner kubischer Zellen, denen sich eine vierte, bedeutend größere anschließt mit stark verdickten Wänden als Übergang zur Hartschicht *e'*, die sehr lang gestreckte und überaus stark verdickte Zellen zeigt. Das übrig bleibende Lumen ist nur ein kleiner Spalt im oberen Drittel und manchmal außerdem noch an der Basis der Zellen. Die Verdickung läßt im oberen Teil drei übereinander gelagerte Schichten erkennen.

Die Schicht *h* setzt sich aus ein paar Zellagen zusammen. Die im physiologischen Teile erwähnten netzförmigen oder meist parallelen feinen Verdickungen in den reifen Zellen des Nucellus treten hier besonders deutlich hervor. Der Pollenschlauch ist groß, doch ohne Wölbung und Aussackung. L. aegyptiaca zeigt in allen Punkten dieselben Erscheinungen.

7. **Momordica** (Fig. 22).

Bei M. ist der große Eiapparat auffallend; die Synergiden erinnern durch ihre Größe sehr an die von Cucurbita. Die Epidermis der Samenschale ist verschieden ausgebildet. An einzelnen Stellen sind die Zellen radial gestreckt, an benachbarten sind sie wiederum sehr kurz, indem sie zur Verstärkung der hypodermalen Schicht aufgeteilt wurden. Ihre Außenwandung ist stark verdickt, in den übrigen Wänden sind Verdickungsleisten kaum wahrnehmbar. Die hypodermale Schicht umfaßt 10—20 Reihen länglich-runder, verdickter Zellen, die von außen nach innen an Größe und Stärke der Verdickung zunehmen und unvermerkt in die dritte Schicht überleiten. In der äußeren Partie bilden diese Zellen Interzellularen, außen wie innen stehen sie durch Tüpfelkanäle in Verbindung miteinander.

Die eigentliche Hartschicht besteht aus ähnlichen, nur stärker porös verdickten Zellen, die ebenfalls durch Ausläufer des Lumens in Verbindung stehen. Auffallend ist das Verhalten des Gefäßbündels, das nicht wie gewöhnlich sich nur auf die Gegenseite der Raphe fortsetzt, sondern sich an der Chalaza verzweigt und mit diesen Ästen die Samenanlage auf dem ganzen Umfang längs durchzieht. Der Pollenschlauch ist ziemlich groß und zeigt zuweilen kleine, jedoch deutliche Aussackungen.

8. **Trichosanthes** (Fig. 23).

Bei Tr. ist die Sporenmutterzelle durch eine Reihe von 10—12

Zellen in das Nucellus-Innere verlagert und erzeugt gewöhnlich nur drei Tochterzellen, deren unterste zum Embryosack wird. Die Epidermiszellen der Samenschale sind stark radial gestreckt und mit Verdickungsleisten versehen. Die hypodermale Schicht setzt sich aus 10—12 Lagen polygonaler Zellen zusammen, die mit ihren verdickten Wänden eng aneinander stoßen und durch Tüpfelkanäle miteinander verbunden sind. Die Hartschicht ist teilweise verdoppelt und wird durch kubisch stark verdickte Zellen gebildet (Tr. anguina).

9. **Bryonia** (Fig. 24).

Die Sporenmutterzelle liegt bei der Tetradenbildung etwa 10 Zelllagen tief im Nucellus. Die Epidermiszellen der Samenschale erreichen an Länge etwa ein Drittel des Durchmessers und sind im Zustand der Reife mit kräftigen verzweigten Verdickungsleisten ausgerüstet. Auch die Außenfläche ist stark verdickt. Die zweite Schicht besteht nur aus einer einzigen Reihe kleiner verdickter, tangential etwas gestreckter Zellen mit verästeltem Lumen. Die Hartschicht ist ebenfalls einreihig. Ihre Zellen sind sehr langgestreckt, länger als die Epidermiszellen, zur Oberfläche schief gestellt und durch aufgelagerte Schichten im Inneren derart verdickt, daß das Lumen nur mehr als enger Kanal erscheint, der nur oben und unten durch spitze Ausläufer etwas erweitert ist. Die Schicht *h* läßt die gewöhnlich sternförmige Ausbildung kaum erkennen. Das gilt für Br. alba und dioica.

10. **Thladiantha** (Fig. 25).

Die Epidermis der Samenschale setzt sich aus Zellen zusammen, die nur wenig radial gestreckt sind und fadenförmige Verdickungen der Wände besitzen. Die hypodermale Schicht besteht aus 6—8 Reihen polygonaler stark verdickter Zellen, die nach innen allmählich an Größe zunehmen und unvermerkt zur Hartschicht überleiten, die in gleicher Weise ausgebildet ist. Der Pollenschlauch ist im Verhältnis zu dem der übrigen Gattungen sehr klein (Thl. dubia).

11. **Echinocystis** (Fig. 26).

Während die bisher geschilderten Gattungen ihre Samenanlagen normal an drei Plazenten tragen, entwickelt E. lobata bald zwei, bald eine Placenta, jenachdem ein Fruchtblatt an beiden Rändern fertil ist oder je ein Rand von zwei verschiedenen Fruchtblättern. Die Epidermiszellen sind verschieden, indem die ursprünglich gleichlangen Zellen, ähnlich wie bei Momordica, stellenweise stärker aufgeteilt wurden, zu-

gunsten der zweiten Schicht. Die längeren Zellen bilden dann kleine Buchten, die etwas mehr verschleimt erscheinen. Doch sind die Zellen durchweg nicht groß und kaum verdickt.

In Korrelation zur ersten Schicht besteht die zweite, aus 2—6 Lagen stark verdickter Zellen mit spaltenförmig-verästeltem Lumen. Als Hartschicht treffen wir eine Reihe sehr großer Zellen, welche mit ihrer Länge den halben Durchmesser der Samenschale erreichen. Ihre starken peripherischen Verdickungen lassen ein Lumen übrig, das einem Bäumchen mit Stamm, Krone und Wurzeln sehr ähnlich sieht. Die

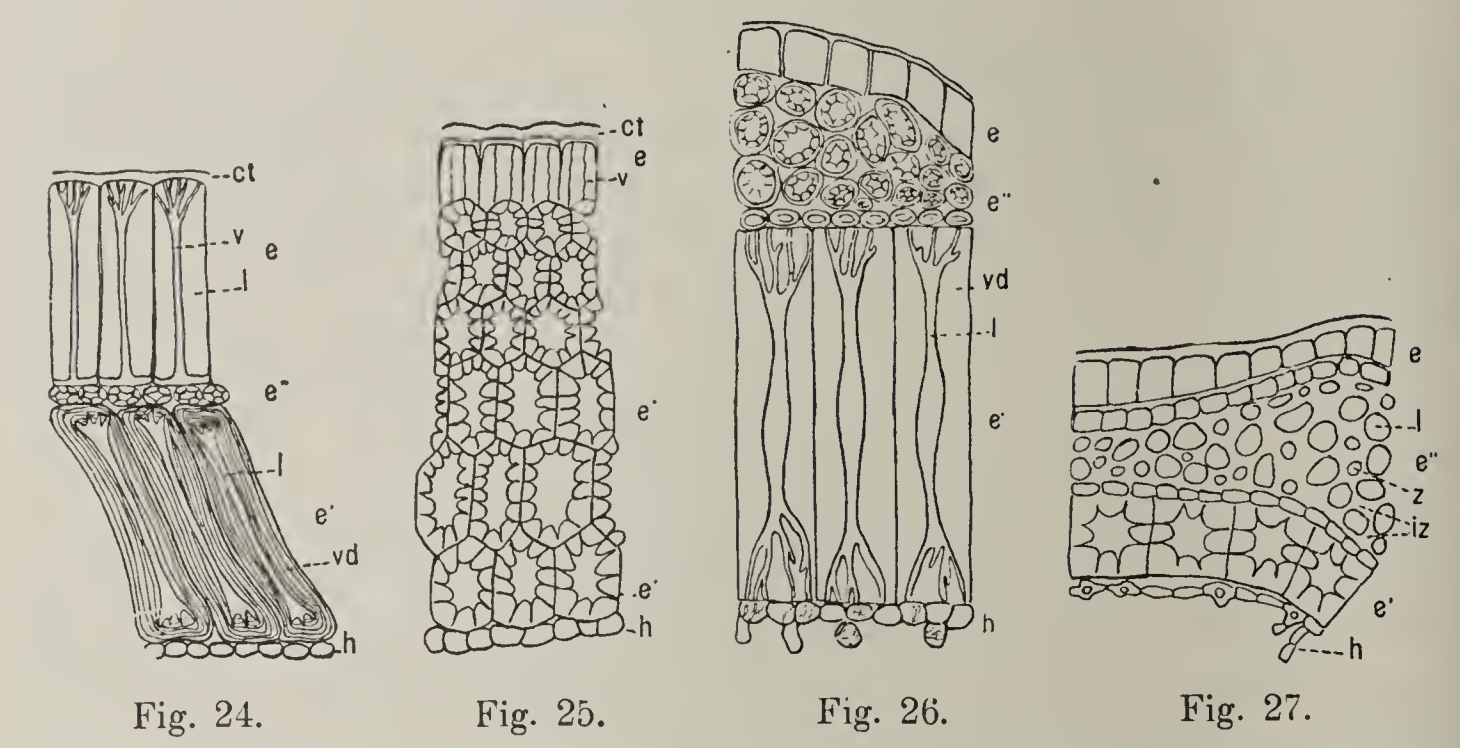

Fig. 24. Fig. 25. Fig. 26. Fig. 27.

Fig. 24. Bryonia alba. Längsschnitt durch die äußere Partie der Samenschale. Der Querschnitt würde die schiefgestellten Zellen *e'* nur abgeschnitten zeigen. Die übrigen Schichten wie in Fig. 17. *vd* durchweg stark verdickte Zellwand.

Fig. 25. Thladiantha dubia. Querschnitt durch die äußere Partie der Samenschale. Die übrigen Schichten wie in Fig. 17.

Fig. 26. Echinocystis lobata. Querschnitt durch die äußere Partie der Samenschale. Die übrigen Schichten wie in Fig. 17.

Fig. 27. Cyclanthera explodens. Querschnitt durch die äußere Partie der Samenschale. Die übrigen Schichten wie in Fig. 17. *l* Zellumen; *iz* Interzellularen; *z* Querschnitt durch einen zitzenförmigen Fortsatz.

Schicht *h* setzt sich aus ein paar Zellagen zusammen, deren Wände sich netzförmig verdicken. Der Pollenschlauch ist sehr groß und ausgebaucht und geht aus einem Pollenkorn hervor, das an Größe dem von Cucurbita fast gleich kommt.

12. **Cyclanthera** (Fig. 27).

Bei C. obwalten in der Plazentenbildung die gleichen Verhältnisse wie bei Echinocystis. Die Epidermis der Samenschale bildet kubische Zellen mit fadenförmigen Verdickungsleisten in den Wänden. Die hypodermale Schicht umfaßt 4—5 Reihen rundlicher, in Fortsätze aus-

gezogener und schwach verdickter Zellen mit großen Interzellularen. Als Hartschicht fungiert eine Lage kubischer Zellen mit starken Verdickungen und verästeltem Lumen; durch die Äste sind benachbarte Zellen verbunden. Die Schicht *h* ist einreihig. Der Pollenschlauch ist sehr groß und ausgebaucht. Das gilt im wesentlichen für C. pedata und explodens.

13. Ecballium (Fig. 28).

Bei Ecballium zeigen die langgestreckten Epidermiszellen in jeder Wand 3—4 aus Haarbündeln bestehende Verdickungsleisten, die oft noch durch ebensolche Brücken quer verbunden sind. Die Außenwandung der Epidermis ist sehr dick. Die hypodermale Schicht wird durch eine einzige Reihe etwas verdickter, ovaler Zellen gebildet. Die Zellen der Hartschicht sind radial sehr in die Länge gestreckt und zeigen ein sehr eingeengtes Lumen, ähnlich wie bei Bryonia, doch auf der ganzen Länge verzweigt. Eine Samenhülle kommt nicht zustande, weil der Inhalt des Fruchtknotens bei Ech. ja in eine schleimige Flüssigkeit aufgelöst wird. Der Pollenschlauch besitzt eine mittlere Größe und ließ auch Spuren von Auswölbung und Ausstülpung erkennen.

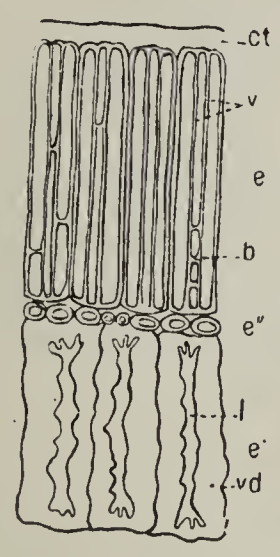

Fig. 28.

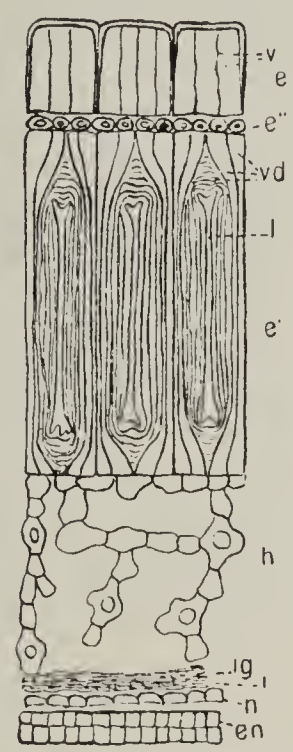

Fig. 29.

Fig. 28. Ecballium elaterium. Querschnitt durch die äußere Partie der Samenschale. Die übrigen Schichten wie in Fig. 17. *v* haarbündelige Verdickungsleisten mit Verbindungsbrücken *b*.

Fig. 29. Sicyos angulata. Querschnitt durch die reife Samenschale. *vd* schichtig verdickte Zellwand; *v* haarförmige Verdickungsleisten. Erklärung der übrigen Zeichen aus Fig. 17 ersichtlich.

14. Sicyos (Fig. 29).

Bei S. angulata enthält der Fruchtknoten nur eine einzige Samenanlage an der einzigen ausgebildeten Placenta. Die Sporenmutterzelle wird durch eine sehr lange Reihe von Schichtzellen ins Innere des Nucellus verlagert, so daß sie der Chalaza näher liegt als dem Scheitel. Die Epidermis wird durch kubische Zellen mit haarförmigen Verdickungsleisten gebildet. Die zweite Schicht besteht nur aus einer einzigen Reihe von sehr kleinen, verdickten Zellen. Die Hartschicht weist ebenfalls eine Reihe auf, doch sehr große, radial gestreckte Zellen, deren Lumen durch periphere Verdickung auf einen ganz engen Kanal redu-

ziert ist. Die schichtweisen Auflagerungen der Verdickung sind gut zu unterscheiden. Die Schicht *h* umfaßt 5—6 Reihen sternförmiger Zellen mit großen Zwischenräumen. Für S. bryoniaefolius gilt dasselbe, nur ist die hypodermale Schicht nicht ein-, sondern zweireihig.

15. Sechium.

Bei S. standen mir leider nur wenige junge Samenanlagen zur Verfügung, an denen ich feststellen konnte, daß das innere Integument noch mehrschichtig ist, besonders an der Basis bis zu 10 Zellreihen aufweist, was zur Stütze meiner Anschauung dient, daß das innere Integument der Cucurbitaceen in Rückbildung begriffen ist.

Die Betrachtung dieser Besonderheiten der einzelnen Gattungen ergibt, daß dieselben vor allem in der verschiedenen Dicke und Ausbildung der allen Gattungen gemeinsamen Schichten der Samenschale bestehen. Die verschiedene Ausbildung zeigt sich in der Form der einzelnen Zellen und in charakteristischen Wandverdickungen. Auch in der Kalottenbildung über dem Embryosack zeigen sich bedeutende Schwankungen in bezug auf ihre Dicke. Daneben fällt noch die verschiedene Gestalt des Pollenschlauches auf und das Verhalten der Sporenmutterzelle, die zuweilen nur drei Tochterzellen erzeugt.

B. Die Samenentwicklung der Caricaceen.

1. Die Entwicklung vor der Befruchtung.

Bei der Schilderung der Samenentwicklung der Caricaceen muß ich mich zum Teil auf die Angaben von Van Tieghem stützen, nach welchen die Samenentwicklung bei allen Caricaceen gleich ist. Denn mir selber stehen von den fünf Gattungen der Familie nur Carica Papaya und Jaracatia zur Verfügung, während Van Tieghem außer Carica noch Mocinna und Vasconcellea untersuchte. Die vollständige Entwicklung von den jüngsten Stadien an konnte ich sogar nur an Carica allein verfolgen. Doch reicht die Untersuchung im Verein mit den Literaturangaben hin, die Entwicklungsgeschichte der Caricaceen in den wesentlichen Punkten darzustellen.

Die Samenanlagen der Caricaceen entstehen gewöhnlich an fünf Fruchtblättern, die ebenso viele parietale Plazenten bilden. Jedoch zeigt sich speziell bei Carica eine große Variabilität in der Fruchtblatt- und Plazentenzahl. Es treten nicht selten 10 Fruchtblätter mit 10 Plazenten auf, andererseits auch drei Plazenten und alle Zwischenstufen. Dabei können die Plazenten mehr oder weniger tief in die Fruchtknotenhöhle hineinragen oder in der Mitte verwachsen und so einen

mehrfächerigen Fruchtknoten erzeugen. Verwachsen sind die Plazenten bei Vasconcellea und Jaracatia, die einen fünffächerigen Fruchtknoten haben. Carica Papaya weist gewöhnlich einen einfächerigen Fruchtknoten auf, bei Carica cundinamarcensis und einer C. hybrida fand ich ihn fünffächerig. Doch treffen wir auch hier ähnlich wie bei der Fruchtblatt- und Plazentenzahl alle möglichen Variationen innerhalb derselben Art. Es können außer fünf freien oder fünf verwachsenen Plazenten unter den fünf auch zwei oder drei verwachsen und die übrigen frei bleiben, jedoch auch fertil sein, auch sechs verwachsene Plazenten und damit einen sechsfächerigen Fruchtknoten habe ich beobachtet. Ebenso tritt der Fall häufig auf, daß die inneren fünf Fruchtblätter zu einem einfächerigen Fruchtknoten mit fünf freien Plazenten verwachsen und die ebenfalls ziemlich weit entwickelten Fruchtblätter des äußeren Kreises frei bleiben und je einen eigenen einfächerigen Fruchtknoten bilden. Das habe ich bei Carica Papaya gefunden.

