

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft

**Band:** 47 (1937)

**Artikel:** Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an *Osyris alba* L.

**Autor:** Schaeppi, Hansjakob / Steindl, Fritz

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-31820>

#### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

#### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

#### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 10.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Blütenmorphologische und embryologische Untersuchungen an *Osyris alba* L.

Von *Hansjakob Schaeppi* und *Fritz Steindl*.

Arbeiten aus dem Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich.  
II. Serie, Nr. 23.

Mit 10 Abbildungen im Text.

Eingegangen am 29. April 1937.

## Einleitung.

Die *Santalales* gehören zu den interessantesten Reihen der Angiospermen, sind doch die meisten Arten dieser Gruppe Parasiten. Offenbar im Zusammenhang mit dieser Lebensweise haben die vegetativen Organe mancher dieser Pflanzen Um- und Rückbildungen erfahren. Aber auch im Bau der Blüten zeigen viele *Santalales* mannigfache Abweichungen. So ist vor allem das Gynoecium samt den Samenanlagen bei vielen Vertretern stark reduziert, und auch in der Entwicklung des Embryosackes treten verschiedene Formen auf.

Diese Besonderheiten im Bau der reproduktiven Organe sind schon mehrfach Gegenstand von Untersuchungen geworden. Indessen steht eine zusammenfassende und vergleichende Betrachtung noch immer aus. Im Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich sind auf Anregung und unter Leitung von Prof. Dr. A. Ernst bereits eine Anzahl Vertreter der *Santalales* embryologisch und cytologisch untersucht worden, und es ist nun unsere Absicht, zunächst einige weitere, noch wenig oder gar nicht untersuchte Arten zu studieren. Auf Grund dieser und der bereits vorliegenden Untersuchungen wird dann eine vergleichende Betrachtung möglich werden, die es erlauben soll, die z. T. stark reduzierten Formen von den einfacheren abzuleiten.<sup>1</sup>

Im Hinblick auf dieses Ziel schien es von hohem Interesse, zuerst eine verhältnismässig wenig abgeleitete Form, *Osyris alba* L., eingehend zu untersuchen. Es erheben sich dabei im besonderen die folgenden Fragen :

Allen *Santalaceen* und *Myzodendraceen* kommt eine zentrale Plazenta zu, die bei einigen Gattungen, wie z. B. *Thesium*, eine recht eigenartige Form annehmen kann. Immerhin ist bei diesen beiden Familien die zentrale Plazentation absolut klar. Aber genau wie bei den

<sup>1</sup> Wir führen die Arbeitsteilung dabei so durch, dass H. Schaeppi die morphologischen, F. Steindl die embryologisch-cytologischen Untersuchungen übernimmt.

*Primulaceen* sind auch bei diesen Familien über die morphologische Natur der zentralen Plazenta die verschiedensten Ansichten geäussert worden. Einige Forscher erblicken darin ein Gebilde der Blütenachse, wogegen andere glauben, dass die Plazenta aus Karpellteilen gebildet wird. Schliesslich wird noch die Ansicht vertreten, dass am Aufbau der Plazenta sowohl Achsen- wie Fruchtblattgewebe beteiligt sind. In Anbetracht dieser Verhältnisse ist eine genaue Untersuchung des Gynoeciums von *Osyris alba* von Interesse. Dabei ist vor allem auch der Leitbündelverlauf eingehend zu studieren, da dieser immer und immer wieder für diese oder jene Ansicht ins Feld geführt wird. Noch aus einem anderen Grund ist eine genaue Untersuchung der zentralen Plazenta wünschenswert: Bei den *Loranthaceen* sind die Plazentationsverhältnisse wesentlich komplizierter. Einige Vertreter dieser Familie, z. B. *Korthalsella*, besitzen an Stelle der zentralen Plazenta eine kleine Papille. Diese ist in Analogie zu den Verhältnissen, wie sie die *Santalaceen* zeigen, als reduzierte Plazenta aufgefasst worden. Aber diese Auffassung blieb keineswegs die einzige. So wurde die Ansicht geäussert, dass diese Papille eine reduzierte Samenanlage repräsentiere; die extremste Ansicht geht jedoch dahin, dass darin ein verkümmter zweiter Karpellkreis zu erblicken sei. So musste auch von dieser Seite her die Untersuchung der zentralen Plazenta einer *Santalacee* interessieren, um wenn immer möglich weitere Anhaltspunkte für einen Vergleich zu finden. Neben diesen Untersuchungen über die Plazentationsverhältnisse wird auch der Gesamtaufbau des Gynoeciums sowie dessen Entwicklungsgeschichte zu studieren sein, um damit eine Vergleichsbasis für die stark reduzierten Formen, wie sie einzelne *Loranthaceen* zeigen, zu schaffen.

Im embryologischen Teil handelt es sich darum, die verschiedenen Typen in bezug auf den Bau der Samenanlagen und des Embryosackes, der Reduktions- und Tetradenteilung, und der Chromosomenzahl zu untersuchen.

Das Material zu der vorliegenden Arbeit ist von einem von uns (H. Sch.) in der Umgebung von Montpellier gesammelt worden. Für dessen nachträgliche Ergänzung sind wir Herrn Dr. M. Wraber (Maribor/Montpellier) zu Dank verpflichtet.

Es ist uns eine angenehme Pflicht, unserem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Ernst, für das Interesse, das er auch dieser Arbeit entgegengebracht hat, unseren ergebensten Dank auszusprechen.

### I. Blütenmorphologie.

*Osyris alba*, ein kleiner, halbparasitischer Strauch der mediterranen Garigue, besitzt getrenntgeschlechtliche Blüten. Sowohl in den männlichen wie in den weiblichen Blüten sind die Organe des anderen Ge-

schlechtes in Resten nachweisbar; und nicht selten findet man auch Blüten, in denen Staub- und Fruchtblätter zur vollen Entwicklung gelangt sind. Die weiblichen Blüten sitzen einzeln, terminal an kurzen Trieben, während die männlichen zu mehreren in kleinen, traubigen Blütenständen stehen.

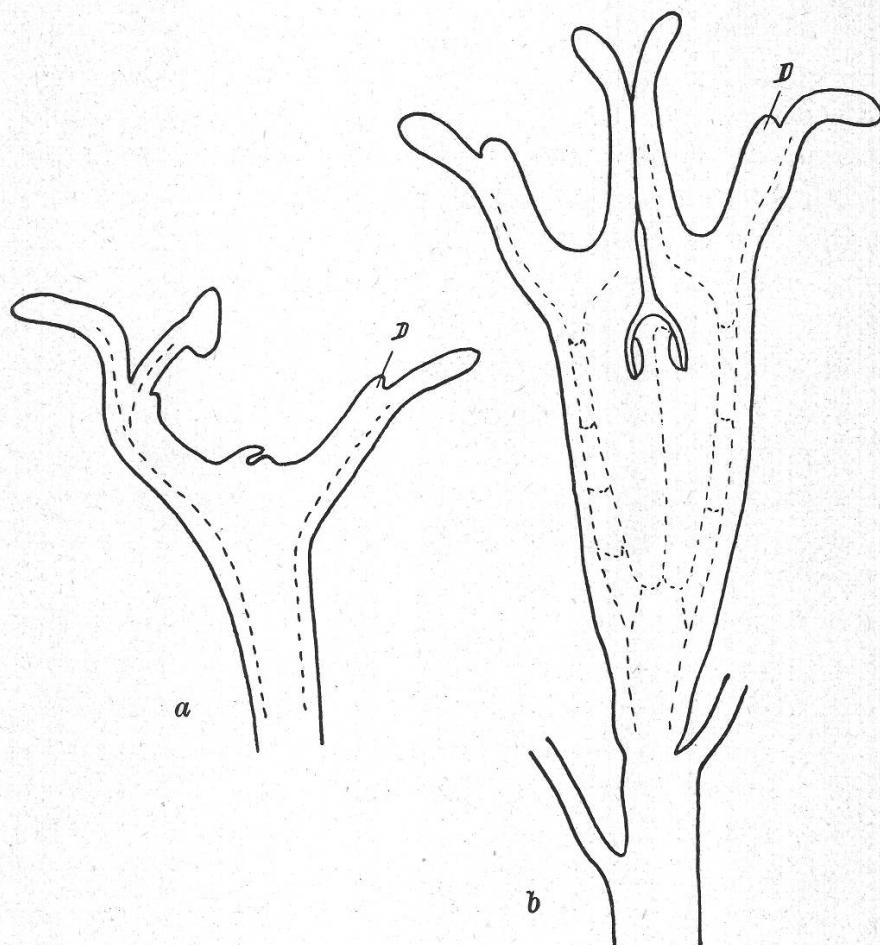


Abbildung 1.

*Osyris alba*, Längsschnitt a durch eine männliche, b durch eine weibliche Blüte. Leitbündel gestrichelt. D = Diskus, weitere Erklärungen im Text. Vergr. 14fach.

### 1. Untersuchungsergebnisse.

Es sei nun zunächst der Bau, die Entwicklungsgeschichte und der Leitbündelverlauf dieser Blüten eingehend dargestellt. Im Anschluss daran soll der Versuch unternommen werden, einige Besonderheiten, die sich dabei zeigen werden, zu deuten.