Die Samenanlagen treten in überaus großer Zahl auf und sind nicht auf die Plazenten beschränkt, sondern entwickeln sich oft auf der ganzen Oberfläche der Fruchtblätter, besonders wenn die Ränder nur auf einer kurzen Strecke verwachsen sind. Ihrem Aufbau nach sind die Samenanlagen anatrop, mit Rücksicht auf ihre Stellung im Fruchtknoten apotrop, doch ist diese Stellung nicht durchweg konstant. Sie besitzen zwei Integumente und einen vielschichtigen Nucellus mit einer Kalotte über dem Embryosack. Das erste Anzeichen der beginnenden Samenentwicklung ist das Auftreten eines kleinen Höckers auf dem Fruchtblatt oder der Plazenta. Der Höcker bildet einen langen Funiculus; sobald sich dieser zu krümmen beginnt zeigen sich die ersten Spuren des äußeren Integumentes. Durch hypodermale Teilungen wird das Dermatogen etwas vorgewölbt und seinerseits ebenfalls zur Teilung veranlaßt. Eine Zelle streckt sich in die Länge und teilt sich dann durch eine perikline Wand. Aus der äußeren Tochterzelle geht die Epidermis des äußeren Integumentes hervor und aus der inneren das Innengewebe, so daß das ganze äußere Integument aus der Epidermis

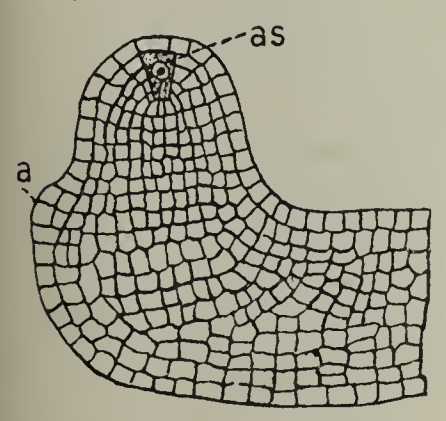

Fig. 30. Carica Papaya. Anlage des äußeren Integuments (*a*). *as* Archesporzelle.

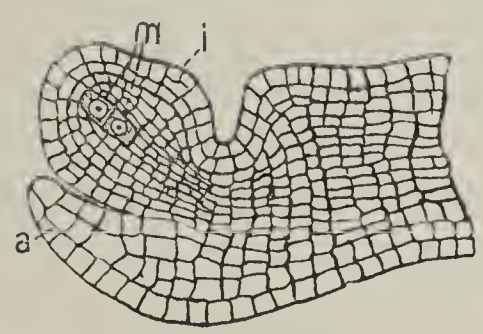

Fig. 31. Carica Papaya. Anlage des inneren Integuments (*i*). *m* Sporenmutterzelle zweigeteilt.

hervorgeht (Fig. 30 und 31), im Gegensatz zu jenem der Cucurbitaceen, an dessen Aufbau sich auch hypodermale Zellen beteiligen. Die zuerst aufgetretenen hypodermalen Teilungen bilden bei den Caricaceen nur eine Art basale Stütze für das eigentliche Integument. Nachdem das äußere Integument in der Länge etwa 4—5 Zellagen erreicht hat, beginnt sich etwas höher am Nucellus das innere Integument in ähnlicher Weise zu entwickeln. Beide wachsen gleichmäßig mit der ganzen Samenanlage heran und überragen zuletzt den Nucellusscheitel, wodurch ein Endo- und Exostom entsteht.

Fast gleichzeitig mit der ersten Anlage des äußeren Integumentes tritt in der hypodermalen Zellschicht des Nucellusscheitels das Archespor auf (Fig. 30). Nach dessen Teilung wird die Sporenmutterzelle durch 6—8 Schichtzellen in das Innere verlagert, wo sie dann 3—4 Sporenzellen (Fig. 32) bildet, von denen eine zum Embryosack wird, während die anderen verkümmern. Die Zahl wechselt, indem sich von den ersten Tochterzellen manchmal nur eine teilt, manchmal aber beide. Ebenso wird nicht immer dieselbe Zelle zum Embryosack. Ich konnte unzweideutig feststellen, wie sich bald die oberste, bald die unterste dazu entwickelt. Demgemäß ist die Behauptung Usteris, daß immer Tetraden gebildet werden und sich stets die oberste Zelle zum Embryosack entwickelt, richtig zu stellen. Die Entwicklung des Embryosackes ist eine normale. Der Eiapparat ist klein, insbesondere im Vergleich mit dem der Cucurbitaceen.

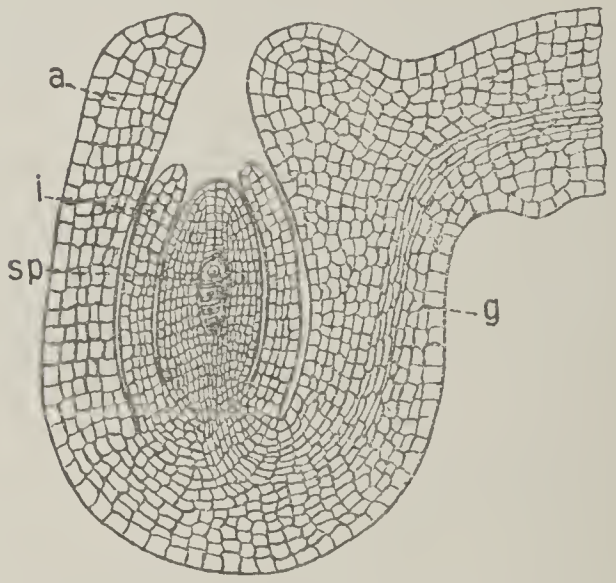

Fig. 32. Carica Papaya. Samenanlage zur Zeit der Titradenbildung. *sp* Sporenmutterzelle viergeteilt; *g* Gefäßbündelanlage; *a* äußeres, *i* inneres Integument.

2. Die Entwicklung nach der Befruchtung.

Die Befruchtuug der Caricaceen wird durch einen kräftigen Pollenschlauch vermittelt, der in vielen Fällen beim Eintritt in den Nucellus, ähnlich wie bei Cucurbita, sich etwas wölbt und kleine Aussackungen bildet. Das Pollenkorn kann durch Selbst- oder Fremdbestäubung auf die Narbe gebracht werden. Selbstbestäubung hat für Carica schon Baillon und Solms festgestellt; für die Correaeform von Carica ist nach Usteri Kleistogamie sicher, die Hauptrolle in der Bestäubung spielen aber nach Friedrich Müller bestimmte Nachtschmetterlinge.

Usteri wollte für die diözische Form an Stelle der Fremdbestäubung Parthenogenese setzen, da Entwicklung regelmäßig auch eintrete, wenn meilenweit im Umkreis keine männliche Pflanze zu finden sei und da er in den Samen von Carica trotz sehr vieler Schnitte niemals einen Pollenschlauch geseheu habe. Jedoch schon seine eigenen Versuche, die Parthenogenese experimentell zu beweisen, fielen sämtliche negativ aus. Ich selber habe auf jedem Medianschnitt einen wohlentwickelten Pollenschlauch feststellen können und außerdem gefunden, daß bei der diözischen Form an der weiblichen Pflanze von Carica nicht selten auch einzelne Zwitterblüten vorhanden sind, wodurch auch bei Abwesenheit von männlichen Exemplaren Bestäubung ermöglicht wäre. Sicher ist dagegen, daß bei Carica Parthenokarpie vorkommt. Es treten normal ausgebildete Früchte auf ohne einen einzigen Samen, sowie Früchte mit verkümmerten Samenanlagen; auch Früchte mit scheinbar normal ausgebildeten Samen, die jedoch keinen Embryo entwickelt haben, finden sich. In diesem letzteren Falle konnte ich allerdings immer einen Pollenschlauch und Endosperm nachweisen, während die Eizelle entweder ungeteilt geblieben war oder nur eine Teilungswand gebildet hatte, also nach vorausgegangener Befruchtung verkümmert war. Usteri hat das gleiche beobachtet, allerdings auch wieder ohne den Pollenschlauch zu sehen.

Die gewöhnliche Erscheinung nach der Befruchtung ist eine rasche Vergrößerung des Embryosackes und in dessen Innerem eine lebhafte Endospermbildung. Dabei treten zunächst zahlreiche freie Kerne auf, vor allem in der Umgebung der Eizelle und an den Wänden des Embryosackes (Fig. 33). Allmählich füllt sich der Embryosack immer mehr mit Kernen und dichtem Inhalt. Zellwände treten aber erst später auf. Der Nucellus wird vom Endosperm ganz aufgezehrt, nur zusammengedrückte Membranen und die verdickten Außenwände seiner Epidermis erinnern schließlich noch an ihn, sowie die kleine Partie unter der Hypostase, die ja immer erhalten bleibt. Der Embryo wächst anfangs sehr langsam, erst nach der Entwicklung des Endosperms zeigt er stärkeres Wachstum. Das Endosperm wird von ihm nur zu einem geringen Teil aufgezehrt. Der fertige Embryo ist gerade gestreckt, besitzt eine sehr lange Radicula, ein kurzes Hypokotyl und an der Spitze abgerundete lamellige Kotyledonen. Die Antipoden schwinden schon zur Zeit der Befruchtung, ebenso erhalten sich auch die Synergiden nicht lange. Die Integumententwicklung tritt mit der Befruchtung auch in ein neues Entwicklungsstadium ein.

Vor allem gehen im äußeren Integument bedeutende Veränderungen

vor sich durch lebhafte Teilungen, die seinen Umfang um ein Vielfaches vergrößern und 3—4 verschiedene Schichten erzeugen (Fig. 35 und 36). Die Epidermis teilt sich hierbei nicht auf dem ganzen Umfang des Samens, sondern nur stellenweise und zwar einmal oder zwei- bis dreimal (Fig. 34), bei Jaracatia scheinbar gar nicht. Das Produkt ist ein dünnwandiges, in Wasser stark quellendes Gewebe aus isodiametrischen Zellen, das von mehreren Autoren als Arillus gedeutet wurde, jedoch einem solchen keineswegs entspricht, sondern die sogenannte Sarkotesta darstellt und vor allem zur Wasserspeicherung dient. Dieses Gewebe füllt auch die Vertiefungen aus, die an reifen,

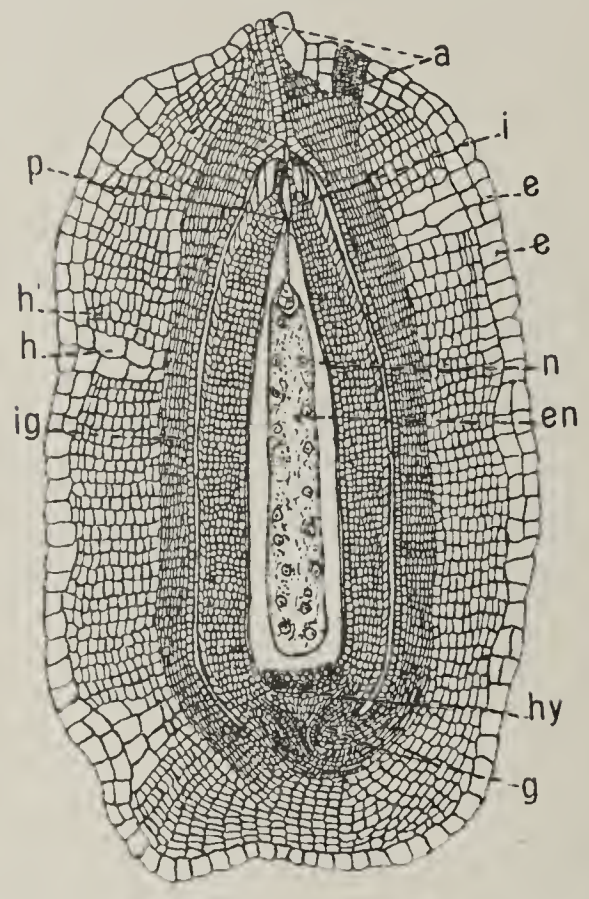

Fig. 33. Carica Papaya. Samen im befruchteten Zustand. *e* Epidermis, bei *e'* geteilt; *h'* hypodermale Schicht, bei *h* ungeteilt oder weniggeteilt; *ig* Innengewebe; *g* Gefäßbündel ins innere Integument verlaufend; *p* Pollenschlauch; *hy* Hypostase.

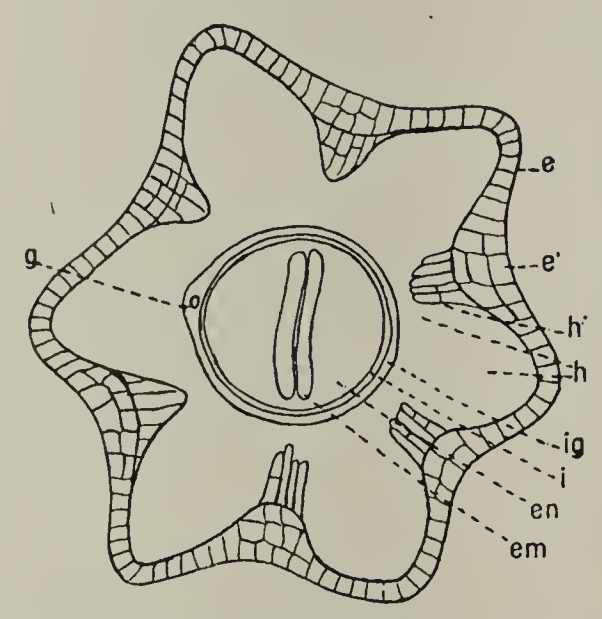

Fig. 34. Carica Papaya. Querschnitt durch den ganzen Samen. *e* Epidermis, bei *e'* Epidermis 2—3 mal geteilt; *h* hypodermale Schicht aus polygonalen verholzten Zellen = Sklerotesta (Höcker); *h'* hypodermale Schicht aus langgestreckten unverholzten Zellen; *e* bzw. *e'* + *h'* = Sarkotesta (Gruben); *ig* kleinzelliges Innengewebe; *i* inneres Integument; *en* Nucellusrest und Endosperm; *em* Kotyledonen.

trockenen Caricasamen zu sehen sind und durch verschieden starke Ausbildung der zweiten Schicht erzeugt werden.

Diese zweite Schicht entsteht aus lebhaften Teilungen der hypodermalen Zellreihen, welche senkrechte oder etwas schräge Reihen von wenigen bis zu 60 Zellen hervorbringen, wodurch die erwähnten Vertiefungen und Höcker entstehen (Fig. 34 *e'* und *h*); übrigens wird an den Vertiefungen bei Carica die erste Reihe der hypodermalen Zellen ebenfalls oft bedeutend in die Länge gestreckt und der aus der Epidermis hervorgegangenen, darüberliegenden Sarkotesta ähnlich aus-

gebildet (Fig. 34*h'*). Sonst weisen die Zellen der zweiten Schicht eine unregelmäßige rundliche Form auf mit zitzenförmigen Fortsätzen, wodurch besonders in der äußeren Partie große Interzellularräume geschaffen werden (Fig. 35). Aus dieser Form erklärt sich auch, daß Klebs die „auffallende Verschiedenheit der Zellumina" betonen und Rüger sie bestreiten kann. In der gleichen Ebene wird nämlich ein Schnitt regelmäßig verschiedene Lumina zeigen, da die einen Zellen auf einem größeren Durchmesser (*l*), die anderen auf einem zitzenförmigen Fortsatz (*z*) getroffen werden. Bei etwas anderer Einstellung des Objektives werden auch diese Zellen größer erscheinen, weil der optische Schnitt jetzt einen größeren Durchmesser derselben Zellen zeigt.

Desgleichen erklärt sich aus dieser zugespitzten Zellform auch die „zweite helle Verdickungsschicht",

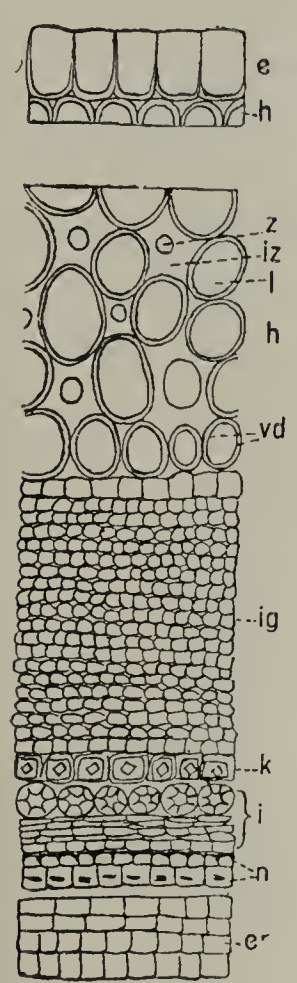

Fig. 35.

Fig. 35. Caria Papaya. Querschnitt durch die reife Samenschale. Die großzellige hypodermale Schicht *h* nur zu $^1/_6$ ihres Durchmessers dargestellt. *e* Epidermis; *ig* Innengewebe des äußeren Integuments; *i* inneres Integument; *n* Nucellusrest; *en* Endosperm; *z* zitzenförmiger Fortsatz einer Zelle geschnitten; *iz* Interzellularraum bzw. darunterliegende schief verlaufende Zellwand; *l* Zellumen; *vd* Wandverdickung; *k* Kristallzellen.

Fig. 36. Jasacatia conica. *e* Epidermis; *h* hypodermale Schicht (= Sklerotesta); *h'* hypodermale Zellschicht aus unverholzten Zellen; *e* + *h'* = Sarkotesta; *k* Kristallzellen; *i* inneres Integument mit den Palisaden *p* beginnend (Hartschicht); *n* Nucellusrest; *en* Endosperm.

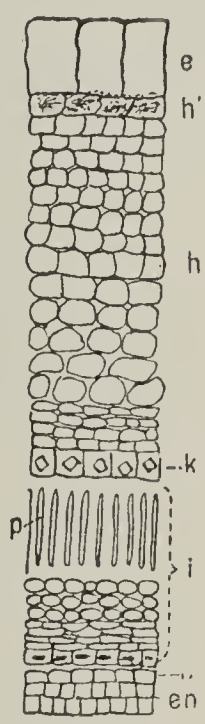

Fig. 36.

die nach Rüger deutlich erkennbar ist, in Wirklichkeit aber nur durch die zwischen dem wahren und dem optischen Schnitt liegende schiefe Zellwand vorgetäuscht wird (Fig. 35*iz*). Nur die massige, braun erscheinende Verdickung (*vd*) ist tatsächlich vorhanden. Im reifen Zustand sind die Zellen dieser zweiten Schicht gleich den großen Interzellularen luftführend; da sie aber auch begierig Wasser ansaugen, schreibt ihnen Klebs für die Zeit der Keimung die Rolle eines Wasserbehälters zu. Nach innen geht die zweite Schicht allmählich über in eine kleinzellige Schicht, den Rest des schon vor der Befruchtung vorhandenen Innengewebes. Diese Schicht bleibt bei Jaracatia auch nach

der Befruchtung ganz ungeteilt, bei Carica aber erzeugt sie durch zahlreiche Teilungen ein überaus kleinzelliges Gewebe mit zahlreichen kleinen Verdickungsleisten auf den Innenwänden. In beiden Fällen hat sie die gleiche Funktion wie die vorhergehende.

Die innerste Zellreihe oder die innere Epidermis des äußeren Integumentes endlich verändert sich in der Weise, daß ihre Zellen eine kubische Gestalt annehmen, ihre Wände verdicken und im Inneren einen Kristallwürfel von oxalsaurem Kalk erzeugen (Fig. 35 und 36 *k*).

Das anschließende innere Integument vermehrt seine Zellagen nicht mehr nach der Befruchtung. Seine äußeren Epidermiszellen wachsen auf die 5—6fache Länge heran, ohne an Breite zuzunehmen, so daß sie schmale, längliche, bei Jaracatia senkrecht und bei Carcia schrägstehende Palisaden bilden, deren Wände zur Zeit der Reife stark verdickt sind und nur ein spaltenförmiges Lumen frei lassen. Sie bilden die eigentliche Hartschicht der Caricaceen, die also im Gegensatz zu den Cucurbitaceen dem inneren Integument angehört. Die folgenden 2—3 Zellagen sind klein und abgerundet, doch auch stark verdickt, während der Rest sich nur wenig verdickt und zusammengepreßt wird.

Diese fünf Schichten bilden zusammen die mächtige Samenschale der Caricaceen, die sich also aus der weichen von der Epidermis stammenden Sarkotesta und der verholzten aus den hypodermalen Schichten des äußeren und dem inneren Integument gebildeten Sklerotesta zusammensetzt.

C. Die Samenentwicklung der Passifloraceen.

1. Die Entwicklung vor der Befruchtung.

Die Samenanlagen der Passiflaraceen entstehen an drei wandständigen Plazenten, die durch die verwachsenen Ränder der drei Fruchtblätter des einfachen Fruchtknotens gebildet werden. Diese Plazenten sind in der Regel sehr breit, so daß, ähnlich wie bei den Caricaceen, fast die ganze Innenfläche der Fruchtblätter mit Samenanlagen bedeckt ist. Ihrem Aufbau nach sind die Samenanlagen anatrop, mit Rücksicht auf ihre Stellung im Fruchtknoten apotrop. Sie besitzen einen vielschichtigen Nucellus mit einer Kalotte über dem Embryosack und zwei Integumente. Den Entwicklungsgang konnte ich nur an der Gattung Passiflora verfolgen, die mir in mehreren Arten zur Verfügung stand, als P. trifasciata, P. suberosa, P. quadrangularis und als Bastard in P. impératrice Eugénie. Die befruchteten Stadien konnte ich nur an P. suberosa verfolgen; doch läßt der Vergleich der Jugendstadien und der

reifen Samen keinen Zweifel, daß der Entwicklungsgang nach der Befruchtung auch bei den übrigen Passifloren derselbe ist. Daß aber die anderen Gattungen der Familie mit Passiflora im wesentlichen übereinstimmen, dafür spricht der Bau der reifen Samen, die ich an Herbarmaterial einiger Gattungen untersuchte, nämlich Adenia, Barteria, Paropsia, Pariopsis und Tryphostemma.

Verfolgen wir die Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen von Passiflora, so sehen wir in der jungen Samenknospe im Gegensatz zu den Caricaceen zuerst das innere Integument auftreten, indem gewöhnlich zwei Zellreihen der Epidermis sich radial strecken und sich dann zu teilen beginnen. Fast gleichzeitig erscheint einige Zellagen tiefer die erste Spur des äußeren Integumentes in ähnlicher Weise (Fig. 37). Durch Längsteilung der Epidermis wird das äußere Integument gleich nach seiner Anlage gewöhnlich dreischichtig, doch kann es auch zweischichtig bleiben oder vierschichtig werden, und zwar bei derselben Art. Das konnte ich an Passiflora trifasciata und P. impératrice Eugénie schon auf jungen Stadien wahrnehmen.

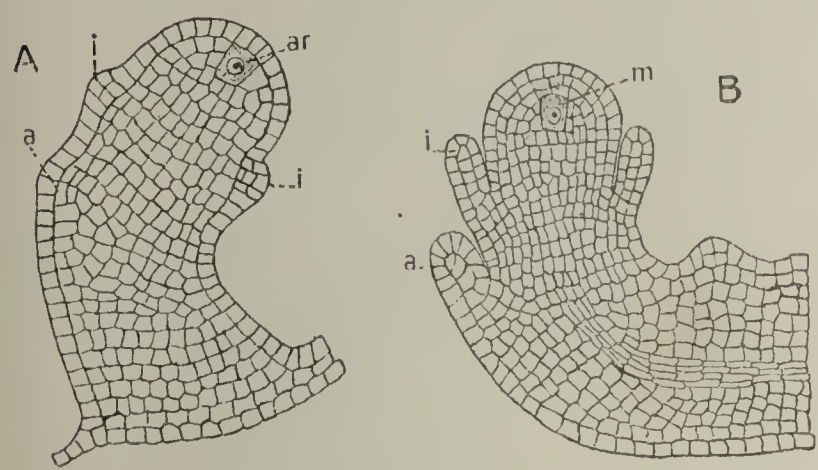

Fig. 37.

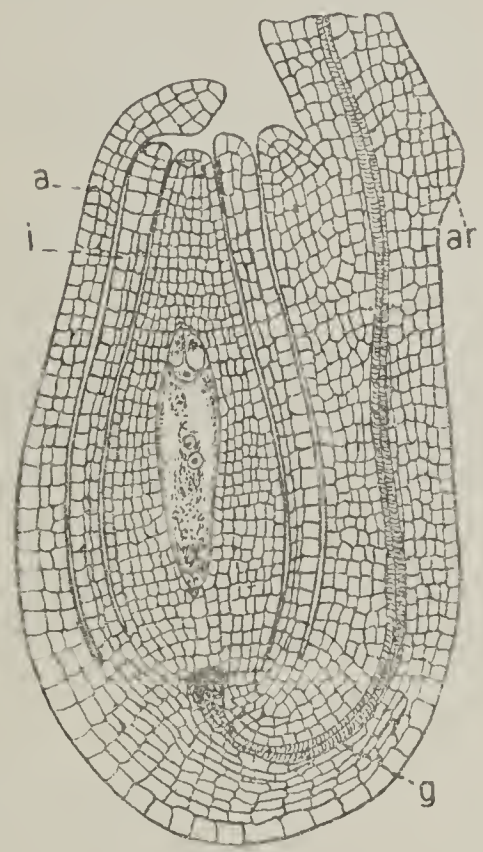

Fig. 38.

Fig. 37 A u. B. Passiflora impératrice Eugénie. *i* inneres Integument; *a* äußeres Integument; *as* Archespor; *m* Sporenmutterzelle.

Fig. 38. Passiflora trifasciata. Samenanlage im befruchtungsreifen Stadium. *a* äußeres, *i* inneres Integument; *ar* Arillusanlage; *g* Gefäßbündel.

Auch ist das Integument gewöhnlich nicht auf dem ganzen Umfang der Samen gleich stark entwickelt, so daß ein und derselbe Same an der einen Partie zwei oder drei an einer anderen Stelle vier Lagen zeigen kann. Diese Erscheinung zeigt sich auch bei Adenia auf späteren Entwicklungsstadien. Das innere Integument weist ebenfalls zwei oder drei Zellreihen auf, jenachdem die Epidermis ungeteilt bleibt oder sich teilt. In dieser Dicke wachsen beide Integumente gleichzeitig mit dem Nucellus heran.

dessen Scheitel schließlich vom äußeren überragt wird (Fig. 38). Rücksichtlich des Ursprunges zeigt uns die Entwicklungsgeschichte auch, daß beide Integumente lediglich aus dem Dermatogen hervorgegangen sind.

Gleichzeitig mit der beginnenden Integumententwicklung tritt in der hypodermalen Schicht des Nucellusscheitels das Archespor auf. Die daraus hervorgehende Sporenmutterzelle wird durch 12—15 Schichtzellen in das Innere des Nucellus verlagert, wo sie 3—4 Sporenzellen erzeugt, von denen eine zum Embryosack wird, und zwar ähnlich wie bei Carica, bald die oberste, bald die untere. Die Entwicklung des Embryosackes ist eine normale.

Im Funiculus entwickelt sich in der gleichen Periode ein Gefäßbündel, das sich bis zur Chalaza fortsetzt. Am äußeren Umfang des Funiculus tritt zur Zeit der Befruchtungsreife in der Höhe des Nucellusscheitels ein Ringwulst auf, die Anlage des Arillus, der später eine Hülle um den ganzen Samen bildet. Die ersten Anfänge hierzu zeigen sich auf der der Samenanlage abgekehrten Seite (Fig 38).

2. Die Entwicklung nach der Befruchtung.

Die Befruchtung verläuft in normaler Weise; sie wird durch einen kräftig entwickelten Pollenschlauch vermittelt, der durch die Mikropyle eindringt. Die erste Folge der Befruchtung ist eine bedeutende Vergrößerung des Embryosackes, der sich rasch bis zur Chalaza ausdehnt. Zugleich treten in seinem Inneren zahlreiche freie Endospermkerne auf, in dichtes Plasma eingebettet. Zellwände werden erst später angelegt. Die fertigen Endospermzellen sind überall ganz gleichmäßig ausbildet und von gleichdichtem Inhalt erfüllt im Gegensatz zu jenen der Cucurbitaceen, die an der Peripherie viel kleiner und dichter sind als in der inneren Partie des Embryosackes. Dagegen erinnern Embryosack und Endosperm in ihrem Verhalten wie ihrem ganzen Aussehen sehr an die Caricaceen.

Genau wie dort wird auch der Nucellus allmählich vom Endosperm ganz aufgezehrt bis auf ein paar zusammengepreßte Membranen. Der Embryo bleibt lange Zeit klein und beginnt erst nach reichlicher Endospermbildung lebhaft zu wachsen. Das Endosperm wird von ihm nur zu einem Teile aufgezehrt, so daß er im reifen Samen noch von einer dicken Schicht desselben umgeben ist. Der fertige Embryo ist gerade gestreckt und ähnlich gebaut wie bei Carica; er besitzt eine lange Radicula und lamellige Kotyledonen. Die Antipoden sind schon zur Zeit der Befruchtung verschwunden, und auch die Synergiden haben keinen langen Bestand.

Die Veränderung der Integumente besteht hauptsächlich in Vergrößerung und Verdickung der Zellen. Vor allem strecken sich die Epidermiszellen bei vielen Gattungen stellenweise bedeutend nach innen

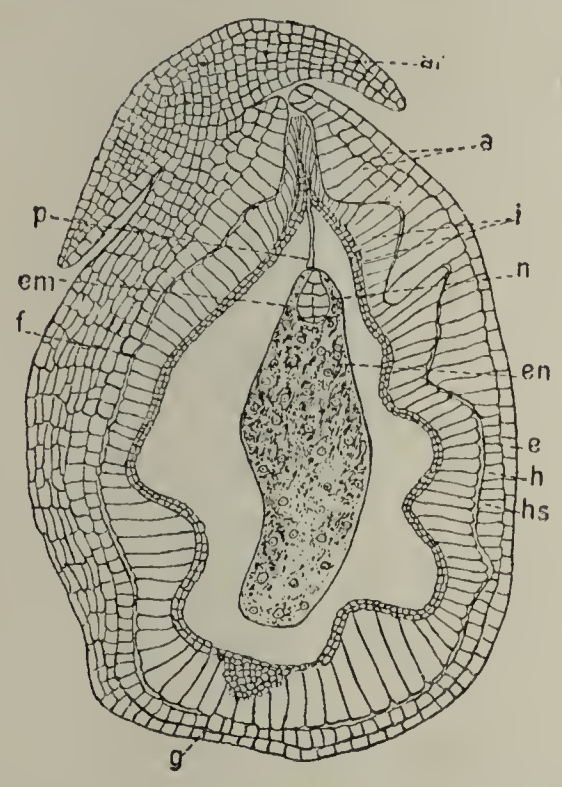

Fig. 39. Passiflora suberosa. Vorgeschritteneres Stadium nach der Befruchtung. *ar* Arillus; *a* äußeres, *i* inneres Integument; *n* Nucellus; *en* Endosperm am Embryo; *p* Pollenschlauch; *e* Epidermis; *h* hypodermale Schicht, in der oberen Partie (bei *a*) geteilt; *hs* Anlage der Hartschicht im inneren Integument; *f* Funiculus; *g* Gefäßbündel.

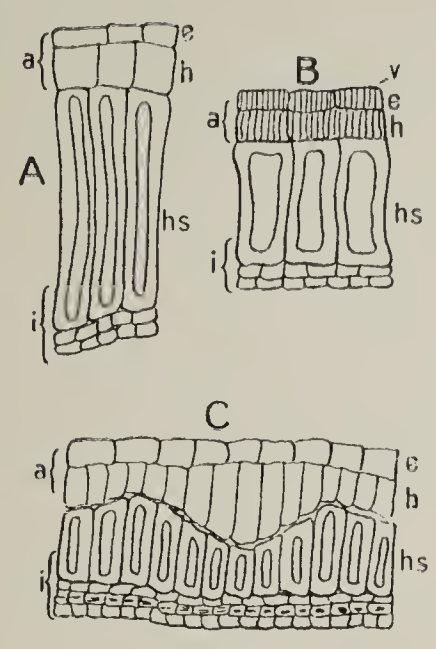

Fig. 40. Passiflora. Querschnitt durch die Samenschale. A P. foetida; B P. hirsuta; C P. cuprea. *a* äußeres, *i* inneres Integument; *e* Epidermis des äußeren Integuments; *h* hypodermale Schicht und zugleich innere Epidermis des äußeren Integuments; *hs* Hartschicht.

zu und erzeugen so auf dem ganzen Umfang des Samens grubige Vertiefungen (Fig. 39 und 40). Die langgestreckten Zellen können

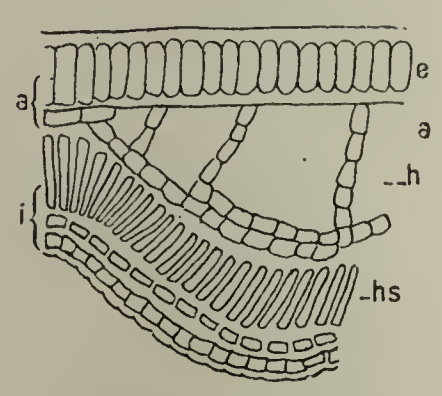

Fig. 41. Adenia venenata. Samenschale im Querschnitt. Nach Engler, Passifloraceae africanae. *a* äusseres, *i* inneres Integument; *h* hypodermale Schicht; *hs* Hartschicht.

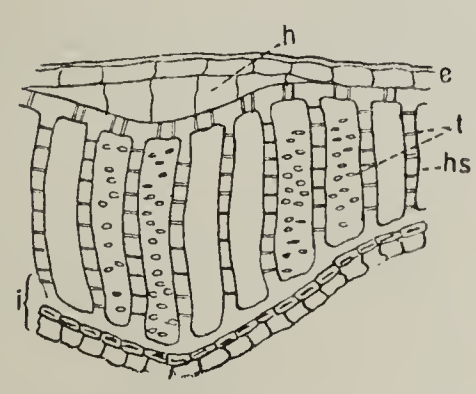

Fig. 42. Paropsia obscura. Querschnitt durch die reife Samenschale. Äußeres Integument *a* stellenweise nur aus der Epidermis bestehend, jedenfalls infolge Rückbildung der hypodermalen Schicht *h*; *t* Tüpfel.

ungeteilt bleiben oder sich ein bis mehrmals teilen (Adenia Fig. 41). In jedem Falle bilden sie mit der ungeteilten Epidermis eine Sarkotesta,

ähnlich jener der Caricaceen. Bei Adenia sollen die Zellen der grubigen Vertiefungen nach Engler-Prantl schon als Sarkotesta ausgebildet sein, was indes keineswegs auffallend ist, sondern ganz dem Verhalten der gleichen Zellage bei Carica entspricht, indem dieselbe an den Stellen, wo die Zellen langgestreckt und ungeteilt sind, den Charakter der Sarkotesta zeigt, und an jenen, wo durch Teilung mehrere Zellen entstanden sind, den der Sklerotesta.

Zu beachten ist noch, daß eigentliches inneres Gewebe und damit eine eigentliche hypodermale Schicht im äußeren Integument nur bei jenen Gattungen vorhanden ist, deren äußeres Integument mehr als zwei Zellagen umfaßt. Bei den übrigen hat die innere Epidermis die Aufgabe der hypodermalen Zellen übernommen (Fig. 42). Beide Schichten der Sarkotesta können fadenförmige oder auch starke Verdickungen in den Wänden aufweisen oder unverdickt sein (Fig. 40).

Das innere Integument bildet sich vor allem dadurch weiter, daß die äußere seiner drei Zellagen entsprechend den Buchten und Vorsprüngen sich bald mehr, bald weniger stark radial streckt und zur eigentlichen Hartschicht wird. Ihre Zellwände verdicken sich allmählich sehr bedeutend und stehen miteinander nur durch außerordentlich zahlreiche Tüpfel in Verbindung. Die Zellen der zweiten Lage bleiben klein, weisen dichten Inhalt auf und zeigen schwach verdickte Wände; jene der dritten Lage sind ebenfalls klein, verlieren aber ihren Inhalt und werden zusammengedrückt.

Der Nucellus wird, wie bereits erwähnt, durch das stark entwickelte Endosperm bis auf ein dünnes Häutchen aufgelöst. Der Arillus entwickelt sich gegen die Reife des Samens zu einer häutigen, mehrschichtigen Hülle, die den Samen von der Mikropyle an gegen die Chalaza hin mehr oder weniger weit umgibt.

D. Die Samenentwicklung der Aristolochiaceen.

1. Die Entwicklung vor der Befruchtung.

Die Samenanlagen der Aristolochiaceen entstehen an sechs parietalen Plazenten, die aus den Rändern ebenso vieler Fruchtblätter des unterständigen Fruchtknotens hervorgehen. Die Plazenten können entweder frei in der Höhlung des Fruchtknotens enden, so daß dieser einfächerig bleibt, oder in der Mitte verwachsen, wodurch fünf Fächer gebildet werden. Ersteres finden wir bei Aristolochia, clematitis und gigas letzteres bei Asarum sowie bei Aristolochia brasiliensis und fimbriata. Doch dringen auch bei Aristolochia clematitis und gigas die

Plazenten sehr häufig soweit ins Innere vor, daß sie sich berühren oder zum Teil sogar leicht verwachsen, so daß sich direkt der Übergang vom einfächerigen zum mehrfächerigen Fruchtknoten feststellen läßt.

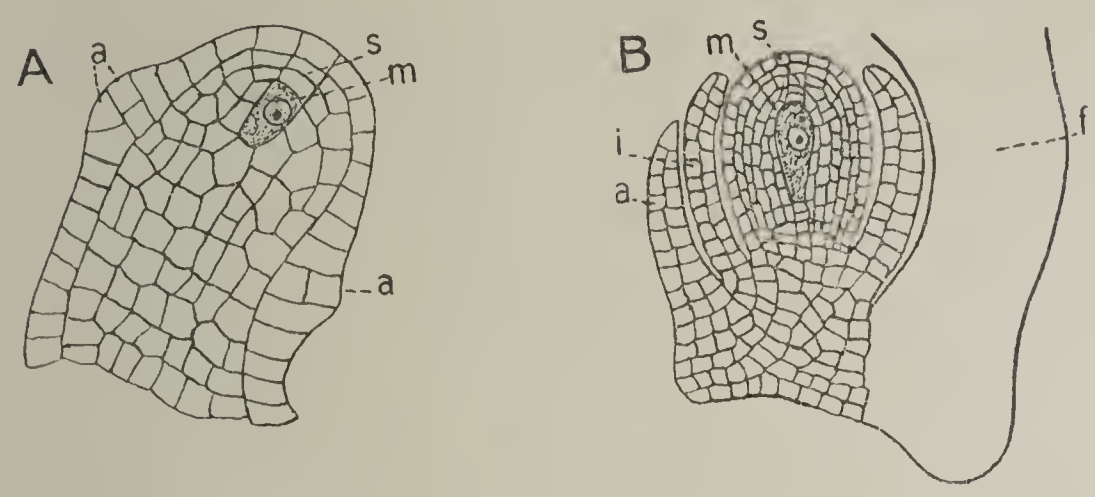

Fig. 43. Aristolochia clematitis. Integumententwicklung. A Anlage des äußeren Integuments. B Beide Integumente angelegt, doch das innere auch noch zweilagig.