Die Blütenhülle von *Osyris alba* ist einfach. Sie besteht bei beiden Blütenformen aus drei Blättern, die zu einer kurzen Röhre vereinigt sind. Die ungefähr dreieckigen Perigonzipfel sind mehr oder weniger flach ausgebreitet. Wie bei vielen anderen *Santalaceen* findet man auch in den Blüten von *Osyris* einen Diskus. Dieser stellt ein

flaches bis schwach konkaves Gebilde dar, das innerhalb der Perigonröhre ansetzt und zum Teil mit dieser verwachsen ist (in der Abb. 1 a und b mit D bezeichnet). Zwischen den Abschnitten der Blütenhülle bildet der Diskus kleine schuppenförmige Fortsätze, die bei anderen Vertretern dieser Familie, z. B. bei *Santalum album*, recht ansehnliche Dimensionen erreichen können.

In den männlichen Blüten (Abb. 1 a) stehen die drei Staubblätter vor den Abschnitten des Perigons. Dasselbe gilt auch für die Staminodien in den weiblichen Blüten. Die Staubblätter sind mit der Blütenhülle verwachsen, und zwar sind die Filamente ungefähr in der Höhe des Überganges der Perigonröhre in den Saum inseriert. Die Antheren sind ditheatisch und öffnen sich durch Längsrisse. Das Filament setzt nur wenig oberhalb der Basis des Staubbeutels an.

Am Grunde der männlichen Blüten findet man stets eine kleine Vertiefung, die von einem unregelmässig geformten Gewebewall umgeben ist (Abb. 1 a). In dieser Bildung hat man das reduzierte Gynoecium zu erblicken. Dabei entspricht, wie die Entwicklungs geschichte noch deutlicher zeigen wird, die Vertiefung der Fruchtknotenhöhlung und der umschliessende Wall dem verkümmerten Fruchtknotengehäuse.

Wie bereits erwähnt wurde, lassen sich in den weiblichen Blüten Reste der Staubblätter nachweisen. Bei Durchmusterung einer grösseren Anzahl von Blüten findet man alle Übergänge von beinahe ganz reduzierten bis zu voll entwickelten Stamina. Oft trifft man auch Staubblätter, die äusserlich normal ausgebildet sind, deren Pollen jedoch degeneriert ist. (In dem in der Abb. 1 b dargestellten Längsschnitt durch eine weibliche Blüte sind die Staminodien nicht getroffen.)

Das Gynoecium von *Osiris alba* wird von drei verwachsenen Karpellen gebildet. Dies geht aus der 3-Zahl der Narbenlappen hervor. Wie weiter unten zu zeigen sein wird, bestätigt auch die Untersuchung des Leitbündelverlaufes diese Feststellung. Hinsichtlich der Stellung der Fruchtblätter ist hervorzuheben, dass diese mit den Abschnitten der Blütenhülle, also auch mit den Staubblättern, alternieren. — Das Gynoecium von *Osiris* ist im Sinne von W. Troll (1928) als paracarp zu bezeichnen. Die Plazentation ist zentral. Der apocarpe Abschnitt, die Narbenlappen sind nur kurz. Der weitaus grösste Teil der gesamten Länge des Gynoeciums entfällt auf die paracarpe Zone. Auf eine interessante Besonderheit sei jetzt schon hingewiesen: Wenn auch nicht in allen Blüten, so doch in einzelnen, ist es möglich, Reste des syncarpen Abschnittes nachzuweisen.

Die Narbe von *Osiris* besteht aus drei Lappen, die etwas aus einanderspreizen (Abb. 1 b). Sie sind dicht mit langen Papillen besetzt. Wie ein Querschnitt durch diese Region des Gynoeciums zeigt (Abb. 5 a), haben die Narbenlappen eine unregelmässige Form. An ihren Innen-

seiten können jedoch stets seichte Rinnen festgestellt werden, die die Karpelloberseite repräsentieren.

Der Griffel ist nach unten schwach verdickt und zeigt im Querschnitt kreisrunde Form (Abb. 1 b und 5 b). Der Griffelkanal ist in seinem unteren Teil offen, während er im oberen Abschnitt nachträglich durch Zellen, die von den Karpellinnenseiten gebildet werden, verschlossen wird. Im oberen Teil erscheint also der Griffel als kompakter Körper. Die ursprüngliche Höhlung lässt sich jedoch auch am ausgewachsenen Organ leicht nachweisen, indem die nachträglich gebildeten Zellen, die sehr plasmareich sind und offenbar der Leitung der Pollenschläuche dienen, die ursprüngliche Lage des Griffelkanals angeben. In der Abb. 5 b sind diese Stellen durch die Schraffur hervorgehoben. Der Griffelkanal wird also in dieser Region von drei tiefen Rinnen gebildet, die in der Mitte zusammenstossen. Diese Rinnen entsprechen nicht, wie man zunächst vermuten könnte, den Verwachszonen der Karpelle, sondern werden von den Karpelloberseiten umgeben und deuten somit die Mediane jedes Fruchtblattes an. Dies geht deutlich aus den Lageverhältnissen hervor, wie sie die Abb. 5 zeigt. (Alle Querschnittsfiguren dieser Abbildung sind genau gleich orientiert.) Der offene Kanal im unteren Griffelabschnitt zeigt einen dreieckigen Umriss (Abb. 5 c und d), wobei die Ecken in den Medianebenen der Karpelle liegen.

Der Fruchtknoten ist, wie Abb. 1 b deutlich zeigt, unständig, d. h. der Fruchtknoten ist in die becherförmige Vertiefung der Blütenachse versenkt und mit dieser verwachsen. Eine Differenzierung in Achsen- und Karpellgewebe ist an den Blüten nicht zu erkennen. Hingegen gibt Ph. van Tieghem (1869 b, S. 345) an, dass an Früchten das Gewebe der Achse « par une couche grisâtre de petites cellules arrondies » von Fruchtknotenparenchym getrennt ist. Und an dem mit den *Santalaceen* nahe verwandten *Myzodendron brachystachyum* DC. stellte K. v. Goebel (1933) fest, dass das Karpellgewebe durch einen Sklerenchymmantel nach aussen abgegrenzt ist.

*Osiris alba* besitzt wie alle *Santalaceen* eine zentrale Plazenta. Diese füllt, wie aus der Abb. 1 b ersichtlich ist, die Fruchtknotenhöhlung beinahe vollständig aus. Sie hat die Form eines halbkugeligen bis länglichen Höckers und ist damit viel einfacher gebaut als etwa die zentralen Plazenten der *Primulaceen*, die stets in eine stielartige Zone und in eine mehr oder weniger kopfige Verdickung differenziert sind und zudem häufig einen Fortsatz tragen, der in den Griffelkanal hineinragt (Abb. 6 a). Aber auch innerhalb der *Santalaceen* gibt es Gattungen, deren Plazenten komplizierter gebaut sind. So zeigt z. B. *Santalum album* eine Plazenta, die derjenigen der *Primulaceen* sehr ähnlich ist. (Vgl. hierzu S. 386 und ferner H. Schacht 1865/66 und G. Hiereny mus 1889.)

Die Plazenta von *Osyris* trägt drei Samenanlagen, über deren Bau im Abschnitt über die Embryologie berichtet werden wird. Sie stehen in denselben Ebenen wie die Narbenlappen, also in den Medianen der Karpelle.

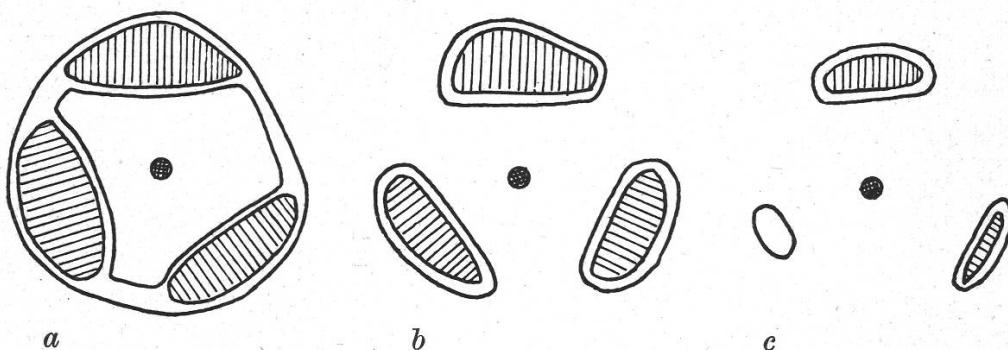


Abbildung 2.

*Osyris alba*, Querschnitte durch die Basis des Gynoeciums, Samenanlagen einfach, Leitbündel doppelt schraffiert. Weitere Erklärungen im Text. Vergr. 80fach.

Es ist hier der Ort, auf die bereits kurz erwähnte Besonderheit, dass nämlich die Basis des Gynoeciums in manchen, wenn auch nicht allen Blüten von *Osyris alba* syncarp ist, näher einzutreten. Diese Verhältnisse sind in Abb. 2 dargestellt. Die Fig. a zeigt einen Querschnitt durch die Mitte der Plazenta. Man erkennt das Plazentargewebe mit dem einzigen Leitbündel in der Mitte, ferner die drei Samenanlagen und darum herum den Fruchtknotenraum begrenzt von den Karpellinnenwänden. Tiefer geführte Querschnitte (Fig. b und c der Abb. 2) lassen erkennen, dass der Fruchtknoten unten gefächert ist. Entsprechend den drei Karpellen sind drei Fächer vorhanden. Die dazwischenliegenden Gewebeteile, d. h. die «Verwachsungsstellen» von Plazenta und Fruchtknoteninnenwand, entsprechen den verwachsenen Seitenwänden der Karpelle. Die Bedeutung dieser Erscheinung wird klar, wenn man sich mit W. Troll (1928) vorstellt, dass das paracarpe Gynoecium von einem gefächerten Fruchtknoten durch Reduktion des syncarpen Abschnittes und durch Verlegung der fertilen Zone abzuleiten ist. Wie W. Troll in seiner grundlegenden Arbeit über die Morphologie des coenocarpen Gynoeciums zeigte, lassen sich in paracarpen Gynoecien mit parietalen Plazenten Reste des syncarpen Abschnittes nachweisen. (Vergl. hierzu auch meine Untersuchungen an *Resedaceen*, 1937.) Die eben erwähnten Feststellungen zeigen nun, dass auch in paracarpen Gynoecien mit zentraler Plazentation dieselbe Erscheinung auftritt. Nebenbei sei noch darauf hingewiesen, dass auch bei manchen *Primulaceen* die Basis des Gynoeciums Reste einer Fächerung aufweist. Auf die Bedeutung dieser Beobachtung für die vergleichende Morphologie des Gynoeciums wird in anderem Zusammenhang eingehend zurückzukommen sein (vgl. Anmerk. auf S. 379).

Da in den weiblichen wie in den männlichen Blüten von *Osyris alba* Reste des anderen Geschlechtes wahrnehmbar sind, verläuft die Entwicklungs geschichte beider Blütenformen anfänglich gleich. Erst nachdem die ersten Anlagen aller Blütenkreise entstanden sind,

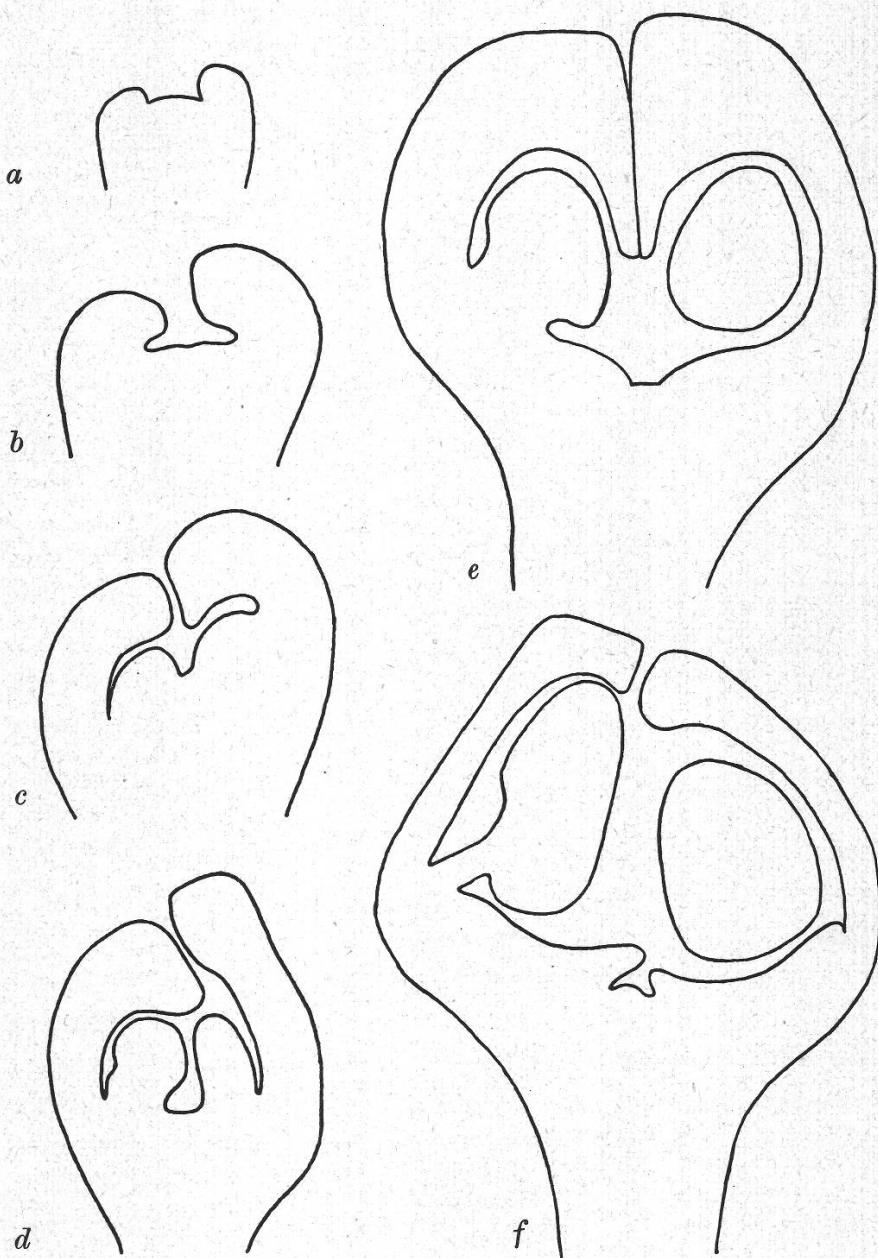


Abbildung 3.  
*Osyris alba*, Längsschnitte durch männliche Blütenknospen. Erklärungen im Text. Vergrösserungen  
a—c 160fach, d—e 80fach, f 32fach.

tritt ein Unterschied zutage, indem in den weiblichen Blüten die Staubblätter, in den männlichen Blüten die Karpelle in ihrer Entwicklung gehemmt werden.

In der Abb. 3 sind Längsschnitte durch männliche Blütenknospen dargestellt. Dass es sich dabei wirklich um männliche Blütenknospen

handelt, lässt sich mit Sicherheit auf Grund ihrer Stellung in traubigen Blütenständen feststellen. Die Fig. a und b zeigen Schnitte durch ganz junge Blütenknospen, in denen die Perigonblätter eben im Entstehen begriffen sind. In den beiden folgenden Bildern (Fig. c und d) erkennt man bereits die Staubblattprimodien. Die Stamina werden als halb-

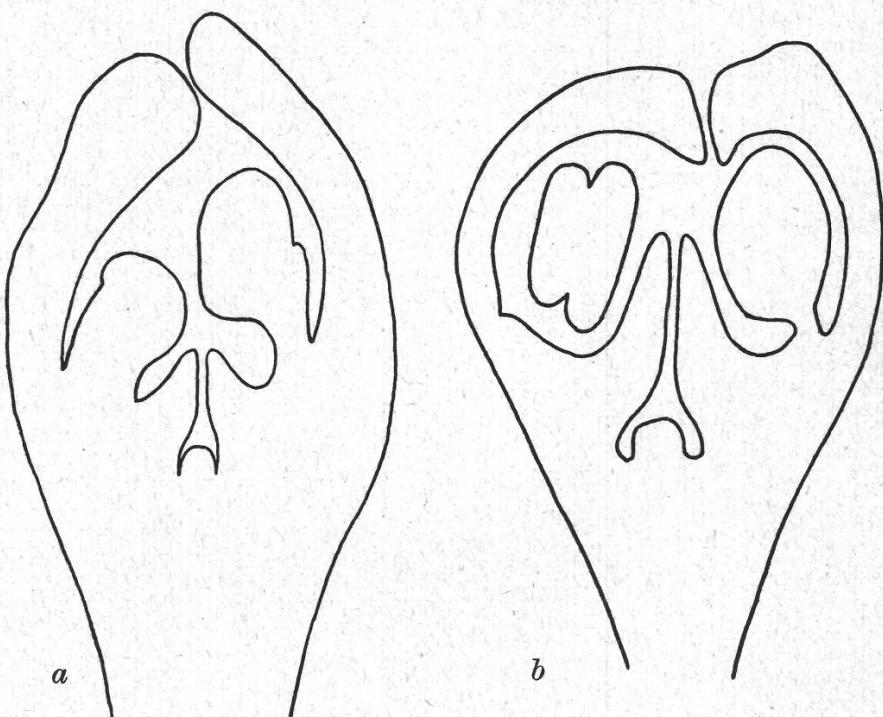


Abbildung 4.  
*Osiris alba*, Längsschnitte durch weibliche Blütenknospen.  
Erklärungen im Text. Vergr. a 80fach, b 40fach.

kugelige Höcker angelegt, an denen sich bald eine untere, stielförmige Zone, das spätere Filament, und eine obere Verdickung, die spätere Anthere, differenzieren. Nun strecken sich die basalen Teile der Perigonblätter (Abb. 3 e) und dazwischen erscheint ein flacher Ringwall, der in der Mitte eine kleine Vorwölbung umschliesst (Abb. 3 f). Dieses Gebilde stellt die Anlage des Gynoeciums dar. Während aber in den männlichen Blüten alle so vorgebildeten Teile stark in die Länge wachsen, entwickelt sich das Gynoecium nicht weiter, so dass es in den fertigen Blüten nur als kleiner Rest erkennbar ist.