Die Samenanlagen werden in je einer Reihe an jedem der beiden Plazentenschenkel angelegt, doch wird bei Asarum nur an jedem Schenkel ein einziger Same ausgebildet, so daß jedes Fach zwei Samen enthält, ja häufig sind einzelne Schenkel auch ohne Samen. Bei Aristolochia wird in jedem Fach bzw. jeder Kammer (bei Nichtverwachsung) eine lange Reihe von Samen ausgebildet, die entweder von einem der beiden Schenkel entspringen oder von beiden abwechselnd, in welch letzterem Falle die eine Reihe zwei wegen Raummangels ineinander geschobenen Reihen entspricht.

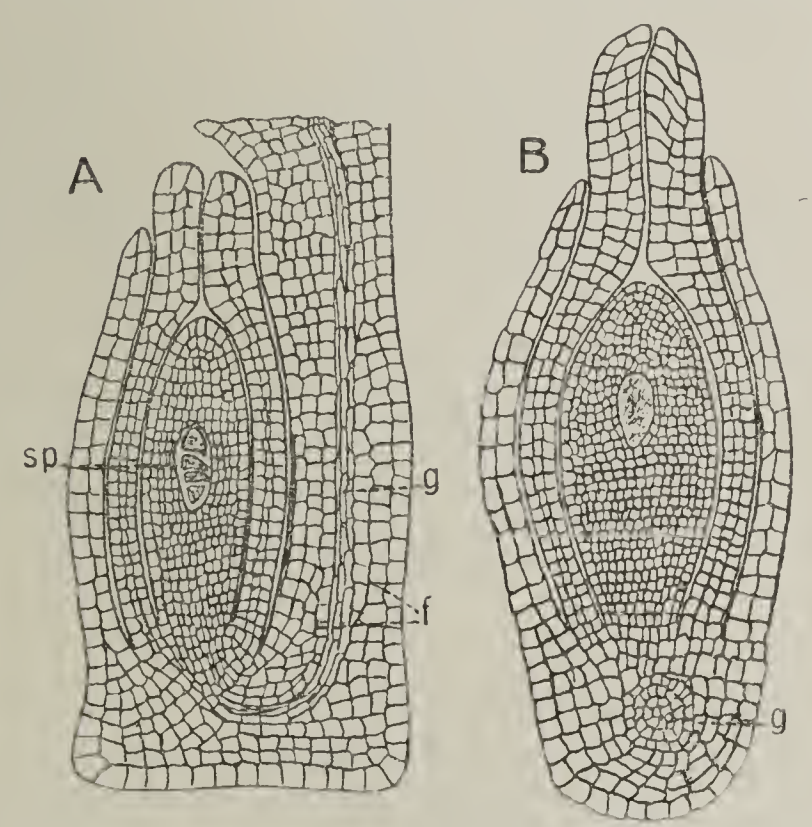

Fig. 44. Aristolochia clematitis. A Längsschnitt durch die Schmalseite der Samenanlage mit Funiculus (*f*); B durch die Breitseite. *g* Gefäßbündelanlage; *sp* Sporenzellen.

Ihrem Aufbau nach sind die Samen anatrop, mit Rücksicht auf ihre Stellung im Fruchtknoten apotrop. Sie besitzen zwei Integumente und einen dicken Nucellus mit einer Kalotte über dem Embryosack. Von den beiden Integumenten tritt an der jungen Samenanlage zuerst das äußere auf, das aus zwei Zellen des Dermatogens hervorgeht und nur zwei Zellreihen umfaßt (Fig. 43). Nur an der Basis kann es durch

Spaltung einer der beiden Zellagen mehrschichtig sein. Nach kurzer Zeit legt sich in gleicher Weise das innere Integument an, das zunächst auch aus zwei Zellagen besteht, bald aber durch Längsteilung eine dritte erhält; die oberste Partie kann sogar mehr Teilungen erfahren.

Beide Integumente wachsen hierauf gleichmäßig mit dem Nucellus heran, dessen konischen Scheitel sie zuletzt überdecken, das innere ragt hierbei noch etwas über das äußere empor (Fig. 44). Etwa gleichzeitig mit den ersten Spuren eines Integumentes tritt im Nucellusscheitel das Archespor auf. Die daraus hervorgehende Sporenmutterzelle wird durch etwa 6—10 Schichtzellen in das Innere verlagert und bildet dort vier Tochterzellen (Fig. 44), von welchen die oberste wie die unterste zum Embryosack werden kann. Die Entwicklung des Embryosackes vollzieht sich in der gewöhnlichen Weise.

Der Nucellus entwickelt sich mit dem Funiculus vor allem in die Breite, weniger in die Tiefe, so daß die Samenanlage dorsiventral abgeplattet wird (Fig. 44 u. 47). Im Inneren des breiten Funiculus bildet sich in dieser Periode ein kräftiges Gefäßbündel aus, das bis zur Chalaza vordringt.

2. Die Entwicklung nach der Befruchtung.

Die Befruchtung selbst zeigt nichts Ungewöhnliches, sie wird durch einen verhältnismäßig schwachen Pollenschlauch bewirkt, der durch die Mikropyle eindringt. Die erste Veränderung nach der Be-

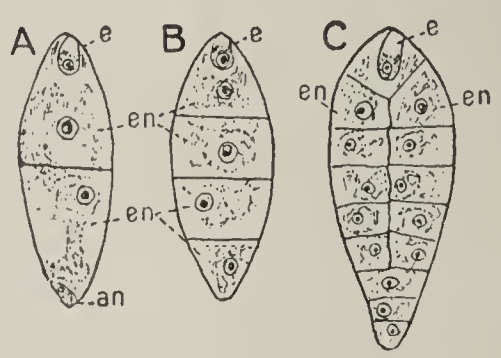

Fig. 45.

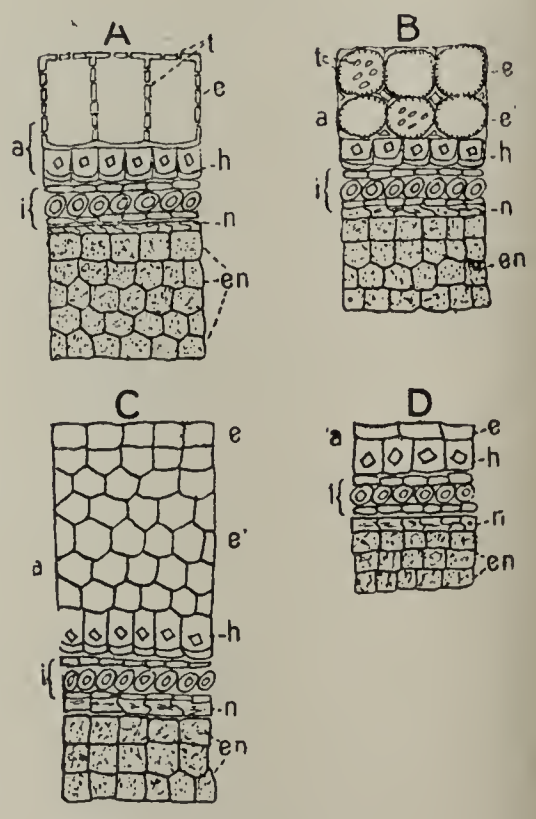

Fig. 46.

Fig. 45. Aristolochia clematitis. Drei Stadien der Endospermentwicklung. *e* Eizelle; *an* Antipoden; *en* Endospermzellen.

Fig. 46. Verschiedene Integumententwicklung der Aristolochiaceen nach der Befruchtung. A u. B Aristolochia fimbriata; C Aristolochia gigas; D Asarum europaeum. *e* Epidermis; *h* ursprüngliche hypodermale Schicht = innere Epidermis des äußeren Integuments (*a*); *e'* aus der Epidermis hervorgehende hypodermale Schicht; *i* inneres Integument; *n* Nucellusrest; *en* Endosperm; *t* Tüpfel.

fruchtung besteht in einer bedeutenden Vergrößerung des Nucellus und des Embryosackes. Im Inneren des letzteren bildet sich Endosperm, doch nicht durch freie Kernteilung, sondern in der Weise, daß auf jede Kernteilung sofort die Bildung einer Wand erfolgt (Fig. 45). Hierbei wird der Inhalt des Embryosackes zuerst durch eine Querwand in der Mitte in zwei Zellen geteilt, deren jede sich dann in gleicher Weise fortteilt, bis der ganze Embryosack von kleinzelligem Endosperm erfüllt ist. Durch dessen Weiterentwicklung wird das ganze Nucellusgewebe aufgezehrt bis auf geringe häutige Reste. Der Embryo wächst nur langsam und zehrt nur einen geringen Teil des Endosperms auf.

In der Weiterbildung der Integumente zeigen die einzelnen Gattungen und Arten eine kleine Verschiedenheit. Sie stimmen nur völlig überein hinsichtlich des inneren Integumentes, das bei der Dreizahl der Zellagen stehen bleibt oder sich in der mittleren Lage noch einmal teilt. Was die Form betrifft, so haben sich die Zellen der mittleren Schicht tangential gestreckt, die der inneren und äußeren in sagittaler Richtung. Sämtliche Zellagen werden schließlich stärker verdickt und bilden zusammen die Hartschicht (Fig. 46).

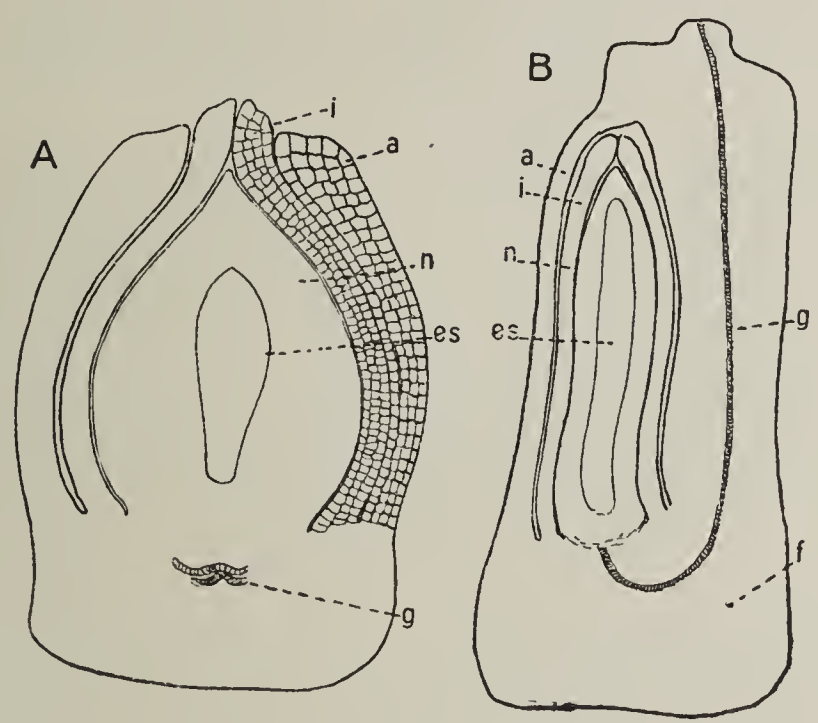

Fig. 47. Aristolochia clematitis. Längsschnitt durch eine Samenanlage nach der Befruchtung. A Breitseite; B Schmalseite mit Funiculus. *a* äußeres Integument mit Epidermisteilungen; *i* inneres Integument; *n* Nucellus; *es* Embryosack mit Endosperm; *f* Funiculus; *g* Gefäßbündel.

Im äußeren Integument erzeugt die innere Zellreihe bei allen Gattungen und Arten in ihrem Inneren einen Kristallwürfel, die Epidermis aber wird verschieden ausgebildet (Fig. 46). Bei Asarum besteht sie aus tangential gestreckten Zellen, die sich nicht weiter teilen, bei Aristolochia dagegen ist sie durchweg radial gestreckt und wird durch Teilungen auf beiden Schmalseiten zu einer Schicht von 2—12 Lagen polygonaler Zellen, wodurch eine Art Saum gebildet wird (Fig. 47 A). Die Zahl dieser Zellen wechselt bei den verschiedenen Arten; so zeigt Aristolochia fimbriata zwei Lagen, Ar. gigas deren 8—12. Bei Ar. gigas greifen diese Teilungen auch anf die Breitseiten des Samens

über, treten also auf dem ganzen Umfang auf. In ihrer Weiterentwicklung werden sie stark verdickt und durch zahlreiche Tüpfel durchbrochen, teilweise auch als Ölzellen ausgebildet.

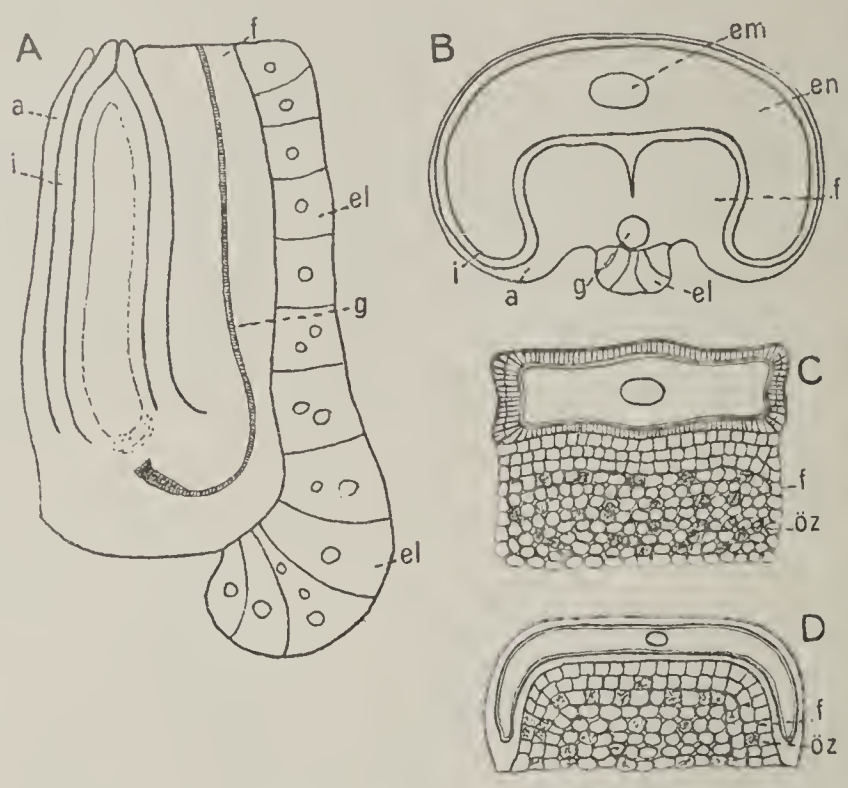

Fig. 48. Ölkörper. A u. B Asarum europaeum im Längs- bzw. Querschnitt; C Querschnitt von Aristolochia fimbriata; D von Aristolochia Sipho. *f* Funiculus; *el* Elaiosom; *öz* Ölzellen; *em* Embryo; *en* Peri- und Endosperm; *a* äußeres, *i* inneres Integument.

Noch weit zahlreicher treten solche Ölzellen im Funiculus auf, wie die Fig. 48 zeigt. Ob der Funiculus von Aristolochia wegen dieses Ölgehaltes dieselbe Rolle spielt wie das Elaiosom von Asarum ist nicht erforscht. Die Ausbildung des Ölkörpers ist in jedem Fall bei Asarum eine ganz andere, indem er uns hier als ganz eigenes Gebilde in Form eines Saumes aus 3—5 Reihen sehr großlumiger, ölreicher Zellen im Rücken des Funiculus entgegentritt. Daß dieses Elaiosom den Ameisen als beliebte Nahrung dient und so zur Verbreitung der Samen beiträgt, steht fest.

E. Die Samenentwicklung der Loasaceen.

I. Die Entwicklung der Loasaceensamen im allgemeinen.

1. Die Entwicklung vor der Befruchtung.

Meine Darlegung in diesem wie in den folgenden Abschnitten erstrecken sich auf Loasa vulcanica, L. hispida und L. tricolor, Cajophora latiricia, Blumenbachia Hieronymi, Mentzelia aurea, albescens und Gonsatti und Gronovia scandens. Wie bereits erwähnt habe ich dabei zum Teil die nicht veröffentlichten Untersuchungen und Zeichnungen von Ilse Floercke verwertet; das trifft vor allem für die Gattungen Mentzelia und Gronovia zu, die mir nicht zur Verfügung standen.

Die Samenanlagen der Loasaceen entstehen gewöhnlich sehr zahlreich und in zwei oder mehrere Reihen angeordnet an drei oder fünf parietalen Plazenten, die teilweise durch Spaltung am Ende ihre Bildung aus je zwei Fruchtblatträndern deutlich erkennen lassen. Nur die Gattung

Gronovia erzeugt nur eine einzige Placenta mit einer einzigen Samenanlage. Die Plazenten springen mehr oder weniger tief in die Fruchtknotenhöhle vor, verwachsen jedoch niemals in der Mitte, so daß der Fruchtknoten stets einfächerig bleibt. Durch ihre Spaltung und kräftige Entwicklung erinnern sie sehr an jene der Cucurbitaceen.

Die Samen sind ihrem Aufbau nach anatrop, in bezug auf ihre Stellung im Fruchtknoten apotrop. Nach der Zahl der Integumente und der Beschaffenheit des Nucellus gehören sie zu Warming's monochlamydem leptosporangiaten Typus, d. h. sie besitzen einen dünnen Nucellus und nur ein Integument, das jedoch kräftig entwickelt ist. Der Nucellus besteht gewöhnlich nur aus einer zentralen Zellreihe und einer ein- bis zweilagigen Hülle, nur die basale Partie zeigt in der Regel mehrere langgestreckte, schmale Zellreihen, die als Leitungsgewebe fungieren. Diese Schichten werden von Anfang an angelegt und erfahren keine Vermehrung im Laufe der Entwicklung.

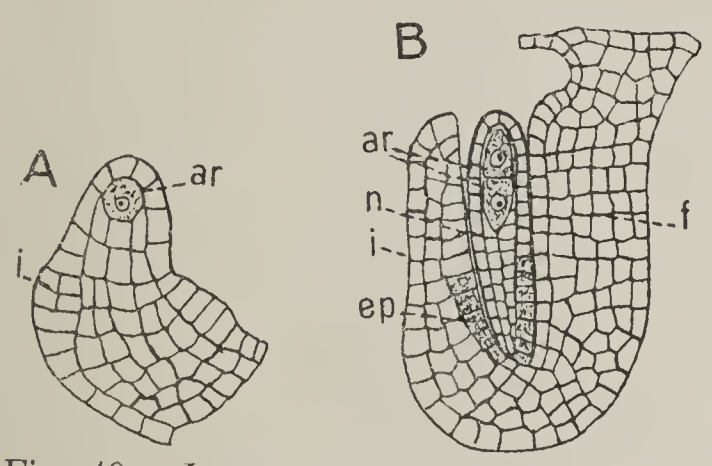

Fig. 49. Loasa vulcanica. A Samenanlage zur Zeit der Integumentanlage; B zur Zeit der Tetradenbildung. *as* Archespor; *i* Integument; *ep* Epithel; *n* Nucellus; *f* Funiculus.

Das Integument entsteht an der jungen Samenanlage als ein Ringwulst von zwei Zellagen (Fig. 49 A). Noch ehe es in die Höhe zu wachsen beginnt, wird es durch Längsteilung der Epidermis dreireihig, und in dieser Stärke wächst es über den Nucellusscheitel empor, den es zur Zeit der Tetradenbildung erreicht (Fig. 49 B). Damit ist jedoch das Wachstum des Integumentes keineswegs abgeschlossen; es wächst vielmehr noch bedeutend in die Länge, so daß es zuletzt den ausgewachsenen Nucellus noch um die Hälfte der ganzen Länge überragt. Dadurch wird ein außerordentlich langer Mikropylkanal erzeugt, der allerdings in seinem unteren Teil alsbald durch den herauswachsenden Embryosack ausgefüllt wird (Fig. 50). In seiner oberen Partie wird er etwas nach auswärts gekrümmt, oder sogar stumpf- bis spitzwinklig aufgebogen (Fig. 52).