Die Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüten verläuft, wie bereits erwähnt, anfänglich genau gleich. In diesen entwickeln sich aber die Staubblattanlagen nicht oder nur wenig weiter, während der aus den drei verwachsenen Karpellen gebildete Ringwall sich stark streckt. Umschlossen von diesem erscheint eine halbkugelige Vorwölbung, das ist die zukünftige Plazenta (Abb. 4 a). Der Ringwall wächst stark in die Länge und bildet so den Griffel, dessen Kanal auf diesem Entwicklungsstadium deutlich erkennbar ist (Abb. 4 b). Der untere Teil des Gynoe-

ceums verwächst congenital mit der Blütenachse, was zur Folge hat, dass die beiden Gewebe auch an den voll entwickelten Blüten nicht unterschieden werden können. Der basale Blütenteil streckt sich in den weiblichen sehr stark in die Länge, während er in den männlichen Blüten kurz bleibt.

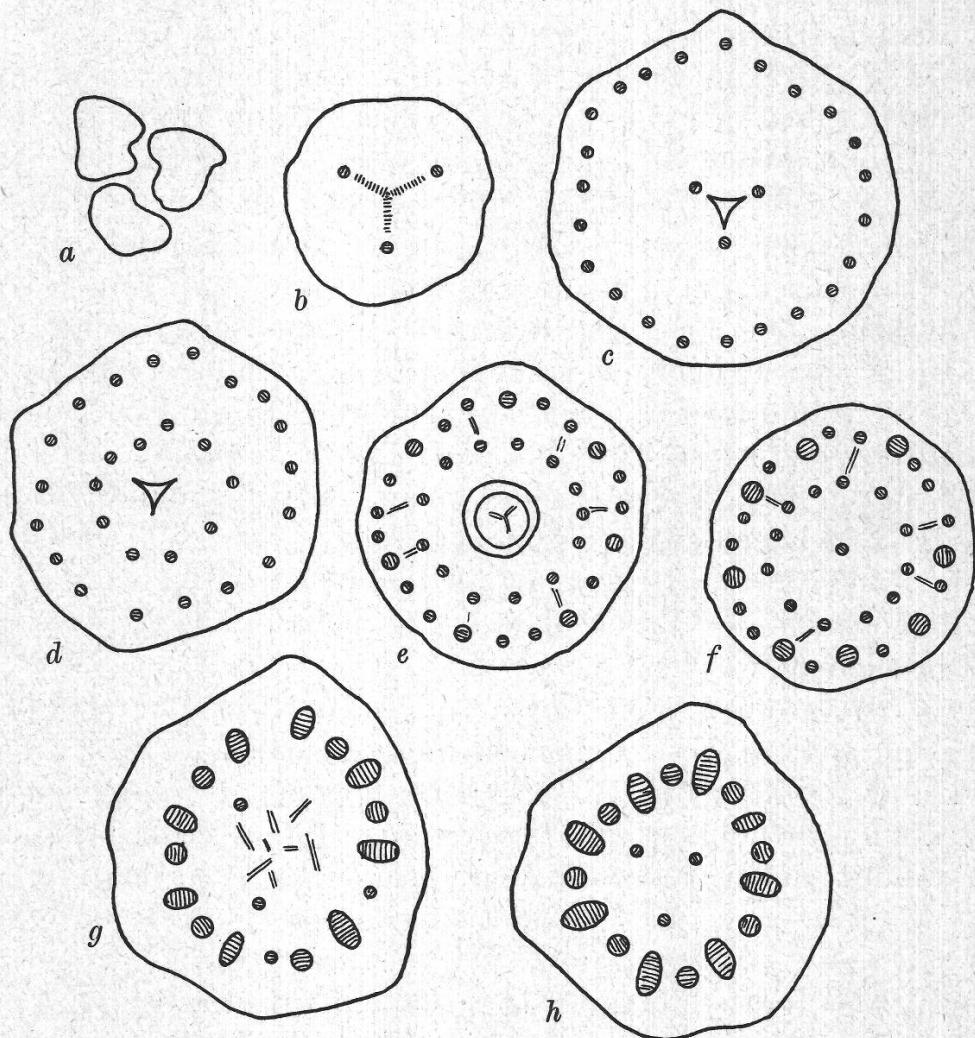


Abbildung 5.

*Osyris alba*, Querschnitte durch eine weibliche Blüte. Leitbündel schraffiert, weitere Erklärungen im Text. Vergr. 20fach.

Der Leitbündelverlauf in den männlichen Blüten von *Osyris alba* ist ausserordentlich einfach. Den Achsenmantel der Blüten durchzieht ein aus zahlreichen Bündeln bestehender Ring. Diese treten in die Perigonabschnitte ein. Vom Medianus jedes Blütenhüllblattes zweigt ein Strang ab, der das Staubblatt versorgt (Abb. 1 a). Wesentlich komplizierter verlaufen die Leitbündel in den weiblichen Blüten. Dies soll an Hand der in Abb. 5 zusammengestellten Querschnitte und des Längsschnittes in Abb. 1 b verfolgt werden. Wie in den männlichen, durchzieht auch bei den weiblichen Blüten ein Ring von vielen Leit-

bündeln den Achsenmantel. Daneben treten im Blüteninneren noch zahlreiche Stränge auf, die man entsprechend der Tatsache, dass sie in den männlichen Blüten fehlen, als Leitbündel des Gynoeciums zu betrachten hat. Von dem Leitbündelrohr, das die ganze Blüte durchzieht, zweigen nur wenig oberhalb der Blütenbasis drei Stränge ins Innere der Blüte ab. Diese verlaufen in denselben Ebenen wie die Narbenlappen, also in den Medianebenen der Karpelle (Abb. 5 h). Dies und der weitere Verlauf dieser Stränge erlaubt diese als Karpellbündel zu bezeichnen. Etwas höher teilen sich diese in zahlreiche Stränge auf, die in einem zweiten, konzentrischen Rohr angeordnet nach oben verlaufen (Abb. 5 g, f, e und d). Nur ein einziges Leitbündel zieht genau in der Längsachse der Blüte nach oben. Dieses dringt in die Plazenta ein und teilt sich an deren Spitze in drei Äste auf, die die Samenanlagen versorgen (Abb. 5 f und e). Zwischen dem äusseren, dem Achsenmantel entsprechenden, und dem inneren, dem Gynoecium zugehörigen Leitbündelzylinder treten zahlreiche Verbindungen auf, wie aus den Abb. 1 b und 5 e und f deutlich ersichtlich ist. Diese Tatsache macht es verständlich, dass die zuerst festgestellten Karpellbündel relativ schwach sind. Nach oben werden die Fruchtknotenbündel immer dünner, und schliesslich treten nur drei Stränge in den Griffel ein (Abb. 5 d, c und b). Diese liegen in den Medianebenen der Fruchtblätter und müssen deshalb als Dorsalmedianen bezeichnet werden.

Diese Verhältnisse sind im wesentlichen bereits von P. h. v. a n T i e g h e m (1869 b) beschrieben worden. Leider gab dieser Forscher jedoch keine Abbildungen. So war eine nochmalige, eingehende Darstellung des Leitbündelverlaufes notwendig, um so mehr als dieser für das Verständnis der Karpellform von entscheidender Bedeutung ist.

## 2. Deutung.

Soweit die Feststellungen über den Bau, die Entwicklungsgeschichte und den Leitbündelverlauf der Blüten von *Osyris alba*. Nunmehr ist der Versuch zu unternehmen, für die festgestellten Besonderheiten eine Deutung zu finden. Auf die Bedeutung der syncarpen Basis des Gynoeciums ist bereits hingewiesen worden. Dass auch die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der Blüten von Wert ist, wird sich bei der Besprechung der *Loranthaceen* zeigen; indem nämlich manche Entwicklungsstadien der *Osyris*-Blüten mit den ausgewachsenen Blütenformen gewisser *Loranthaceen* eine auffallende Ähnlichkeit aufweisen. Schliesslich bleibt als wichtigstes Problem in diesem Zusammenhang die Frage nach der Karpellform bei *Osyris*, oder spezieller gefasst, die Frage nach dem morphologischen Wert der zentralen Plazenta.

Es ist bereits in der Einleitung darauf hingewiesen worden, dass über den morphologischen Wert der zentralen Plazenta ganz verschie-

dene Ansichten geäussert worden sind. Diese sind: 1. Die Plazenta stellt ein Achsenorgan dar. 2. Die Plazenta besteht aus verwachsenen Karpellteilen. Und 3. die Plazenta wird sowohl von Achsen- wie von Fruchtblattgewebe aufgebaut, wobei die « Karpellsohlen » die zentrale Achse gleichsam überziehen. Diese Auffassungen sind gestützt auf vergleichend-morphologische, anatomische, entwicklungsgeschichtliche und teratologische Befunde vertreten worden. Wenn nun darangegangen werden soll, diese Verhältnisse für die *Santalaceen* und besonders für *Osiris* zu studieren, so darf nicht ausser acht gelassen werden, dass möglicherweise das Gynoecium dieser Gattung bereits reduziert ist und nicht mehr die ursprünglichen Verhältnisse zeigt. (Die wenig differenzierte Plazenta und der Leitbündelverlauf weisen darauf hin.) Es müssen daher zum Vergleich Formen herangezogen werden, die als nicht reduziert betrachtet werden dürfen, wie beispielsweise die *Primulaceen*. Schon Ph. van Tieghem (1869 a und b) wies auf die prinzipielle Übereinstimmung im Aufbau der zentralen Plazenten der *Primulales* und *Santales* hin. Im folgenden sei derselbe Vergleich noch einmal durchgeführt, wobei sich zeigen wird, dass er zu einem von der van Tieghem'schen Auffassung abweichenden Resultat führt.

Die für viele *Primulaceen* charakteristischen Verhältnisse im Bau und im Leitbündelverlauf der Plazenta sei am Beispiel von *Lysimachia vulgaris* erläutert.<sup>1</sup> Die Plazenta dieser Art (Abb. 6 a—c) ist in eine stielförmige Zone und eine Verdickung differenziert. An ihrer Spitze trägt sie einen Fortsatz, der in den Griffelkanal hineinragt.

Die Samenanlagen stehen an den Flanken der Plazenta, während der Plazentarfortsatz steril ist. In das Fruchtknotengehäuse treten fünf Leitbündel ein, deren Hadrom wie in allen Blattorganen nach oben, bzw. innen gelagert ist. In den Leitbündeln hingegen, die die Plazenta versorgen, ist die Lagerung von Hadrom und Leptom umgekehrt, d. h. Holzteil nach unten, aussen und Siebteil nach oben, innen. Aus dieser inversen Lagerung zog Ph. van Tieghem (1869 a) den Schluss, dass die Plazenta der *Primulaceen* aus Anhängseln der Karpelle aufgebaut ist. Diese Verhältnisse bedürfen indessen einer genaueren Darlegung. Aus dem eben besprochenen Leitbündelverlauf geht hervor, dass die Fruchtblätter der *Primulaceen* peltate Organe sind. Die Karpellspreite bildet das Fruchtknotengehäuse, während die Querzonen (Karpellsohlen) die Samenanlagen hervorbringen. Die Leitbündel, die die Fruchtknotenwandung innervieren, sind als Dorsalmedian, die inversen Plazentarbündel als Ventralmedian aufzufassen. Zum Vergleich sei auf gewisse *Centrospermen* hingewiesen, deren verwandtschaftliche Beziehungen zu den *Primulaceen* immer besser erkannt werden. Das

<sup>1</sup> Die im folgenden gemachten Angaben sind einer in Vorbereitung befindlichen Arbeit über die zentrale Plazenta der *Primulaceen* entnommen. Darin werden alle damit in Zusammenhang stehenden Fragen eingehend zu erörtern sein.

Gynoecium von *Phytolacca* z. B. zeigt genau denselben Leitbündelverlauf. Für diese Gattung war es mir möglich, die peltate Struktur der Karpelle nachzuweisen, obschon, genau wie bei den *Primulaceen*, die Querzonen entwicklungsgeschichtlich nicht getrennt von der Blütenachse festgestellt werden können. Eine noch bessere Vergleichsbasis für

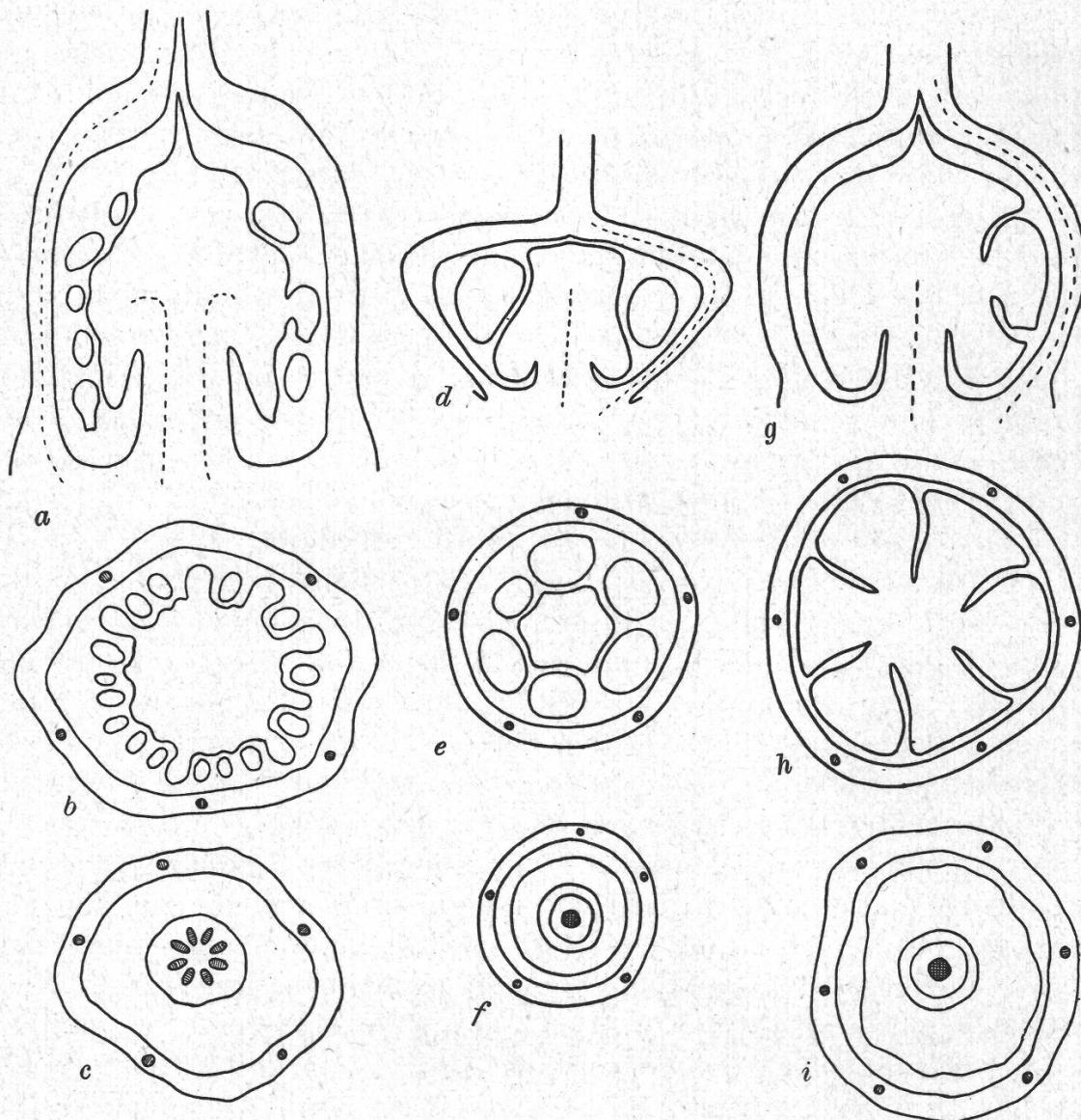


Abbildung 6.

Längsschnitte und Querschnitte durch den mittleren und unteren Teil des Fruchtknotens einiger *Primulaceen*. a—c *Lysimachia vulgaris*, d—f *Androsace alpina*, g—i *Asterolinum linum-stellatum*. Leitbündel gestrichelt bzw. schraffiert. Weitere Erklärungen im Text. Vergr. a—c 24fach, d—f 30fach, g—i 90fach.

die *Primulaceen* würde das Gynoecium mancher *Caryophyllaceen* abgeben, doch sind diese noch nicht vollständig untersucht. (Vgl. hierzu W. T r o l l 1932 und H. S c h a e p p i 1936.)

Aus diesen Betrachtungen darf mit Sicherheit geschlossen werden, dass am Aufbau der Plazenta Teile der Karpelle beteiligt sind. Ob aber

die ganze Plazenta aus Fruchtblattgewebe besteht, oder ob die Achse mitbeteiligt ist, kann damit noch nicht entschieden werden. In dieser Frage kann das Studium der Blütendurchwachsungen, die bei einer Reihe von *Primulaceen* beobachtet wurden, klärend wirken. Ph. van Tieghem (1869 a) glaubte, dass nur in solchen monströsen Blüten die Plazenta einen Achsenkern enthält. E. Heinricher (1932 und 1933) hingegen gelangt, um nur eine Untersuchung dieser Art aus jüngster Zeit zu nennen, zu der Ansicht, dass die Achse stets am Aufbau der Plazenta beteiligt ist. Ebenfalls zu dieser Auffassung führt die Betrachtung der Form der Plazenta. Es ist bereits auf den terminalen Fortsatz, der in den Griffelkanal hineinragt, hingewiesen worden. Dieser wird bei einzelnen Arten, wie z. B. *Soldanella*, sehr lang, trägt aber, worauf W. Troll (1928) aufmerksam gemacht hat, nie Samenanlagen. Dieser Fortsatz ist zweifellos als Verlängerung der Blütenachse zu betrachten. Die Plazenta der *Primulaceen* besteht somit aus einem Achsenkern, mit dem die Querzonen der Fruchtblätter, die die Samenanlagen tragen, verwachsen sind.