Auch in die Dicke wächst das Integument durch Teilungen der Epidermis wie des Innengewebes, so daß es schließlich 10—17 Zellagen aufweist. Von diesen Zellen beginnen jene der innersten Schicht sich bald zu differenzieren. Sie füllen sich dicht mit körnigem Inhalt, strecken sich stark in radialer Richtung und zeigen sehr vergrößerte Kerne, sie

bilden sich zu einem Epithel um (Fig. 50 *ep*). Diese Umbildung erstreckt sich schließlich von der Basis aus allmählich bis zum Scheitel des Nucellus, während die Mirkopylepidermis diesen Epithelcharakter nicht annimmt. Worin die Bedeutung dieses bei den Sympetalen fast allgemein vorhandenen Epithels liegt, darüber sind die Meinungen geteilt. Indes wird uns ein späteres Entwicklungsstadium hierüber ein besseres Urteil ermöglichen.

Mit dem Integument verdickt sich auch der Funiculus. Ein Gefäßbündel wird nicht ausgebildet; der Nährstrom wird durch die Zellen des Funiculus in den Samen eingeleitet und vorübergehend in Nährgeweben gespeichert, die sich in den inneren Partien des Integumentes bilden.

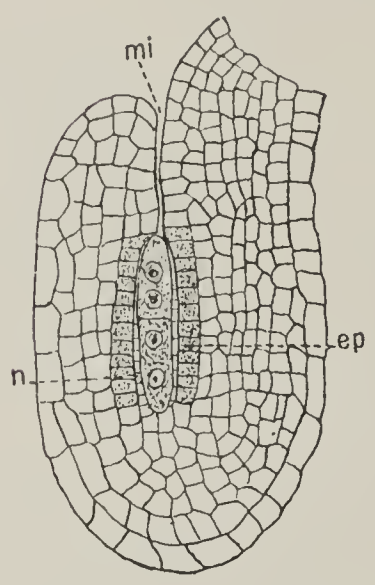

Fig. 50. Loasa vulcanica. Samenanlage zur Zeit der Tetradenbildung. *mi* Mikropylkanal; *ep* Epithel; *n* Nucellusrest.

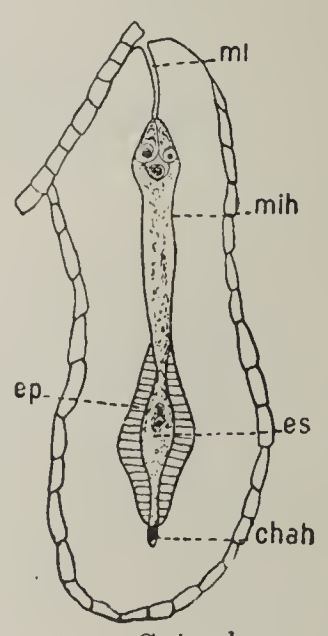

Fig. 51. Cajophora latricia. *mih* in die Mikropyle eingedrungene Embryosackpartie (Anlage des Mikropylhaustoriums); *chah* in die Chalaza eingedrungene Embryosackpartie (Anlage des Chalazahaustoriums); *mi* Rest des Mikropylkanals.

Etwa gleichzeitig mit dem Integument tritt im Nucellus das Achespor auf. Es geht aus der hypodermalen Zelle, der obersten Zelle des zentralen Stranges, hervor und wandelt sich, ohne Schichtzellen zu bilden, direkt in die Sporenmutterzelle um (Fig. 49). Diese erzeugt nach entsprechendem Wachstum gewöhnlich vier Tochterzellen (Fig. 50), deren oberste zum Embryosack wird. Nicht selten können auch zwei Archespor- oder Sporenmutterzellen nebeneinander beobachtet werden, die Tetraden erzeugen, doch entwickelt sich in diesem Falle auch nur ein normaler Embryosack.

Der junge Embryosack verdrängt rasch seine Schwesterzellen, streckt durch sein Wachstum auch die Epidermis des Nucellus, die sich nicht mehr teilt, in tangentialer Richtung und zehrt sie schließlich auf, so daß er bald direkt von dem erwähnten, aus dem Integument hervorgegangenen Epithel umschlossen wird (Fig. 51). Die Bildung des Eiapparates und der Antipoden geht in normaler Weise vor sich. Nachher zeigen sich aber auffallende Erscheinungen. Beim Weiterwachsen

bohrt sich der Embryosack in den Mikropylkanal ein, den er durch Auflösen der anliegenden Zellen mehr oder weniger stark erweitert (Fig. 52). Da hierbei oft eine kurze Anfangsstrecke durch kutinisierte Wände der Auflösung widersteht, so entsteht in diesen Fällen eine Art schmaler Verbindungsbrücke zwischen dem ursprünglichen Embryosack und der folgenden, als Mikropylhaustorium zu bezeichnenden, bauchigen Ausstülpung (Fig. 53 A und B). In ähnlicher Weise dringt der Embryosack in das Nährgewebe der Chalaza ein, um besonders nach der Befruchtung als Haustorium zu wirken. In beschränktem Maße scheint er diese Tätigkeit auch vor der Befruchtung auszuüben. Darauf deutet die Auflösung des Nährgewebes an der Chalaza hin im Zusammenhalt mit den stark vergrößerten Antipoden bei Mentzelia Gonsatti. Daß es sich bei diesen haustorialen Kernen wirklich um die Antipoden handelt, ist durch das betreffende Entwicklungsstadium, das eine Befruchtung ausschließt, zweifelsfrei nachgewiesen.

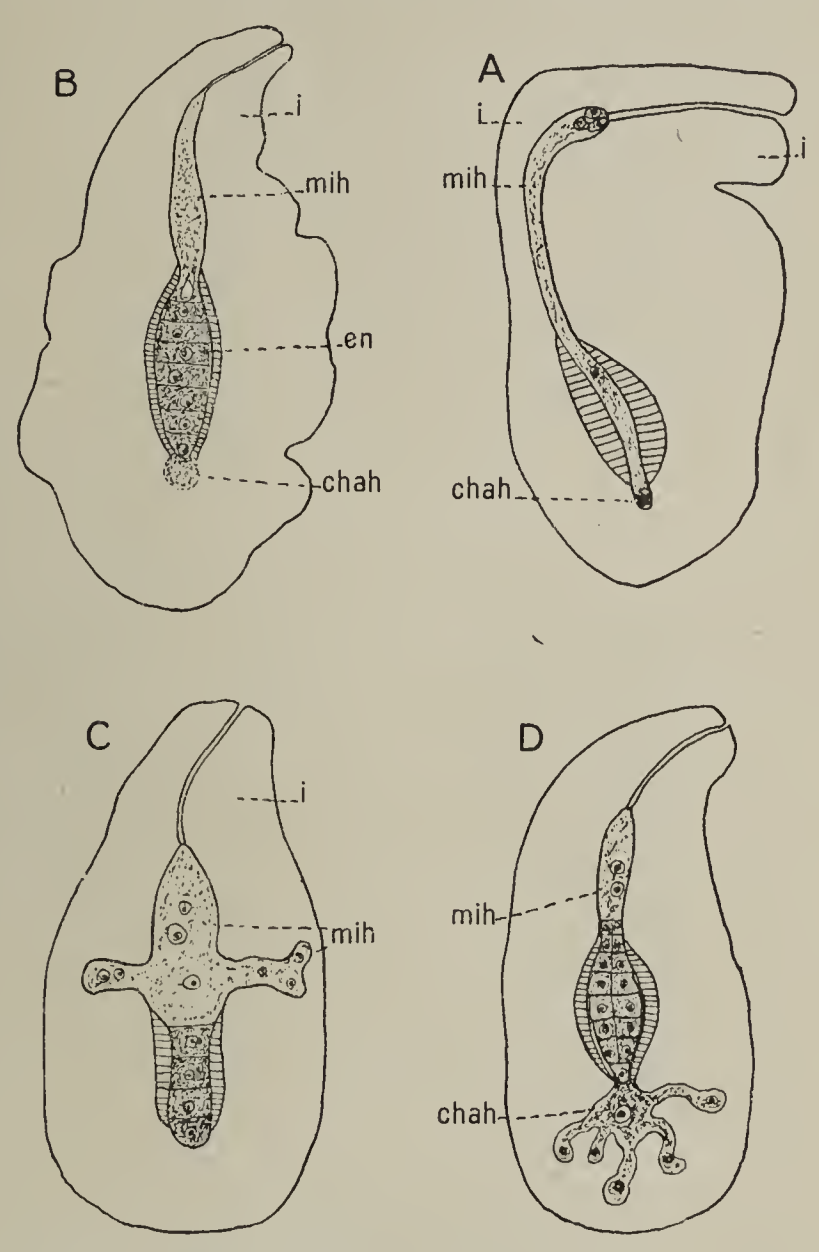

Fig. 52. Samenanlage zur Zeit der Haustorienbildung. A Loasa tricolor (Anfangsstadium); B Mentzelia aurea; C Loasa hispida; D Blumenbachia Hieronymi (weiter fortgeschritten). *mih* Mikropylhaustorium; *chah* Chalazahaustorium; *i* Integument.

Die haustorialen Ausstülpungen des Embryosackes können einheitlich bleiben oder sich auch in mehrere Arme teilen. So weist Cajophora keine Verzweigung der Haustorien auf, Blumenbachia zeigt solche an der Chalaza, Gronovia und Loasa tricolor an der Chalaza und Mikropyle bis gegen den Funiculus. Mir scheint dieses verschiedene Verhalten mit dem kräftigen Wachstum des Embryos einerseits und dem verschieden starken Widerstand des umgebenden Gewebes andererseits zusammenzuhängen, wie ich das auch für das analoge Verhalten des Pollenschlauches bei den Cucurbitaceen angenommen habe. Durch das

Auswachsen des Embryosackes in die Mikropyle wird auch die Lage des Eiapparates beeinflußt. Er wandert bei Loasa, Cajophora, Blumenbachia und Mentzelia Gonsatti in den Auswuchs, bei Gronovia, Mentzelia aurea und albescens soll er nach Floercke im ursprünglichen Embryosack bleiben. Da mir diese Arten nicht zur Verfügung standen, kann ich nicht entscheiden, ob es sich hierbei um eine feststehende Eigentümlichkeit der Art oder nur um individuelle Abweichungen handelt.

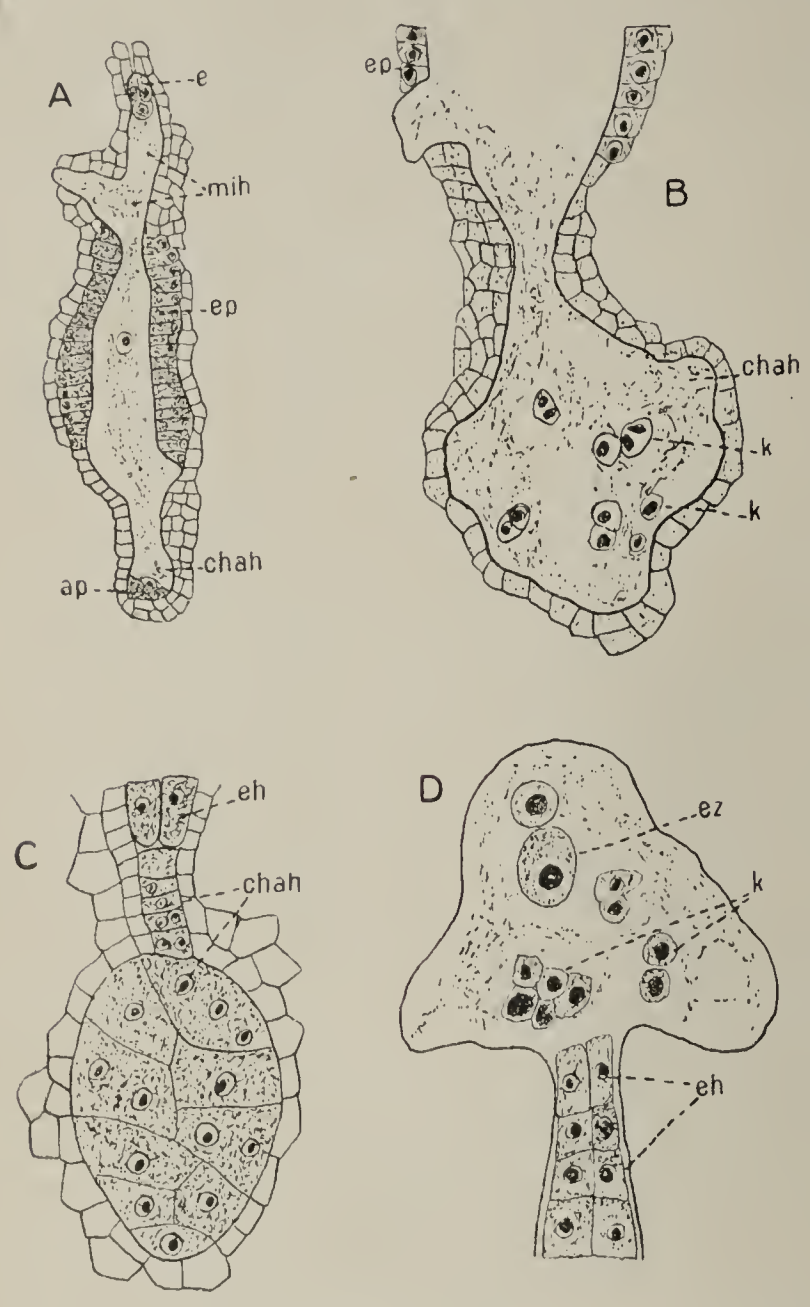

Fig. 53. Haustorienentwicklung. A Loasa tricolor, befruchtungsreifer Embryosack; B Loasa tricolor nach der Befruchtung, Chalazahaustorium, Haustorialkerne *k* frei; C Mentzelia Gonsatti, Chalazahaustorium, Haustorialkerne teilweise mit Wänden umgeben; D Loasa vulcanica, Mikropylhaustorium, freie Haustorialkerne, doch beginnende Wandbildung. *mih* Mikropylhaustorium; *chah* Chalazahaustorium; *ep* Epithel; *e* Eiapparat; *ap* Antipoden; *ez* befruchtete Eizelle in Ruhe; *eh* haustoriale Endospermzellen.

2. Die Entwicklung nach der Befruchtung.

Die Befruchtung wird in normaler Weise durch einen ziemlich kräftigen Pollenschlauch bewirkt, doch hat Floercke einmal auch an unaufgeblütem Material von Gronovia scandens Endospermbildung beobachtet, was auf Kleistogamie oder Apogamie hinweisen würde; zur sicheren Feststellung der Verhältnisse wären noch weitere Untersuchungen notwendig. Die erste Folge der Befruchtung ist die Weiterentwicklung der Haustorienanlagen und die Bildung von Endosperm. Es teilt sich zunächst der befruchtete sekundäre Embryosackkern, der aus der Verschmelzung der beiden Polkerne hervorgegangen ist. Seine Abkömmlinge verteilen sich sogleich auf die einzelnen Partien des Embryosackes, den primären Embryosack und die haustorialen Ausstülpungen. Diese Ausstülpungen nehmen jetzt bedeutend an Größe zu und können besonders an der Mikropyle und Chalaza geradezu riesige Dimensionen annehmen.

Ihr Inneres ist reichlich mit Zellsaft erfüllt und von kräftigen Plasmasträngen durchzogen. Gleichzeitig werden durch wiederholte Teilung des einen Kernes mehrere Endospermkerne erzeugt, die eine auffallende Größe annehmen, doch größtenteils frei im Plasma eingebettet bleiben, ohne sich mit einer Membran zu umgeben. Allerdings werden die großen Aussackungen auch vielfach durch unregelmäßige Wände in mehrere Räume abgeteilt, doch entstehen dadurch selten einkernige Zellen, vielmehr finden sich in jeder dieser Partien in der Regel mehrere freie Kerne. Es wird in diesen Haustorien auch nicht eigentliches Endosperm gebildet, ihre Aufgabe ist vielmehr, den benachbarten Nährgeweben des Integumentes das Nährmaterial zu entziehen und es vorübergehend für die kommende Embryoentwicklung zu speichern.

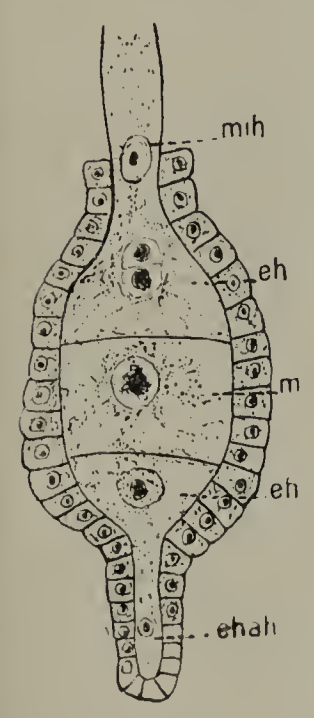

Fig. 54.

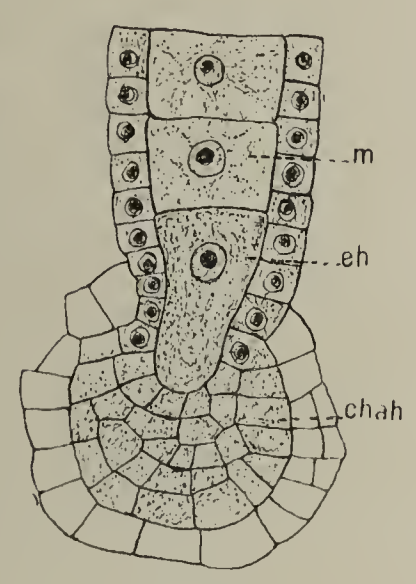

Fig. 55.

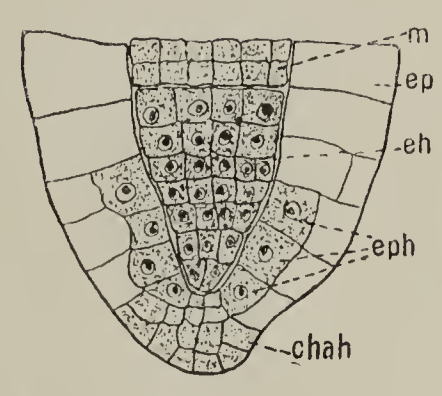

Fig. 56.

Fig. 54. Cajophora latiricia. Endospermbildung. *m* mittlere Endospermzelle, die das eigentliche Sameneiweiß liefert; *eh* die seitlichen Partien, aus denen die haustorialen Endospermzellen hervorgehen; *mih* Mikropylhaustorium; *chah* Chalazahaustorium.

Fig. 55. Loasa vulcanica. *eh* haustoriale Endospermzelle; *m* mittleres Endosperm; *chah* im Chalazahaustorium angehäuftes Nährmaterial.

Fig. 56. Loasa hispida. *cph* Epithelzellen mit haustorialem Charakter; *ep* Epithel; *eh* haustoriale Endospermzellen; *chah* im Chalazahaustorium gespeichertes Nährmaterial.