Ein Vergleich der Nervatur des Gynoeciums von *Lysimachia* und *Osyris* zeigt wesentliche Unterschiede. Dementsprechend wäre es verfrüht, den Schluss ziehen zu wollen, dass auch die zentrale Plazenta von *Osyris* denselben morphologischen Wert besitzt wie diejenige der *Primulaceen*. Wie K. von Goebel (1933) jedoch auf Grund der Untersuchungen von L. Vidal (1900) darlegt, lassen sich auch innerhalb der *Primulaceen* Vereinfachungen des Leitbündelverlaufes feststellen. So zeigen manche Arten, die nur sehr wenige Samenanlagen ausbilden, nur ein einziges, zentrales Leitbündel, das in die Plazenta eintritt. Dieser Strang ist als Verschmelzungsprodukt der Ventralmedianen der Fruchtblätter zu betrachten. (Vgl. hierzu die Abb. 6 d—f, in der diese Verhältnisse für *Androsace alpina* dargestellt sind.) Vergleicht man nunmehr diesen vereinfachten Leitbündelverlauf mit demjenigen von *Osyris*, so wird die Übereinstimmung klar. Diese zeigt sich nicht nur im Verlauf, sondern auch im Bau der Leitbündel. Während die Ventralmedianen von *Lysimachia* deutlich in Hadrom und Leptom gegliedert sind, zeigen die Plazentarbündel von *Androsace* und *Osyris* keine oder fast keine Differenzierung mehr. Auf Grund dieser an den *Primulaceen* gemachten Feststellungen ist es erlaubt, das Plazentarbündel von *Osyris* als Verschmelzungsprodukt der drei Ventralmedianen zu betrachten. Daraus folgt, dass die Karpelle von *Osyris* peltat sind, und dass deren Querzonen am Aufbau der zentralen Plazenta beteiligt sind. Ob die zentrale Plazenta von *Osyris* nur aus Karpellgewebe besteht, oder ob auch die Blütenachse beteiligt ist, lässt sich auf Grund dieser Untersuchungen nicht entscheiden. Immerhin legt die lange Plazentarspitze bei *Santalum* die Vermutung nahe, dass bei allen *Santalaceen* die Plazenta einen Achsenkern ent-

hält. Aus den oben stehenden Untersuchungen geht ferner hervor, dass die Plazenta von *Osyris* nicht als ursprüngliche, sondern als abgeleitete Bildung zu betrachten ist.

Schliesslich sei noch auf eine Besonderheit hingewiesen, die auch bei einigen *Primulaceen* beobachtet werden kann. Bei *Osyris* füllt die Plazenta den ganzen Fruchtknotenraum aus. Die Samenanlagen stehen nicht an der Oberfläche der Plazenta, sondern sind in diese versenkt. Genau dieselbe Erscheinung zeigt auch *Asterolinum linum-stellatum* (Abb. 6 g—i). Im Zusammenhang mit späteren Untersuchungen wird hierauf eingehend zurückzukommen sein.

## II. Embryologischer Teil.

Die Reihe der *Santalales* ist ausgezeichnet durch eine Anzahl von Reduktionserscheinungen im Bereiche der Vegetations- und Reproduktionsorgane. Das führt zur Frage, ob den Veränderungen am Sporophyten auch solche des Gametophyten parallel gehen. Es handelt sich also darum, in dieser und in den folgenden Arbeiten die Embryosackentwicklung und den Verlauf der Pollenbildung an verschiedenen Vertretern der *Santalales* zu verfolgen und schliesslich die gefundenen Resultate miteinander zu vergleichen.

Embryologische Untersuchungen an *Osyris alba* sind schon 1885 von L. Guignard durchgeführt worden, so dass es sich eigentlich erübrigen würde, nochmals darauf zurückzukommen, besonders auch deshalb, weil an dem mir zur Verfügung stehenden Pflanzenmaterial nicht die ganze Entwicklung zu verfolgen war. Die Arbeit wurde jedoch im Zusammenhang mit den morphologischen Untersuchungen von H. Schaeppi unternommen, und es war wünschenswert, die Ergebnisse der bisherigen embryologischen Untersuchungen an *Santalaceen* zusammenzustellen und als Grundlage für die weiteren Studien dieser Art an verschiedenen Vertretern der *Santalales* zu benutzen. Material zu diesen späteren Arbeiten hat uns Herr Prof. A. Ernst zum Teil schon heute in sehr liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt.

Die erste Familie aus der Reihe der *Santalales*, die *Santalaceen*, umfassen nach Engler-Prantl (1894, 1. Auflage) 26 Gattungen, von denen nur drei embryologisch untersucht sind: *Thesium*, *Santalum* und *Osyris*. Mit ihrer Untersuchung haben sich Griffith (1844), Hofmeister (1859), Schacht (1865), Guignard (1885), Strasburger (1885), Modilewski (1928) und Schulze (1933) beschäftigt. Es sei zunächst für die untersuchten Formen dieser Gattungen eine Übersicht über den Verlauf der Embryosackbildung gegeben.

*Thesium divaricatum* wurde 1885 von L. Guignard untersucht. Er fand in der Fruchtknotenhöhlung eine stielförmige zentrale

Plazenta, die spiraling gedreht ist. An deren Spitze sind drei hängende Samenanlagen ausgebildet, die der Mediane der Fruchtblätter gegenüberstehen (Abb. 7 a). Die Samenanlagen besitzen keine Integumente, es sei denn, dass man mit Goebel eine kleine Einsenkung an der Spitze der Samenanlage als Rest einer Mikropyle deuten will; nach



a Abbildung 7. b

a Plazenta von *Thesium divaricatum*.

b Plazenta von *Santalum album*.

Vergr. zirka 25fach.

dieser Auffassung würden dann die *Santalaceen* die Andeutung eines dicken Integumentes besitzen. Da aber an der reifen Frucht keine Samenschale ausgebildet ist, kann man wohl auch weiterhin von nackten Samenanlagen sprechen.

Im Nucellus findet sich meist eine, seltener zwei oder drei Embryosackmutterzellen. Die Entwicklung derselben geht nun in der Weise vor sich, dass die Mutterzelle eine oder zwei Tochterzellen abgliedert, so dass eine Dyade, resp. Triade entsteht. Die Tochterzellen werden durch das Wachstum des Embryosackes bald verdrängt und sind nur noch als dunkelgefärbte Kappe zu erkennen. Sind zwei Mutterzellen vorhanden, so entwickeln sich beide bis zu diesem Stadium, dann wird die weniger widerstandsfähige verdrängt und geht ein. Das Ergebnis der ohne Besonderheiten verlaufenden Entwicklung ist ein normaler achtkerniger Embryosack, bestehend aus einer Eizelle, zweier Synergiden, zweier Polkerne und dreier Antipoden; bei diesen kommt es nicht zu einer Zellbildung; man findet nur drei freie Kerne am chalazalen Ende des Embryosackes.

Die Synergiden zeigen eine Eigentümlichkeit, die bei zahlreichen Mono- und Dikotyledonen ebenfalls beobachtet worden ist. Es handelt sich um den sogenannten Fadenapparat. Man versteht darunter eine deutliche Streifung im Innern der Synergidenzellen, die auch am lebenden Objekt beobachtet wurde. Dieser Fadenapparat wird von Habermann als Umwandlungsprodukt des Plasmas gedeutet, auch soll die Streifung eine positive Reaktion auf Zellulose geben. Nach der Befruchtung verschwindet er, und seiner Funktion nach soll er richtunggebend

auf den eindringenden Pollenschlauch wirken; eine Ausscheidung von von glucosidhaltigen Stoffen soll dies bedingen. Im achtkernigen Zustand des Embryosackes beginnt sich nun das chalazale Ende desselben zu strecken und nach erfolgter Befruchtung wächst es als langes, schlauchförmiges Haustorium in die Plazenta hinein.

Die Befruchtung geht in normaler Weise vor sich. Nachdem dieselbe stattgefunden hat, teilt sich der sekundäre Embryosackkern; dieser Kernteilung folgt eine Zellteilung nach. Der Embryosack wird in eine grössere, keulenförmig erweiterte Zelle, die die Eizelle mit den beiden Synergiden enthält und in eine schmälere, hintere Zelle zerlegt. Die Antipoden sind schon vor der Befruchtung verschwunden. Der Kern dieser hintern Zelle teilt sich nicht mehr; er nimmt rasch an Grösse zu, so dass er beinahe den gesamten Zellraum ausfüllt. In diesem hypertrophierten Zustand bleibt er sehr lange erhalten und ist noch fast bis zur reifen Frucht sichtbar.

In der vordern Zelle geht nun die Endospermmbildung vor sich, dadurch wird dieselbe stark erweitert; das Nährgewebe kommt ausserhalb des Nucellus in die Fruchtknotenhöhle zu liegen. Es ist dies eine Andeutung an das Verhalten bei *Santalum*, wo ein Schenkel des U-förmigen Embryosackes schon frühzeitig aus dem Nucellus heraustritt und längs der Plazenta in der Fruchtknotenhöhle gegen den Griffelkanal auswächst. Ein ähnliches schlauchförmiges Auswachsen des Embryosackes ist bei *Scurrula atropurpurea*, einer *Loranthacee* beobachtet worden. Wenn die Endospermmbildung schon weit vorangeschritten ist, ist die Eizelle noch ungeteilt; später wird der wenigzellige Embryo vom Nährgewebe völlig umgeben. Am fertigentwickelten Keimling ist keinerlei Differentierung festgestellt worden.

J. Modilewski untersucht die Embryosackbildung bei *Thesium intermedium* L. (heute *Th. Linophyllum*). Plazenta und Samenanlagen zeigen einen ganz ähnlichen Bau wie bei *Th. divaricatum*. Es wird eine grössere Anzahl Archesporzellen, bis elf, angelegt; diese erfahren keine Teilung mehr, sondern werden direkt zu Embryosackmutterzellen. Über die nächstfolgenden Entwicklungsschritte drückt sich Modilewski nicht deutlich aus, es scheint aber, dass sich das weitere Wachstum des Embryosackes nach dem Adoxatypus vollzieht. Romanov (1936) empfiehlt auf Grund seiner Untersuchungen an *Gagea* den Ausdruck Liliotypus durch Adoxatypus zu ersetzen, da nach seinen Befunden der Embryosack von *Lilium* nicht vom « Liliotypus » ist. In jeder Samenanlage geht die Entwicklung bis zum Vierkernstadium vor sich, dann aber degenerieren je zwei, so dass nur ein befruchtungsfähiger Embryosack übrig bleibt, der aus acht Kernen in der typischen Anordnung besteht. Auch hier verschwinden die Antipoden bald nach ihrem Entstehen. Nach der normalen Befruchtung entwickelt sich das Endosperm in gleicher Weise wie bei *Th. divaricatum*.

Es wird gleichfalls ein langes Haustorium gebildet, das immer nur einen Kern, den Tochterkern des sekundären Embryosackkernes, enthält. Er wird sehr gross und nimmt die verschiedensten Formen an. Auf seiner Oberfläche entstehen Falten und Einbuchtungen, auch sein Nucleolus erscheint stark vergrössert. Dieser Kern bleibt während der ganzen Entwicklung des Embryos erhalten.

Modilewski schreibt ferner: « Wegen der ausserordentlich kleinen Dimensionen der Kerne und Chromosomen ist die cytologische Untersuchung von *Th. intermedium* eine wenig fruchtbare Aufgabe. » In den Endospermzellen glaubt er 34—35 Chromosomen gezählt zu haben, was einer Haploidzahl von zirka 12 entspräche.

H. Schulle beschreibt die Entwicklungsgeschichte von *Thesium montanum* Ehrh. Auch hier zeigen Plazenta und Samenanlagen den bereits bekannten Bau. Archesporzellen werden drei bis vier pro Samenanlage erzeugt; diese werden ohne weitere Teilung zu Embryosackmutterzellen. Die weitere Entwicklung geht auch hier nach dem Adoxatypus. Ist das Achtkernstadium erreicht, so verschwinden die Antipoden sehr rasch.

In jeder Samenanlage gelangt ein Embryosack zur Entwicklung, aber die reife Frucht zeigt in der Regel nur einen Keimling. Nach der Befruchtung wächst das chalazale Ende des Embryosackes zu einem Haustorium aus, das in der Plazenta ziemlich weit nach unten wächst. Die Endosperm Bildung gleicht derjenigen von *Th. divaricatum*; auch hier tritt das Nährgewebe aus dem Nucellus heraus in die Fruchtknotenhöhle.

Über die Entwicklung des Embryos teilt Hofmeister mit, dass er bei *Th. alpinum* und *Th. intermedium* einen kleinen Suspensor beobachtet hat, während Guignard bei *Th. divaricatum* den Keimling als ungegliedert beschreibt. Schulle hält es für möglich, dass ein Übergang besteht von Formen mit kleinem Suspensor, wie bei *Th. alpinum* und *intermedium* zu Formen ohne Embryoträger, wie *Th. divaricatum*. Die Mittelform wäre *Th. montanum*, wo ein Suspensor wohl angelegt wird, der aber frühzeitig zugrunde geht. Restlos geklärt scheint aber diese Frage noch nicht zu sein.

Schulle hat als einziger auch die Pollenentwicklung untersucht. Die Kleinheit der Kerne und Chromosomen gestalteten die Untersuchung der Reduktionsteilung schwierig. Sie scheint im ersten Teilungsschritt stattzufinden. Über die Chromosomenzahl schreibt er: « Die Zahl der Bivalenten dürfte zwölf betragen. » Cytologische Besonderheiten treten bei der Pollenentwicklung nicht auf. Die Kernverhältnisse im Pollenkorn sind wegen der starken Exine schlecht zu beobachten. Der fertige Pollen hat die Form kleiner Tetraeder. Auf der Exine lassen sich Falten erkennen und dazwischen eine feine Netzstruktur.

H. Schacht bearbeitete *Santalum album* eingehend. Die zentrale Plazenta ist weniger reduziert als bei den Thesiumarten, wie dies aus Abb. 7 b hervorgeht. Sie hat die Form eines schlanken Kegels und reicht mit ihrer Spitze weit hinauf in den Griffelkanal, ungefähr bis zu der Stelle, wo die Staubblätter inseriert sind. Auch hier sind drei hängende Samenanlagen ausgebildet. Jede besitzt einen Embryosack; es werden gelegentlich zwei, selten alle drei befruchtet. Zur fertigen Frucht entwickelt sich aber nur einer, so dass die Frucht einsamig ist. Die ersten Entwicklungsstadien fehlten Schacht; in der Literatur fand ich keine Angaben über die Keimung der Makrospore, so dass sich der Typus der Entwicklung nicht feststellen lässt. Der Embryosack zeigt hier eine starke Abweichung von den bis jetzt beschriebenen Formen. Er hat im fertigen Zustand die Form eines langgestreckten U. Die Entwicklung findet nur zur Hälfte im Nucellus statt; der eine Schenkel tritt bald aus ihm heraus, biegt um und wächst in der Fruchtknotenhöhlung zwischen Karpellspreite und der Plazenta als Schlauch empor bis in die unmittelbare Nähe der Plazentarspitze. In diesem Schenkel befindet sich der Eiapparat und hier oben vollzieht sich auch die Befruchtung. An der Austrittsstelle des Embryosackes aus dem Nucellus erfährt dieser eine kugelige Anschwellung, in der von Schacht meist ein Kern beobachtet wurde; offenbar handelt es sich um einen der beiden Polkerne oder um den sekundären Embryosackkern; denn später beginnt die Bildung des Endosperms an dieser Stelle. Der Schenkel, der im Nucellus verbleibt, wächst als Haustorium in diesem nach oben, biegt um und folgt dem Leitbündel ein Stück weit nach unten. Sehr oft wurden am freien Schenkel abnorme Formen beobachtet; derselbe kann sich z. B. in zwei bis drei Äste aufteilen. Wir finden bei *Santalum* also zum erstenmal in der *Santalales*-reihe einen typisch U-förmigen Embryosack. In andern Familien dieser Reihe tritt er häufig auf. Bei *Santalum* ist die Plazenta sehr lang, die Samenanlagen sitzen aber am untern Ende des schlanken Kegels. Durch Hinaufwachsen des Embryosackes ausserhalb des Nucellus wird der Weg des Pollenschlauches verkürzt und so zweifellos die Befruchtung erleichtert.

Bei anderen Familien mit U-förmigem Embryosack verbleibt dieser im Nucellus; die U-Form hat in diesen Fällen keine direkt erkennbare Bedeutung mehr. Es erweckt den Anschein, dass *Santalum* in dieser Beziehung ein noch ursprüngliches Verhalten zeigt. Es wäre denkbar, dass der Gametophyt bei andern Gattungen der *Santalales* den U-förmigen Embryosack noch beibehalten hat, während im Gynoecium, also im Sporophyt sich bereits Reduktionen vollzogen haben. Wir werden auch sehen, dass bei *Osyris* die Erleichterung des Befruchtungsvermögens auf ganz andere Weise zustande kommt.

Die Eizelle von *Santalum* wird auf normale Art und Weise befruchtet. Der Fadenapparat der Synergiden ist so kräftig ausgebildet,

dass die ersten Untersucher ihn für die Synergiden selbst hielten und die eigentlichen Synergiden für die « Keimbläschen » (Eizelle).

Durch die Endospermibildung im freien Schenkel des Embryosackes entsteht nach H e n f r y zuerst eine Längsreihe von Zellen, die sich ihrerseits wieder senkrecht teilen; dadurch schwollt der schlauchförmige Embryosack stark an. Die Eizelle macht nach der Befruchtung noch eine längere Ruhezeit durch; innerhalb der Zelle tritt Stärke auf, die aber verschwindet, sobald die Eizelle sich zu teilen beginnt.