Anders verhalten sich die Endospermkerne in dem vom Epithel umgebenen Teil des Embryosackes (Fig. 54). Hier werden sie sogleich durch Querwände voneinander getrennt, wodurch ein einreihiges Endosperm entsteht; erst später werden die Zellen durch Wände in zwei aufeinander senkrecht stehenden Längsebenen geviertelt. Indes trägt auch dieses Endosperm nicht einheitlichen Charakter. Eigentliches Sameneiweiß geht nur aus der mittleren Partie hervor, die sich aus 1—2 Zellen in der Mitte bildet; die oberste und unterste Zelle erzeugen

je eine bis mehrere Lagen von Endospermzellen mit ebenfalls haustorialem Charakter, der besonders an ihren Endzellen hervortritt, die sich sehr stark strecken und in den Mikropyl- bzw. Chalazakanal hineinsenken (Fig. 55, 56 und 53C und D). Ihre Aufgabe ist es, die Baumaterialien des Mikropyl- und Chalazahaustoriums abzubauen und in sich aufzunehmen, bis sie vom eigentlichen, mittleren Endosperm aufgelöst und gleich den beiden Erstgenannten zusammengedrückt werden (Fig. 57—59).

Wir sehen also bei den Loasaceen drei Formen von Endosperm auftreten, jenes in den haustorialen Aussackungen, das an den Übergangsstellen befindliche mit haustorialem Charakter und jenes im primären Embryosack von gewöhnlichem Charakter.

Fig. 57.

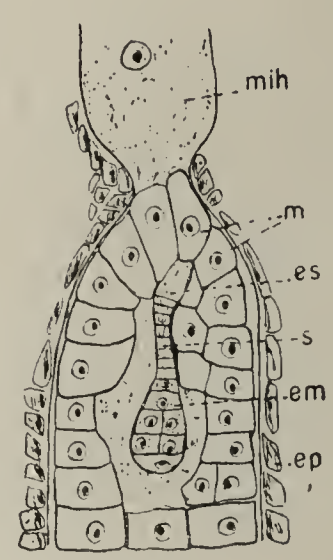

Fig. 58.

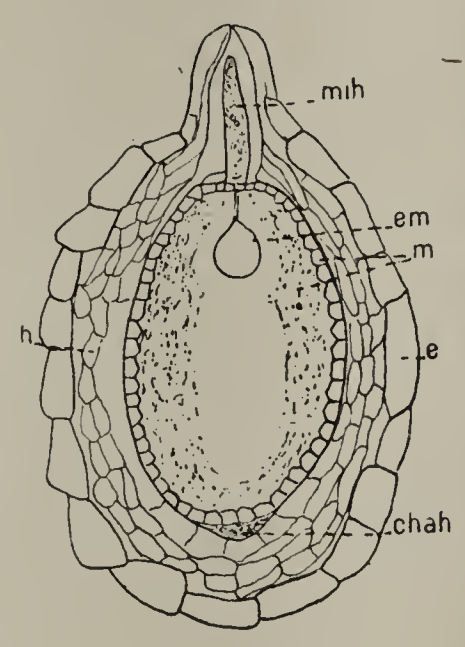

Fig. 59.

Fig. 57. Loasa hispida. *mih* Mikropylhaustorium mit gespeichertem Nährmaterial; *m* mittleres Endosperm, das die haustorialen Endospermzellen bereits verdrängt hat.

Fig. 58. Mentzelia Gonsatti. Embryoentwicklung. *es* Embryonalschlauch; *em* Embryo; *mih* Mikropylhaustorium; *m* mittleres Endosperm; *ep* Epithel, in Auflösung begriffen; *s* Suspensor.

Fig. 59. Cajophora latiricia. Vorgeschritteneres Entwicklungsstadium. *mih* Nährmaterialrest im Mikropylhaustorium; *chah* Rest des Chalazahaustoriums; *m* Endosperm; *em* Embryo; *e* Epidermis; *h* hypodermale Schicht, teilweise bereits aufgelöst.

Mit dem Wachstum des Endosperms ist natürlich auch eine Ausdehnung des Embryosackes verbunden. Das angrenzende Epithel folgt dieser Ausdehnung nicht mehr durch Vermehrung, sondern nur durch Vergrößerung seiner Zellen, wobei sich auch deren Kerne noch weiter vergrößern und inhaltsreicher werden. Hand in Hand damit geht die Auflösung der angrenzenden Integumentzellen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß dieselben durch Enzyme des Epithels aufgelöst werden und ihren Inhalt an die Epithelzellen abgeben. Bald nachher aber

verlieren auch diese ihren Inhalt wieder, sie erscheinen zunächst stark aufgetrieben, ihre Membranen verquellen und werden allmählich aufgelöst, ihr Verband wird gelockert und hört bald ganz auf, das Plasma vermindert sich immer mehr, bis zuletzt auch die Kerne und die letzten Membranreste verschwinden (Fig. 58 und 59). Sie werden durch die Hauptpartie des Embryosackes und teilweise auch durch kleinere Haustorien desselben aufgezehrt. Die Gesamtheit dieser Erscheinungen dürfte ein deutlicher Beweis sein, daß dem Epithel für die mittlere Partie der Samenanlage im wesentlichen die gleiche Funktion zukommt, wie dem Mikropyl- und Chalazahaustorium für die obere und untere Partie. Dieser Beweis wird noch verstärkt durch die Tatsache, daß bei Loasa hispida, bei der das Chalazahaustorium nur schwach entwickelt ist, die untersten Zellen — etwa drei Lagen übereinander — direkt wie die Endospermhaustorienzellen ausgebildet werden.

Die Eizelle verharrt nach der Befruchtung längere Zeit in Ruhe. Nachdem die Endospermentwicklung ziemlich weit vorgeschritten ist, wächst sie zunächst zu einem langen Embryonalschlauch aus, der in den Fällen, wo der Eiapparat in die Mikropyle eingewandert ist, durch das Mikropylhaustorium und das vorgelagerte Endosperm hindurchwächst und dann erst zu Teilungen schreitet, durch die ein Suspensor und der Embryo erzeugt werden. Der Embryo wächst heran durch Auflösung des umgebenden Endosperms, das mittlerweile durch zahlreiche Teilungen ein großer, kleinzelliger Körper geworden ist. Indes wird das Endosperm nur zu einem Teile aufgezehrt, so daß auch im reifen Samen noch mehrere Lagen davon vorhanden sind und zugleich eine Schutzschicht um den Embryo darstellen. Insbesondere wird die äußerste Endospermlage direkt als Schutzschicht ausgebildet, indem ihre Zellen dichteren Inhalt aufweisen und eine verdickte Außenmembran. Der reife Embryo zeigt eine gerade Radicula und zwei lamellige Kotyledonen. Der Suspensor und die Haustorien sind im Reifungsprozeß durch das Sameneiweiß zusammengedrückt worden, wodurch auch der Mikropylkanal verschlossen wurde.

Im Integument beschränken sich die Vorgänge nach der Befruchtung hauptsächlich auf die Veränderung und Ausgestaltung der Zellen. Zellvermehrung findet im Querdurchmesser überhaupt nicht mehr statt, nach der Längsrichtung nur interkalar in einer kleinen Zone um die obere Partie des Epithels herum. Das Schicksal des Epithels wurde bereits erwähnt, es wird im Laufe der Endospermentwicklung aufgezehrt. Auch der größte Teil der folgenden inneren Zellagen wird allmählich seines Inhaltes beraubt und aufgezehrt durch das Epithel, die Hau-

storien und den Embryosack selbst. Die äußersten 2—4 Lagen strecken sich mit der Epidermis zunächst bedeutend in die Länge, bis auch sie zuletzt ihres Inhaltes beraubt und zusammengedrückt werden. Nur die Epidermis erfährt eine kräftige Entwicklung, sie verkorkt ihre mit gehöften Tüpfeln ausgestatteten Zellwände und versieht sie mit kräftigen Verdickungsleisten, die gegen die Basis zu verzweigt sein können. Das Lumen der Zellen ist sehr groß, ihr Inhalt wird zur Verdickung im Reifungsprozeß gänzlich aufgebraucht, was sie sehr geeignet macht zur Wasserspeicherung für den Zweck der Keimung (Fig. 60).

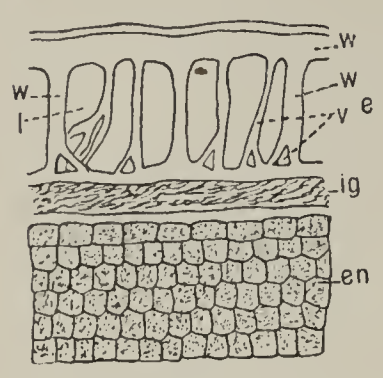

Fig. 60. Loasa vulcanica. Querschnitt durch die reife Samenschale. *e* Epidermis; *ig* Innengewebe; *en* Endosperm; *w* Zellwand; *l* Lumen; *v* Verdickungsleisten. Die Samenschale der übrigen Gattungen zeigt wesentlich dasselbe Bild.

Im reifen Zustand setzt sich demnach die Samenschale zusammen aus der großzelligen stark verdickten Epidermis und ein paar Reihen zusammengedrückter hypodermaler Zellen. In physiologischer Beziehung müssen wir dazu noch einige Lagen Endospermzellen rechnen, von denen die äußerste verdickte Wandungen aufweist, besonders auf der Außenseite, die an das Integument grenzt. Da der Embryo mit dem Endosperm im reifen Zustand den Raum der verdickten Zellen nicht ganz auszufüllen vermag, so sitzt der äußere, aus dem Integument hervorgegangene Teil der Samenschale, dem Samen gewöhnlich nur ganz lose auf, so daß er leicht verschoben oder der Embryo mit dem Endosperm herausgedrückt werden kann.

II. Besonderheiten in der Samenentwicklung der einzelnen Gattungen und Arten.

1. Loasa.

Bei L. stehen die Samenanlagen an drei kräftig entwickelten Plazenten und zwar gewöhnlich in drei Reihen an jeder Plazentenhälfte. Anatomisch zeigen die Samenanlagen bei allen Arten von Loasa ein mächtiges Mikropyl- und Chalazahaustorium (Fig. 52 und 53) mit vielen freien Kernen und einzelnen Zellen. Von beiden können hyphenartige Fortsätze ausgehen, besonders nach der Befruchtung, die in die benachbarten Nährgewebe eindringen oder fast das ganze Integument durchwuchern. Sehr kräftig entwickelt finden sich diese bei Loasa hispida und L. tricolor und zwar schon vor der Befruchtung. Doch handelt es sich hierbei nicht um Artcharaktere, sondern um individuelle Verschiedenheiten, da andere Individuen im gleichen Entwicklungsstadium

diese starke Haustorienbildung wieder nicht zeigen. Das gleiche dürfte für die Umbildung der unteren Epithelzellen zu Haustorien gelten, die bei L. hispida und vulcanica beobachtet wurden. Bei L. hispida zeigen auch die Epithelzellen stellenweise direkt das Aussehen von Haustorialzellen (Fig. 56). Der Eiapparat tritt bei allen Arten nach der Ausstülpung des Embryosackes in das Mikropylhaustorium ein. Der aus der Eizelle hervorgehende Suspensor besitzt nur einen einzigen Kern. Das Integument zählt zur Zeit der Befruchtungsreife etwa 15 Zellagen.

2. Cajophora.

C. latericia erzeugt die Samenanlagen ebenfalls an drei kräftig entwickelten Plazenten, die aber im Gegensatz zu Loasa am Ende in zwei Schenkel gespalten sind, von denen jeder 5—6 Reihen Samen trägt. Aus der Samenentwicklung selbst ist hervorzuheben, daß die Haustorienbildung nicht so ausgedehnt ist wie bei Loasa. Im zentralen Teil des Embryosackes wurden Haustorien überhaupt nicht beobachtet, das Chalazahaustorium ist schmal, wurmförmig, jenes in der Mikropyle ist ähnlich, wenn auch bedeutend weiter und länger (Fig. 51). Es hat die Mikropylzellen gleichmäßig zurückgedrängt und sich wie ein Schlauch in den Raum hineingeschoben, während es sich bei Loasa nach anfänglicher Einschnürung durch widerstandsfähige Mikropylzellen plötzlich stark ballonartig erweitert. Hyphenartige Fortsätze der großen Haustorien wurden nicht beobachtet. Im Inneren aber treten auch viele Kerne und 1—2 Zellwände auf. Der Eiapparat wandert ebenfalls in den Mikropylteil des Embryosackes. Die Antipoden sind sehr klein und verschwinden schon kurze Zeit nach der Befruchtung. Der aus der Eizelle hervorgehende Suspensor teilt sich nur einmal und zwar nach seinem Eintritt in den zentralen Embryosackteil. Von den beiden Teilungsprodukten wird das obere zur Stielzelle, aus dem unteren geht der Embryo hervor.

3. Blumenbachia.

Die Samenanlagen von Bl. Hieronymi entstehen an fünf Plazenten, und zwar auf beiden Seiten in je einer Reihe. Die beiden Ränder, aus denen die Plazenten hervorgehen, sind, wie bei Loasa, innig verwachsen, besitzen jedoch auch noch getrennte Gefäßbündel. Das Mikropylhaustorium hat die Gestalt eines gekrümmten, am Anfang und Ende verjüngten Schlauches, der fast den äußeren Eingang des außerordentlich langen Mikropylkanales erreicht. Das Chalazahaustorium dagegen ist nach der Einschnürung am Beginne nach allen Richtungen sackartig erweitert und sendet zahlreiche hyphenartige Fortsätze aus,

die das ganze Chalazagewebe durchdringen und sich häufig auch noch verzweigen (Fig. 52D). Der Eiapparat wandert in das Mikropylhaustorium, der aus der befruchteten Eizelle hervorwachsende Embryonalschlauch zeigt in seinem Inneren 1—2 Kernteilungen, erzeugt jedoch keine Membranen, ein Verhalten, wie es Traub schon bei Goodiera discolor gefunden hat. Das Integument zählt zur Zeit der Befruchtung etwa 10—12 Zellagen.

4. Mentzelia.

An den Samenanlagen von M. aurea wurde die interessante Beobachtung gemacht, daß oft zwei Archesporzellen nebeneinander auftreten. Freilich erfährt gewöhnlich nur eine davon eine Weiterbildung; nur zweimal wurde bei der großen Zahl untersuchter Samenanlagen ein zweiter Embryosack gefunden, der indes auch nicht normal entwickelt war. Das Mikropylhaustorium ist bei M. aurea und albescens schlauchförmig und mehr oder weniger ausgebaucht und enthält fast durchweg nackte Kerne, bei M. Gonsatti ist es größer und stark ausgebaucht, und im Inneren findet sich neben einigen nackten Zellen auch ein Zellkörper, dessen Zellen unregelmäßig in der Form sind und oft mehrere Kerne umschließen. Das Chalazahaustorium stellt bei M. aurea und albescens eine beutelförmige Aussackung des Embryosackes dar mit freien Kernen, bei M. Gonsatti ist es viel stärker entwickelt und ballonartig, und die Kerne umgeben sich später mit Membranen, wobei allerdings auch wieder die einzelnen Zellen oft mehrere Kerne enthalten (Fig. 53C). Anfänglich sind bei allen Arten im Chalazahaustorium die Antipoden, erst später nach der Befruchtung werden sie durch Endospermkerne ersetzt. Bei M. aurea konnte auch haustoriale Funktion der Antipoden nachgewiesen werden. Bei M. Gonsatti haben sich auch die gegen die Mikropyle zu gelegenen, stets als Haustorium wirkenden Endospermzellen der zentralen Embryosackpartie stark ausgebreitet. Andere Haustorien des zentralen Teiles wurden nicht beobachtet.

Der Eiapparat soll nach Floercke bei M. aurea und albescens im zentralen Teil des Embryosackes bleiben, bei M. Gonsatti aber in das Mikropylhaustorium wandern. Die Synergiden desorganisieren sich nach der Befruchtung. Die Eizelle wächst bei M. aurea und albescens nur zu einem kurzen Schlauch aus und schreitet dann sogleich zur Embryobildung, bei M. Gonsatti erzeugt das untere Ende des Embryonalschlauches durch achtfache Teilung einen langen Suspensor, und dessen unterste Zelle erst entwickelt sich zum Embryo (Fig. 58). Das Integument umfaßt 11—12 Lagen von Zellen.

5. Gronovia.

G., die als G. scandens untersucht wurde, erzeugt nur eine einzige Samenanlage an einer schwach entwickelten Plazenta am Scheitel der Fruchtknotenwand. Die vom Embryosack gebildeten Haustorien an Mikropyle und Chalaza werden stark sackartig erweitert und senden hyphenartige Fortsätze gegen den Funiculus und gegen die Chalaza, schon vor der Befruchtung. Wie sie sich weiter entwickeln, konnte wegen Mangels an befruchtetem Material nicht festgestellt werden. Der Mikropylkanal erhält durch starkes einseitiges Integumentwachstum eine rechtwinklige Knickung.

II. Die Beziehungen der untersuchten Familien auf Grund ihrer Samenentwicklung.

Für die systematische Verwertung der Samenentwicklung hat die Forschung im Laufe der Zeit verschiedene Prinzipien aufgestellt. Sie fordert vor allem für verwandte Gruppen Übereinstimmung in der Beschaffenheit des Nucellus, in der Integumentzahl, der Stellung des Nucellus zum Funiculus, nach der anatrope, kampylotrope und orthotrope Samenanlagen unterschieden werden, und in der Stellung des Samens im Fruchtknoten, die nach Agardh apo-, epi- und heterotrop sein kann, ferner die Übereinstimmung im Besitze oder Mangel von Schichtzellen über Embryosack, von Haustorien, einem Epithel, einem Gefäßbündel, sowie von Endosperm- und Nucellusresten im reifen Samen. Endlich hat man geachtet auf das Auftreten von Aporogamie, das Vorkommen mehrerer sporogener Zellen und das Auftreten eines Gefäßbündels im Integumente.

Indes der Wert dieser Merkmale ist ein sehr verschiedener und steht noch nicht genügend fest, es bedarf noch vieler Einzeluntersuchungen an sicher natürlichen Gruppen, um die Bedeutung all dieser Merkmale richtig zu umgrenzen und sichere Prinzipien zu gewinnen. Wertvolle Beiträge hierzu haben u. a. besonders Van Tieghem, Warming und Goebel's Schüler Balicka Iwanowska, Fred. H. Billings, Lang, Merz, Schweiger, Modilewski und Merl geliefert. Darum möchte ich die aufgestellten Prinzipien, ehe ich sie auf die von mir untersuchten Familien anwende, auf Grund solcher Einzeluntersuchungen und meiner eigenen Beobachtungen zuerst einer kurzen Würdigung unterziehen.

Die größte Bedeutung von allen scheint der Beschaffenheit des Nucellus zuzukommen. Er ist nicht bloß innerhalb der Familie, sondern darüber hinaus in entfernter verwandten Gruppen konstant, entweder

vielschichtig oder dünn, wonach Warming einen eusporangiaten und einen leptosporangiaten Typus der Samenanlagen unterscheidet. Es ist bis jetzt kein Fall bekannt, daß sicher natürliche Gruppen in diesem Punkte abweichen würden, wenn man auch Grund zu der Annahme hat, daß der dünne Nucellus durch Reduktion aus dem vielschichtigen entstanden sei. Eine Stütze für diese Annahme dürfte nach meiner Ansicht in der Tatsache liegen, daß innerhalb des leptosporangiaten Typus neben einem Nucellus, der nur aus einer zentralen Zellreihe ohne Epidermis besteht, auch ein solcher auftritt, der neben der zentralen Reihe noch 1—2 periphere Lagen aufweist, wie ich z. B. bei den Loasaceen gefunden habe.

Eine große Bedeutung kommt auch der Integumentzahl zu. Sie erscheint ebenfalls sehr konstant innerhalb der Familie und bei verwandten Gruppen. Doch konnten hier auch Ausnahmen festgestellt werden. So zeigen bei den Ranunculaceen die einen Gattungen, so z. B. Aquilegia, zwei Integumente, die anderen, so z. B. Ranunculus, nur eines. Ja selbst innerhalb der Gattung und sogar bei ein und derselben Art kann die Integumentzahl wechseln. So weisen Delphinium Ajacis und D. consolida zwei Integumente auf, D. tricorne und chilense dagegen nach Schleiden nur eines, während D. elatum bald mit einem, bald mit zwei Integumenten auftritt. Auch bei Thalictrum finden wir zwei Integumente und eines. Trotz dieser Mannigfaltigkeit und scheinbaren Regellosigkeit können wir aber bei dieser Familie nicht einmal von eigentlichen Ausnahmen reden; denn es treten auch noch Übergänge auf, welche deutlich erweisen, daß das eine Integument nur durch Verschmelzung aus zweien hervorgegangen ist, indem diese Vertreter zwei zum Teil verwachsene Integumente zeigen und sich dabei zudem als jüngere Formen zu erkennen geben. Solche Formen wurden gefunden bei Eranthis hiemalis, Helleborus foetidus und auch wieder bei Delphinium elatum, das also allein alle Formen aufweist, zwei Integumente, ein Integument und zwei teilweise verwachsene. Dieselben Verhältnisse obwalten bei den Rosaceen.

In anderen Fällen läßt sich die Verschiedenheit der Integumentzahl innerhalb einer verwandten Gruppe durch Abortus erklären. Einen solchen nimmt man beispielsweise an bei den Piperaceen, da der zweifellos ältere Typus von Piper zwei Integumente besitzt, während Peperomia nur eines hat, sowie bei den Salicaceen, von welchen Populus zwei Integumente aufweist und Salix nur eines. Nach dieser Annahme ist in der ersten Familie das äußere, in der zweiten das innere Integument durch Rückbildung verschwunden. Einen Anhalts-

punkt für eine solche Rückbildung bieten die Rafflesiaceen, bei welchen nach A. Ernst und E. Schmid das äußere Integument mehr oder weniger verschwindet. Nach meinen Untersuchungen dürften auch die Cucurbitaceen, besonders die Gattung Sicyos, dafür sprechen, daß eine verschiedene Integumentzahl bei verwandten Gattungen oder Familien auch durch Reduktion eines Integumentes entstanden sein kann, wie sich auch die völlige Integumentlosigkeit der Santalaceen nach Warming sowie Goebel durch Rückbildung erklärt, was durch noch vorhandene Integumentspuren erwiesen wird.

Diese Verhältnisse lehren uns einerseits, daß die Verschiedenheit in der Integumentzahl eine Verwandtschaft nicht ausschließt, so daß auch der Ableitung sympetaler Familien mit einem Integument von dialypetalen mit zwei Integumenten hieraus kein absolutes Hindernis erwächst, wenn andere Gründe dafür sprechen; andererseits lassen sie aber auch erkennen, daß die Konstanz in der Integumentzahl bei verwandten Gruppen doch sehr groß ist, da auch bei den abweichenden Formen gewöhnlich noch Spuren früherer Übereinstimmung nachweisbar sind. Darum ist die Integumentzahl von großer systematischer Bedeutung.

Dasselbe gilt vom Aufbau der Samenanlage oder der Stellung des Nucellus zum Funiculus, wonach atrope, anatrope und kampylotrope Samenanlagen unterschieden werden. Es kommen hier wohl auch Ausnahmen vor, selbst innerhalb der Familie, indem z. B. bei den Urticaceen nach Modilewski abweichend vom gewöhnlichen anatropen Charakter der Familie Pilea grandis und nummulariaefolia, sowie Fleurya aestuans atrope und Dorstenia drakeana kampylotrope Samenanlagen aufweisen. Doch diese Ausnahmen sind selten.

Dagegen dürfte der Stellung der Samenanlagen im Fruchtknoten, die nach der Terminologie von Agardh entweder apo-, epi-, oder heterotrop ist, nicht die große Bedeutung zukommen, die ihr von manchen Forschern beigelegt wird. Es gibt, wie Warming sagt, ja tatsächlich große, zweifellos natürliche Familien, bei denen die Lage der Samenanlage konstant ist, allein andererseits auch solche, deren Gattungen hierin eine Verschiedenheit zeigen, so z. B. die Rosaceen, Ranunculaceen, Rutaceen, Sapindaceen und Staphyleaceen, ja selbst solche, bei denen apo- und epitrope sich in einem Fruchtknoten finden, wofür ebenfalls die Rutaceen und Sapindaceen angeführt werden können. Bei den Familien mit heterotropen Samenanlngen ist die Unbeständigkeit der Stellung übrigens schon durch den Namen zum Ausdruck gebracht.

Wichtig scheint dagegen wieder die Ausbildung von Schichtzellen über dem Embryosack. Sie ist konstant innerhalb der Familien. Da

sie bei Sympetalen nur äußerst selten vorkommt, scheint sie ein primitiveres Merkmal zu sein. Umgekehrt deutet die Anwesenheit eines Haustoriums und eines Epithels auf eine weiter fortgeschrittene Entwicklung, da dieses Merkmal nach Goebel's Untersuchungen hauptsächlich den Sympetalen zukommt. Sie ist ebenfalls sehr konstant, doch finden sich auch hier Ausnahmen innerhalb der Familie, so bei den Primulaceen, die in manchen Gattungen ein Epithel zeigen, in anderen keines. Allerdings betrachtet Warming gerade diese Familie als ein Bindeglied zwischen Choripetalen und Sympetalen, also als eine Übergangsform.

Im Besitz oder Mangel eines Gefäßbündels in der Samenanlage herrscht weitgehende Übereinstimmung; doch gibt es auch hierin Ausnahmen. Nach Bertrand haben unter den Taxineen Torreya und Cephalotaxus ein Gefäßbündel, Taxus und Phyllocladus dagegen keines. Möglicherweise hat dieser Mangel in der Kleinheit der Samen seinen Grund. Ob das Auftreten eines Gefäßbündels im Integument, wie es die Cucurbitaceen aufweisen, als ein primitives Merkmal zu erachten sei, ist sehr fraglich. Denn die Tatsache, daß diese Erscheinung sich besonders bei der früheren Gruppe der Apetalen zeigt und auch bei Gymnospermen auftritt, ist kein Beweis hierfür, da einerseits nicht feststeht, daß die Apetalen primitive Formen sind, und andererseits die meisten Gymnospermen überhaupt kein Gefäßbündel haben. Dasselbe gilt vom Auftreten mehrerer sporogener Zellen, das zudem außer bei den Apetalen bei den Asclepiadaceen, Compositen, Rubiaceen und, wie wir gesehen, auch bei den Loasaceen zu beobachten ist.

Von großer systematischer Bedeutung scheint die Endospermbildung zu sein, die in zwei Formen auftritt. Sie erweist sich als sehr konstant, wenn auch bei den Loasaceen Übergänge gegeben sind, indem im gleichen Embryosack beide Formen zugleich auftreten. Auch das Fehlen oder Vorhandensein von Endosperm- und Nucellusresten im reifen Embryosack ist von Bedeutung, es pflegen darin alle Gattungen übereinzustimmen.

Systematisch kaum verwertbar ist die Aporogamie. Sie tritt nur bei einzelnen Gattungen ganz verschiedener Familien auf und scheinbar auch hier sehr unregelmäßig. Ich selbst habe bei Cucurbita und Bryonia, denen sie zugeschrieben wird, immer nur normale Befruchtung beobachtet.

Damit schließe ich die Würdigung der von der Forschung für die systematische Verwertung der Samenentwicklung aufgestellten Prinzipien auf Grund neuerer Einzeluntersuchungen und meiner eigenen

Beobachtungen. Das Gesamturteil läßt sich dahin zusammenfassen, daß die aufgestellten Merkmale fast durchweg von mehr oder weniger großer Bedeutung sind, daß aber keinem einzigen für sich allein ein absolut entscheidender Wert beizulegen ist. Jedes Merkmal muß daher im Zusammenhalt mit den übrigen betrachtet und gewissermaßen gewogen werden, und nur eine Mehrheit von solchen wichtigen Merkmalen gibt einen einigermaßen sicheren Anhaltspunkt für die Systematik. Weichen zwei Pflanzengruppen in mehreren solchen Merkmalen ab, so spricht die Samenentwicklung gegen eine Verwandtschaft, auch ein einziges kann hierfür schon genügend sein. Positiv dagegen, für die Vermutung einer näheren Verwandtschaft, kann auch die Übereinstimmung in allen genannten Merkmalen noch nicht als genügend erachtet werden, da sie zu allgemein sind. Man kann in solchen Fällen mit Sicherheit gewöhnlich nur sagen, die Samenentwicklung spricht nicht gegen eine Verwandtschaft.

Soll die Samenentwicklung eine Verwandtschaft positiv feststellen helfen, so müssen wir die Übereinstimmung der einen Gruppe mit der anderen in speziellen Eigentümlichkeiten fordern.

Solche Eigentümlichkeiten könnte man vermuten und hat man gesucht in der fertilen Sporenzelle, im Eiapparat, der Suspensor- und Embryobildung. Ich kann jedoch auf Grund meiner Untersuchungen die Beobachtungen einzelner Forscher bestätigen, daß die natürlichen Gruppen hierin keine charakteristischen Eigentümlichkeiten aufweisen. Es ist nicht von Bedeutung, ob drei oder vier Sporenzellen gebildet werden und ob die untere oder obere davon zum Embryosack wird, da beides innerhalb der einzelnen Gattungen der Caricaceen, Passifloraceen und Aristolochiaceen abwechselnd vorkommt. Ebenso ist es gleichgültig, wo in der Eizelle und den Synergiden der Kern liegt, ob oben oder unten; das lehren die Loasaceen. Dieselbe Familie lehrt uns auch, daß der Suspensor bei den verschiedenen Gattungen sehr verschieden, einzellig oder vielzellig sein kann und daß die Haustorien in verschiedener Form auftreten können. In bezug auf Embryobildung endlich sehen wir an den Cucurbitaceen, daß es ebenfalls bedeutungslos ist, in welcher Ebene die erste Teilung erfolgt.

Dagegen zeigen die Angehörigen einer natürlichen Familie charakteristische Eigentümlichkeiten in der Testabildung. Sie weichen darin ab von Nichtverwandten und zeigen andererseits unter sich selber eine weitgehende Übereinstimmung. Diese geht speziell bei den Arten einer Gattung soweit, daß dieselben auf den ersten Blick aus der Testa als solche erkennbar sind. Es treten hier gewöhnlich nur geringe Va-

riationen in der Zahl der Zellagen einer Testaschicht oder kaum merkliche Verschiedenheiten in der Ausbildung der Zellen zutage. So bildet Sicyos angulata die zweite Zellschicht einlagig aus, Sicyos bryoniaefolius dagegen zweilagig; bei Cucumis sativa sind die Verdickungsleisten der Epidermis unverzweigt, bei C. Melo senden sie ganz kleine Ästchen aus. Bei den Gattungen einer Familie können die Unterschiede schon ziemlich bedeutend sein. Hier können die einzelnen Schichten der Testa sehr stark an Dicke variieren und auch die Zellen sehr verschieden ausgebildet sein, wie ein Vergleich der Abbildungen der Samenschalen der einzelnen Cucurbitaceengattungen zeigt, die in dieser Hinsicht besonders instruktiv sind.

Trotzdem sind alle Gattungen der Cucurbitaceen noch leicht an ihrer Testa als Angehörige derselben Familie erkenntlich; denn für alle Gattungen sind ausgedehnte Epidermisteilungen charakteristisch, aus denen die wichtigsten Schichten der Samenschale hervorgehen. Würde eine zweifelhafte Pflanzengattung mit den Cucurbitaceen übereinstimmen in den allgemeinen Merkmalen, wie Nucellus, Integumentzahl usw., in diesem Punkt aber ein abweichendes Verhalten zeigen, so könnte sie auf Grund der Samenentwicklung sicher nicht als Gattung dieser Familie gelten.

Ohne Bedeutung wäre dagegen, wie aus obigen Ausführungen hervorgeht, ein Abweichen in der Lagenzahl der aus der Epidermis hervorgegangenen Schichten. Die Bedeutungslosigkeit der verschiedenen Schichtdicke ersehen wir auch aus der hypodermalen Integumentschicht bei den Loasaceen und besonders bei den Caricaceen, bei denen hier Carica etwa sechsmal soviel Zellagen aufweist als Jaracatia. Bei den Aristolochiaceen scheint wieder die Teilung der Epidermis unwesentlich zu sein, die sich bei Aristolochia durchweg auf der Schmalseite, beim großen Samen von Aristolochia Sipho auch an der Breitseite findet, da sie bei der Gattung Asarum ganz unterbleibt. Sie hat hier auch nicht die Aufgabe wie bei den Cucurbitaceen, neue physiologisch wichtige Schichten zu bilden. Einzelne besondere Eigentümlichkeiten lassen sich an der Testa einer jeden Familie finden.

Neben der Testa können noch andere spezielle Eigentümlichkeiten, wie ein Obturator, ein Arillus, ein auffallender Gefäßbündelverlauf usw. zur Feststellung der verwandtschaftlichen Verhältnisse beitragen. Es lassen sich aber hierfür noch weniger allgemeine Regeln aufstellen; all diese Eigentümlichkeiten zur positiven Bestimmung einer Verwandtschaft müssen in jedem Falle eigens aufgesucht und in ihrem Werte geprüft werden. Handelt es sich hierbei um eine entferntere Verwandtschaft

als zwischen den Gattungen einer Familie, also zwischen Familien einer Ordnung etwa, so läßt sich naturgemäß keine ins einzelne gehende Übereinstimmung erwarten, doch muß man mindestens gewisse Hinweise auf jene Eigentümlichkeiten fordern, um eine positive Entscheidung auf Grund der Samenentwicklung treffen zu können.

Aber auch in dem Falle, wo alle genannten Bedingungen erfüllt sind, wo neben Übereinstimmung in den allgemeinen Grundlagen durch spezielle Eigentümlichkeiten positive Hinweise gegeben sind, kann die Samenentwicklung allein nicht die Entscheidung geben über die verwandtschaftlichen Beziehungen. Es ist zu beachten, daß die Samenentwicklung nur einen von den verschiedenen systematischen Gesichtspunkten darstellt und in Verbindung mit den übrigen gewürdigt werden muß.

Wenden wir die gewonnenen Prinzipien auf die untersuchten Familien an, so ergibt sich folgendes: Die Samenentwicklung läßt verwandtschaftliche Beziehungen jedenfalls zwischen Caricaceen und Passifloraceen vermuten. Die beiden Familien stimmen nicht nur in den notwendigen Grundmerkmalen überein, sie haben auch ein paar spezielle Züge gemeinsam. In erster Linie ist hier die Bildung der Sarkotesta zu nennen, die in beiden Familien aus der Epidermis und der hypodermalen Zellreihe hervorgeht und zwar mit ganz analogen Eigentümlichkeiten. Bei Carica wie bei Passiflora streckt sich nämlich die hypodermale Zellage partienweise stark in die Länge und bildet so grubige Vertiefungen der Sarkotesta (Fig. 33, 34, 39 und 40), eine auffallende Übereinstimmung, deren Bedeutung auch dadurch nicht gemindert wird, daß bei Adenia einzelne dieser langgestreckten Zellen sich aufteilen und verholzen (Fig. 41 *h*); denn dies ist wieder nur ein Analogon zu den übrigen hypodermalen Zellen von Carica, die sich ebenfalls aufteilen und verholzen (Fig. 34 *h*). Auch der Unterschied, daß bei Carica sich an den Einbuchtungsstellen auch die Epidermis ein- bis zweimal zu teilen pflegt (Fig. 34 *e'*), bei den Passifloraceen aber nicht, kann nicht ins Gewicht fallen, da dies auch bei der Caricacee Jaracatia nicht der Fall ist, außer es würde hier die hypodermale Schicht aus der Epidermis stammen, was ich an dem alten Material nicht sicher feststellen konnte; in diesem Falle wäre aber der Unterschied innerhalb der Caricaceen noch größer, als der zwischen Carica und Passifloraceen.

Eine weitere Übereinstimmung der beiden Familien zeigt sich in der Ausbildung der Hartschicht, die bei beiden durch langgestreckte Palisadenzellen gebildet wird, die aus der äußeren Epidermis des inneren Integumentes hervorgehen. Die Verschiedenheit in der Zahl

der Zellreihen im äußeren Integument hat nach den dargelegten Prinzipien keine Bedeutung. Beachtenswert ist endlich, daß ich bei Carica in ein paar Fällen in zweifelloser Weise die erste Anlage eines Arillus feststellen konnte, also die auffallendste Eigentümlichkeit der Passifloraceen. Demnach stimmen die Caricaceen und Passifloraceen nicht nur in den wesentlichen Hauptpunkten überein, sondern weisen auch gemeinsam einzelne charakteristiche Merkmale auf, die uns zu dem Urteil berechtigen: Die Samenentwicklung spricht für eine nahe Verwandtschaft zwischen Passifloraceen und Caricaceen.

Weniger Anhaltspunkte bietet die Samenentwicklung für die Vermutung einer näheren Verwandtschaft zwischen Caricaceen oder Passifloraceen und Cucurbitaceen. In den wesentlichen Punkten stimmen ja auch die Cucurbitaceen mit den beiden Familien überein, so daß die Samenentwicklung in keinem Falle gegen eine nähere Verwandtschaft spricht; jedoch sind keine genügenden positiven Hinweise in speziellen Eigentümlichkeiten gegeben. Es ist ja eine gewisse Ähnlichkeit in der Ausbildung der Epidermis vorhanden, auch die vereinzelten Teilungen derselben bei Carica erinnern an jene der Cucurbitaceen, allein es zeigt sich andererseits auch eine auffallende Verschiedenheit in der Bildung der Hartschicht, da diese bei der einen Gruppe im äußeren, bei der anderen im inneren Integument gebildet wird. Allerdings könnte man diese Verschiedenheit abschwächen durch den Hinweis, daß sie in beiden Fällen aus dem verlagerten Dermatogen hervorgehe, ein Argument, dessen Wert ich auf Grund der bisherigen Erfahrungen nicht beurteilen kann. Läßt man es gelten, so wäre die Hauptschwierigkeit beseitigt, dann würde die Samenentwicklung für eine nahe Verwandtschaft sprechen. Nicht verwertbar zugunsten einer Verwandtschaft ist die bei Caricaceen wie Cucurbitaceen auffallende außerordentliche Verdickung des äußeren Integumentes durch Zellteilungen, da diese nicht homolog sind, indem sie bei ersteren aus der hypodermalen Zellschicht, bei letzteren aus der Epidermis hervorgehen; sie sprechen aber auch nicht gegen eine solche. Ein gewißes Analogon zu den Epidermisteilungen der Kürbisgewächse ist, wie bereits erwähnt, trotzdem wenigstens bei Carica vorhanden (Fig. 33 und 34 *e'*). Erwähnenswert ist vielleicht noch die sehr ähnliche Ausbildung vom Pollenkorn und Pollenschlauch bei den Cucurbitaceen und Caricaceen, sowie die sehr ähnliche Form der hypodermalen Zellen bei Carica und manchen Cucurbitaceen, z. B. Luffa und Echinocystis.

Trotz dieser Ähnlichkeit müssen wir bei Abwägung der Merkmale für und wider sagen, sie reichen nicht hin, daß man sich auf Grund

derselben für eine nähere Verwandtschaft der Familien aussprechen könnte, es läßt sich mit Sicherheit nur sagen, die Samenentwicklung spricht nicht gegen eine Verwandtschaft der beiden Gruppen. Hält man andere systematische Merkmale für ausreichend, so steht die Samenentwicklung nicht dagegen, die Familien aneinander zu reihen.

Anders verhält es sich mit den Beziehungen der Cucurbitaceen zu den Campanulaceen. Die Samenanlagen der Campanulaceen besitzen nur ein Integument und einen dünnen Nucellus, zeigen also schon in zwei sehr wichtigen grundlegenden Merkmalen eine Abweichung. Wären auch im einzelnen verwandte Züge an den Samenanlagen feststellbar, so müßte doch auf Grund dieser beiden wichtigen Punkte allein schon dahin entschieden werden, daß die Samenentwicklung gegen eine Verwandtschaft der beiden Familien spreche.

Dasselbe gilt für die Loasaceen, die auch nur ein Integument und einen dünnen Nucellus aufweisen. Bei diesen konnte ich zudem durch eingehendere Untersuchung konstatieren, daß Entwicklung und Bau der Samen auch in allen charakteristischen Einzelheiten weitgehende Verschiedenheit gegenüber den Cucurbitaceen zeigen, so daß auf Grund derselben eine nähere Verwandtschaft als ausgeschlossen gelten darf.

Mit den Aristolochiaceen stimmen die Cucurbitaceen hinsichtlich des Haupttypus gleich den Caricaceen und Passifloraceen überein; die Aristolochiaceen erinnern an die Cucurbitaceen auch noch durch ihre Epidermisteilungen (Fig. 47 A). Doch weichen sie, wie auch von den beiden anderen Familien, von ihnen vor allem durch ihre Endospermbildung ab und weisen auch sonst keine übereinstimmenden Charaktere auf, so daß sie zu keiner der Familien in Beziehung gebracht werden können.

Sehr auffallend ist die äußere Ähnlichkeit der Samenanlagen der Cucurbitaceen und Ebenaceen; besonders Diospyros melanoxylon macht nach der Abbildung von Warming in seiner Samenanlage auf den ersten Blick ganz den Eindruck einer Cucurbitacee. Sie selber zu untersuchen hatte ich nicht Gelegeheit. Da sie jedoch nach Warming durch einen dünnen Nucellus, den Mangel einer Kalotte und den Besitz eines Epithels abweichen, so spricht trotz der weitgehenden Ähnlichkeit auch die Samenanlage gegen eine Verwandtschaft dieser Familien.

Dasselbe gilt für die Begoniaceen, die auch schon vielfach zu den Cucurbitaceen in Beziehung gebracht wurden, die sich aber auch durch einen dünnen Nucellus, also ein wichtiges grundlegendes Merkmal, unterscheiden.

Ähnliche Verhältnisse obwalten zwischen Caricaceen und Passifloraceen einerseits und Euphorbiaceen andererseits, deren Samenanlagen

ich in kurz orientierender Weise untersuchte. Die Samen beider Familien gehören nicht nur demselben Haupttypus an, sie weisen auch einen sehr ähnlichen Gesamthabitus auf. Sie zeigen dieselbe Form des Nucellus, dieselbe Hypostase, das Gefäßbündel in gleicher Weise ins innere Integument hinein sich verzweigend und als Hartschicht die äußere Epidermis des inneren Integumentes, und zwar in ganz ähnlicher Weise ausgebildet. Die Euphorbiacee Aleurites soll dazu noch einen Arillus besitzen. Einen Obturator konnte ich bei den Caricaceen allerdings nicht feststellen, doch ist dieser auch bei den Euphorbiaceen nicht allgemein, nach den Untersuchungen von Schweiger.

So schiene die Samenentwicklung zugunsten einer Verwandtschaft zwischen Caricaceen und Euphorbiaceen zu sprechen, für welche Usteri auf Grund anderer Eigentümlichkeiten eingetreten ist. Er verweist auf die gelegentliche Trimerie der Zwitterblüten der Correaeform von Carica, die dithecischen Staubblätter mit gelegentlich verschmolzenen Lokulamenten ähnlich jenen der Euphorbiaceen, die Milchröhren, die bei Carica ähnlich gegliedert sind wie bei Alchornea, und die Stärke im Milchsaft, die nur bei Caricaceen, Euphorbiaceen und Apocynaceen vorkomme. Indes trotz der vielfachen Übereinstimmung läßt sich die Entwicklung der Samenanlagen nicht sicher zugunsten dieser Anschauung verwerten, da sie epitrop sind, was, wie im prinzipiellen Teil dargelegt wurde, von vielen Forschern für systematisch wichtig erachtet wird. Wenn diese Anschauung auch wieder von anderen nicht geteilt wird, so läßt sich doch mit Rücksicht auf diese Meinungsverschiedenheit die Frage zur Zeit noch nicht mit Gewißheit entscheiden.

III. Kurze Zusammenfassung der Hauptresultate.

I. Aus der Samenentwicklung der einzelnen Familien sei hervorgehoben:

1. Die Samenanlagen der Cucurbitaceen entstehen an 1—5 kräftigen Plazenten, die aus den Rändern ebensovieler Fruchtblätter hervorgegangen sind. Es läßt sich eine vollkommene Reduktionsreihe von der ursprünglichen Zahl 5 zur Zahl 1 nachweisen bei den Fruchtblättern, Plazenten und Samenreihen, sowie eine Reduktion von zahlreichen Samen bis zu einem einzigen.

Ihrem Aufbau nach sind die Samenanlagen anatrop, sie besitzen einen dicken Nucellus und zwei Integumente, von denen das innere Neigung zur Verkümmerung zeigt und in Rückbildung begriffen zu sein scheint. Nach der Befruchtung wird es bald größtenteils aufgezehrt,

seine Reste verkleben mit dem äußeren Integument. Eine kongenitale Verwachsung findet nicht statt, auch bei Sicyos nicht. Das kräftige äußere Integument wird bis zum Nucellusscheitel von einem, bei manchen Gattungen verzweigten Gefäßbündel durchzogen. Besonders charakteristisch sind mehr oder weniger ausgedehnte perikline Teilungen der Epidermis, welche die drei anatomisch und physiologisch wichtigsten Schichten der Samenschale erzeugen. In der Anlage dieser Schichten stimmen alle Arten und Gattungen überein, in der Ausbildung zeigen die Arten kleine, die Gattungen oft schon bedeutende Unterschiede. Die Sporenmutterzelle wird durch einige bis zahlreiche Schichtzellen ins Innere des Nucellus verlagert, wo sie 3—4 Sporenzellen erzeugt, deren unterste zum Embryosack wird. Die Embryosackentwicklung und Befruchtung ist normal. Das Endosperm verdrängt den Nucellus bis auf die Epidermis und wird seinerseits wieder vom Embryo bis auf eine einzige Lage aufgezehrt. Sehr auffallend ist das Verhalten des Pollenschlauches, der bei ein paar Gattungen eine große Ausbauchung zeigt, bei Cucurbita sogar eine mehrfache Verzweigung. Die darauf gegründete Theorie von B. Longo, daß der Pollenschlauch bei Cucurbita schon von jungen Stadien der Embryoentwicklung an der einzige Vermittler von Nährmaterial sei, ist indes absolut unhaltbar. Auch bei Cucurbita ist die Zufuhr auf dem normalen Weg durch die Chalaza möglich und auch wirklich.

Auch die Frage, ob der Pollenschlauch vielleicht neben der normalen Nahrungszufuhr dem Embryo oder Embryosack direkt Material zuführe, ist zu verneinen. Er kann lediglich durch seine rückwärtige Partie Material an den Nucellushals vermitteln, der in Wirklichkeit als sekundäres Nährorgan betrachtet werden muß, und zwar nicht nur bei Cucurbita, sondern bei allen Cucurbitaceen. Der Pollenschlauch ist hierbei von sehr untergeordneter Bedeutung.

2. Die Samenanlagen der Caricaceen entstehen gewöhnlich an fünf Fruchtblättern, die ebenso viele parietale Plazenten bilden, doch treten auch 10 Fruchtblätter mit 10 Plazenten auf, andererseits auch drei Plazenten und alle Zwischenstufen. Die Plazenten können mehr oder weniger tief in die Fruchtknotenhöhle hineinragen oder in der Mitte verwachsen, so daß der Fruchtknoten bald ein-, bald mehrfächerig ist. Die Samenanlagen sind nicht auf die Plazenten beschränkt, sondern entwickeln sich auf der ganzen Oberfläche der Fruchtblätter. Ihrem Aufbau nach sind sie anatrop, sie besitzen einen dicken Nucellus mit einer Kalotte und zwei Integumente, von denen das innere die Hartschicht und das äußere weitere vier charakteristische Schichten der

Samenschale erzeugt. Auffallend ist, daß das Gefäßbündel etwas ins innere Integument eindringt. Die Sporenmutterzelle erzeugt 3—4 Tochterzellen, von denen eine beliebige zum Embryosack werden kann. Das Endosperm ist im reifen Samen außerordentlich stark entwickelt, vom Nucellus bleibt nur die verdickte Epidermis erhalten. Die Befruchtung wird durch einen kräftigen Pollenschlauch bewirkt; Parthenogenese wurde nicht beobachtet, wohl aber Parthenokarpie. In ein paar Fällen konnte ich die rudimentäre Anlage eines Arillus beobachten.

3. Die Samenanlagen der Passifloraceen entstehen in einem einfächerigen Fruchtknoten in mehreren Reihen an drei Plazenten. Sie sind anatrop, besitzen einen dicken Nucellus mit einer Kalotte und zwei Integumenten, von denen das innere drei Zellagen aufweist, das äußere 2—4, je nach den Gattungen oder Arten. Die Epidermis bleibt nach der Befruchtung ungeteilt, die zweite Schicht streckt sich bedeutend in die Länge und teilt sich oder bleibt ungeteilt. Geteilt kann sie sich als Sklerotesta entwickeln, sonst bildet sie gemeinsam mit der Epidermis die Sarkotesta. Die eigentliche Hartschicht wird von der äußeren Lage des inneren Integumentes gebildet. Vom Nucellus bleibt nur ein dünnes Häutchen, das Endosperm dagegen stellt noch im reifen Samen eine mächtige Schicht dar. Der Same wird allmählich vom Funiculus aus mit einer häutigen Hülle, dem Arillus, umgeben.

4. Die Samenanlagen der Aristolochiaceen entstehen in langen Reihen an sechs parietalen, freien oder verwachsenen Plazenten. Sie sind anatrop und besitzen einen vielschichtigen, dorsiventral abgeplatteten Nucellus mit einer Kalotte und zwei Integumente. Das innere Integument besteht aus drei Zellagen, die zusammen die Hartschicht bilden, das äußere aus zwei Zellagen, die bei Asarum sich nicht mehr teilen, während bei Aristolochia die Epidermis je nach den verschiedenen Arten noch 2—12 Zellagen erzeugen kann. Die Zellen dieser Schicht sind vielfach als Ölzellen ausgebildet. Besonders reich an solchen ist der Funiculus, doch ist es fraglich, ob er deshalb mit dem „Elaiosom“ von Asarum auf die gleiche Stufe zu stellen ist.

5. Die Samenanlagen der Loasaceen entstehen gewöhnlich an drei oder fünf kräftigen, parietalen Plazenten, die durch ihre Spaltung und Rückwärtsbiegung sehr an jene der Cucurbitaceen erinnern; doch kommt auch eine einzige Placenta vor. Ihrem Aufbau nach sind die Samenanlagen anatrop. Sie besitzen einen dünnen Nucellus und ein Integument. Über dem Embryosack bildet sich keine Kalotte von Schichtzellen aus. Der Embryosack zehrt sehr bald die ihn umgebende Epidermis des Nucellus auf und wird dann von der innersten Zellage des

Integumentes umgeben, das sich zu einem Epithel ausgebildet hat. Dieses Epithel dient dazu, die Integumentzellen aufzulösen und ihren Inhalt dem Embryosack zuzuführen. Die gleiche Aufgabe haben die sehr mächtigen Haustorien in der Mikropyle und Chalaza, und zuweilen auch im zentralen Teil des Embryosackes. Die Endospermbildung ist eine verschiedene im zentralen Teil, in den Haustorien und in den Verbindungspartien. Die Samenschale ist im reifen Zustande nur von der außerordentlich großzelligen Epidermis und den zusammengedrückten Resten der hypodermalen Zellen gebildet. Der Eiapparat wandert meist in das Mikropylhaustorium hinein, die befruchtete Eizelle schiebt aber dann den Embryo wieder durch einen langen Embryonalschlauch oder Suspensor, der einmal oder mehrmals geteilt sein kann, in den ursprünglichen Embryosack herein.

II. Aus der Vergleichung der untersuchten Familien sei hervorgehoben:

1. Die von der Forschung für die systematische Verwertung der Samen aufgestellten Prinzipien lassen sich auf Grund neuerer Einzeluntersuchungen und meiner eigenen Beobachtungen dahin beurteilen, daß die meisten wohl wertvoll sind, daß aber keinem einzigen der angegebenen Merkmale ein absolut entscheidender Wert beizumessen ist; nur eine Mehrheit von solchen Merkmalen kann einen einigermaßen sicheren Anhaltspunkt für die Systematik geben, doch zunächst auch nur in negativem Sinne, für eine positive Feststellung von verwandtschaftlichen Beziehungen müssen wir neben der Übereinstimmung in diesen Hauptmerkmalen noch die Übereinstimmung der einen Gruppe mit der anderen in spezielleren Eigentümlichkeiten fordern.

Solche sind nach meiner Ansicht auf Grund meiner eigenen Untersuchungen vor allem in der Testabildung zu suchen, und daneben können noch zufällige auffallende Eigentümlichkeiten, wie Obturator- und Arillusbildung, eigentümlicher Gefäßbündelverlauf usw., zur Feststellung verwandtschaftlicher Beziehungen beitragen. Handelt es sich um verwandtschaftliche Beziehungen entfernterer Gruppen, also zwischen Familien einer Ordnung etwa, so läßt sich naturgemäß keine ins einzelnste gehende Übereinstimmung erwarten, doch muß man mindestens gewisse Hinweise auf jene Eigentümlichkeiten fordern, um eine positive Entscheidung auf Grund der Samenentwicklung geben zu können. Doch auch dann ist noch zu beachten, daß die Samenentwicklung allein nicht entscheiden kann, sondern nur einer von den verschiedenen systematischen Gesichtspunkten ist.

Die Anwendung dieser Prinzipien auf die untersuchten Familien ergibt folgendes: Was die Beziehungen der Cucurbitaceen zu den Caricaceen und Passifloraceen betrifft, so spricht die Samenentwicklung in keinem Falle gegen eine Verwandtschaft, doch bietet sie nicht genügend positive Anhaltspunkte, sie für eine solche zu verwerten. Hingegen spricht die Samenentwicklung direkt gegen eine Verwandtschaft der Cucurbitaceen mit den Campanulaceen, Loasaceen, Aristolochiaceen, Begoniaceen und Ebenaceen.

Die Aristolochiaceen und Loasaceen können auch nicht zu den Caricaceen und Passifloraceen in Beziehung gebracht werden.

Dagegen lassen sich auf Grund der Samenentwicklung verwandtschaftliche Beziehungen vermuten zwischen den Caricaceen und Passifloraceen.

Eine auffallende Ähnlichkeit zeigen auch die Samen der Caricaceen und Euphorbiaceen, doch weichen sie in einem Punkte ab, dem noch von manchen Forschern Bedeutung beigelegt wird, so daß die Samenentwicklung zur Zeit nicht positiv zugunsten einer Verwandtschaft der beiden Familien verwertet werden kann.

Literatur.

Amici, G. B., Osservazioni microscopische sopra varie piante. Ann. Sci. Nat., 2, 1824.

Baillon, H., Histoire des plantes, 1886.

Ders, Mémoire sur la famille des Ranonculacées. Adansonia, 5, 1863.

Balicka Iwanowska, G., Contribution à l'étude du sac embryonaire chez quelques Gamopetales. Flora, 86, 1899.

Bentham, G. u. Hooker, J. D., Genera plantarum, 1867.

Bertrand, C. E., Téguments séminaux des Gymnosperms. Ann. Sci. Nat. 1878.

Billings, Fr. H., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora, 88, 1901.

Brongniart, A., Mémoire sur la génération et développement de l'embryon dans les végétaux phanérogames. Ann. Sci. Nat., 12, 1827.

Ernst, A. u. Schmid, E., Embryosackentwicklung und Befruchtung bei Rafflesia Patma Bl. Ber. D. bot. Ges., 27, 1909.

Engler u. Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien.

Eichler, A. W., Blütendiagramme, 1875.

Fickel, J. Fr., Über die Anatomie und Entwicklung der Samenschalen einiger Cucurbitaceen. Leipzig 1874.

Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.

Godfrin, M., Étude histologique sur les téguments séminaux des Angiosperms. Nancy 1880.

Harz, C. O., Landwirtschaftliche Samenkunde. Berlin 1885.

v. Höhnel, Fr., Morphologische Untersuchungen über die Samenschalen der Cucurbitaceen. Wien 1877.

Hofmeister, Wilh., Die Entstehung des Embryos der Phanerogamen. Leipzig 1849.

Hofmeister, Wilh., Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. Leipzig 1859—61.

Kirkwood, J. E., The comparative embryology of the Cucurbitaceae. New York 1904.

Lang, Fr. X., Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von Polypompholyx und Byblis gigantea. Flora, 88, 1901.

Longo, B., Ricerche sulle Cucurbitaceae e il significato del percorso intercellulare (endotropico) del tubetto pollinico. R. Acad. dei Lincei, 30, Roma 1903

Ders, La nutrizione dell' embryone delle Cucurbita. R. Acad. dei Lincei, Roma 1903.

Lothar, H. Aimé, Essai sur l'anatomie comparée des organes végétatifs et des téguments séminaux des Cucurbitacees. Lille 1881.

Mirbel, C. F. B., Nouvelles recherches sur la structure et les developpements de l'ovule végétale. Ann. Sci. Nat., 17, 1829.

Naudin, C., Organographie végétale. Ann. Sci. Nat., IV, 4, 1855.

Palm, Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Akad. Abhandlung, Stockholm 1915.

Reutter, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Blüte. Bot. Ztg. 1876.

Rüger, G., Beiträge zur Kenntnis der Gattung Carica. Diss., Erlangen 1887.

Schleiden, M. J., Bemerkung zur Bildung des vegetabilischen Embryo. Flora, 27, 1844.

Schweiger, J., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Euphorbiaceen Flora 1905.

van Tieghem, P., L'oeuf des plantes, considéré comme base de leur classification Ann. Sci. Nat., 8, 1901.

Ders., Structure de l'ovule des Caricacées. Ann. Sci. Nat., 17, 1903.

Warming, E., De l'ovule. Ann. Sci. Nat., VI, 5, 1878.

Ders., Observations sur la valeur systématique de l'ovule. Kopenhagen 1913.

v. Wettstein, R., Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig u. Wien 1911.