Die Befruchtung, Endospermibildung und Embryoentwicklung verlaufen im freien Ende, dagegen bleibt der im Nucellus steckende Schenkel schlauchförmig. Er kann sich aber in mehrere Äste verzweigen.

Am Keimling soll nach S c h a c h t ein kurzer zylindrischer Embryoträger auftreten.

*Santalum* erweist sich in verschiedenen Beziehungen als recht interessante Form und wäre bei genauer Untersuchung wohl als Ausgangspunkt für verschiedene Entwicklungsformen anzusehen.

Betrachten wir nun die Verhältnisse bei *Osyris alba*.

Die Pollenentwicklung wurde von G u i g n a r d nicht untersucht. Diese sei hier zunächst kurz geschildert.

Die Antheren von *Osyris alba* besitzen eine deutliche Tapetumschicht; diese besteht aus länglichen schmalen Zellen, die mit dichtem, sich mit Hämatoxylin H e i d e n h a i n dunkel färbendem Plasma erfüllt sind. Gegen die Antherenaussenwand hin findet man noch einzelne spindelförmige Zellen als Überreste der verdrängten Schicht. Die Pollenmutterzellen zeigen relativ grosse Kerne, in denen man ein Gewirr von Chromatinfäden sieht (Abb. 9 a). Im Synapsisstadium erkennt man eine dichte Ballung, aus der einzelne Fäden in den Kern hinausragen. Der Nucleolus ist noch vorhanden, wenn auch bedeutend schwächer gefärbt (Abb. 9 b). Die Äquatorialplatte der ersten Teilung lässt ausserordentlich kleine, kugelige Chromosomen erkennen. Die Kleinheit derselben scheint ein Merkmal der ganzen Familie zu sein. — Ich glaube, mit ziemlicher Sicherheit zwanzig Gemini gezählt zu haben, eine Zahl, die ich in der Äquatorialplatte der zweiten Teilung wieder gefunden habe (Abb. 9 c). Die Spindeln der ersten und zweiten Teilung stehen senkrecht zueinander (Abb. 9 d). Die vier sich bildenden Kerne sind so angeordnet, dass sie in den Ecken eines Tetraeders stehen (Abb. 9 e). Die Membranbildung beginnt von der Aussenseite her, kurz darauf runden sich die vier Zellen ab, die Exine verdickt sich und die Pollenkörner lösen sich aus dem Verbande (Abb. 9 f). Das fertige Korn zeigt eine ähnliche Form wie dasjenige von *Thesium montanum*. Es hat eine leicht pyramidenförmige Gestalt und die Austrittsporen sind in Form von Falten sichtbar. In meinem Material waren die fertigen Pollen mit einem sehr kleinen Kern versehen (Abb. 9 g). Es sei noch nachgetragen, dass in der weiblichen Blüte der Pollen wohl fertig entwickelt wird, dass

aber die Körner vollständig degeneriert und daher nicht keimungsfähig sind.

Die Plazenta zeigt einen von *Thesium* und *Santalum* abweichenden Bau. Im Jugendstadium wird sie als breite, niedrige, fast schildförmige Kuppe angelegt (Abb. 8 a). An ihr unterscheidet man drei Samen-

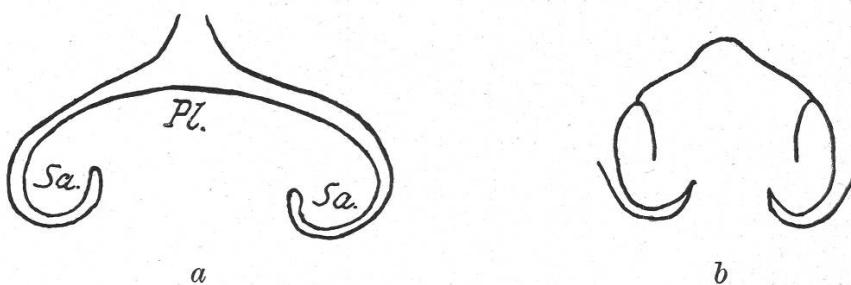


Abbildung 8.  
a *Osyris alba*, junge Plazenta, Vergr. zirka 100, b ausgewachsene Plazenta, Vergr. zirka 25.

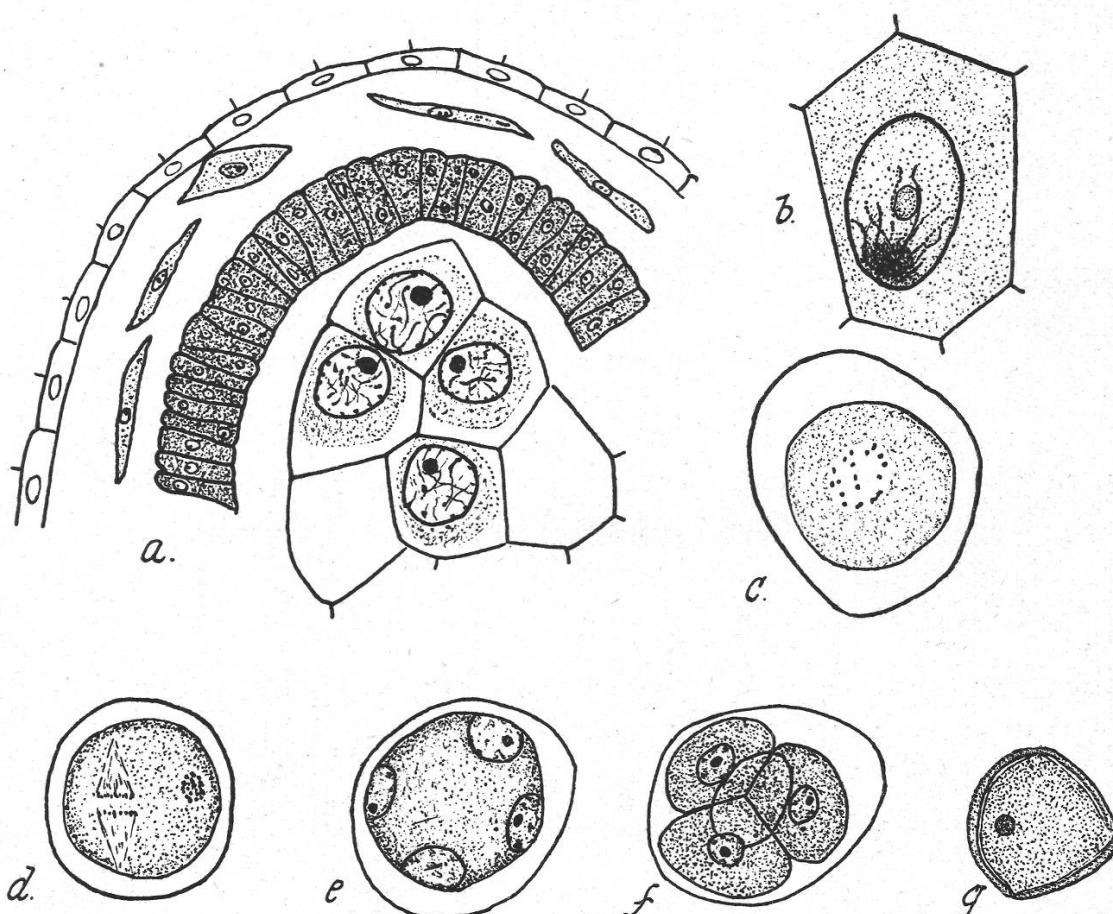


Abbildung 9.  
*Osyris alba*, a Pollenmutterzellen, b Synapsis, c Gemini, d 2. Teilung, e Vierkernstadium, f Tetrade, g einkerniges Pollenkorn, Vergr.: a und g 640, übrige 1250.

anlagen. *Thesium* und *Santalum* besitzen hängende Samenanlagen; auch bei *Osyris* ist die erste Anlage eine hängende. Als kleine Höcker treten sie an der Plazenta auf, um gegen den Grund der Fruchtknotenhöhle hin zu wachsen. Hier stellen sie aber ihr Wachstum nicht ein, sondern wenn die Samenanlagen den Grund der Fruchtknotenhöhlung erreicht haben, so richten sie sich auf und wachsen der Plazenta dicht angeschlossen, aber gegen die anfängliche Richtung um 180 Grad gedreht gegen die Mündung des Griffelkanals. Die fertigen Samenanlagen, ursprünglich hängend, sind nun aufgerichtet (Abb. 8 b). Während bei *Santalum* der Embryosack aus dem Nucellus herauswächst, wird bei *Osyris* die ganze Samenanlage gedreht. Der Erfolg ist, dass die Eizelle, ungefähr um den halben Weg von dem ursprünglichen Anlageort, dem Griffelkanal genähert wird; der Pollenschlauch muss daher einen bedeutend kürzern Weg zurücklegen, um zur Eizelle zu gelangen.

Da die Embryosackentwicklung durchaus normal verläuft, ist auf eine eingehende Untersuchung verzichtet worden, und ich halte mich daher an die Ausführung Guignards.

Die Embryosackmutterzelle ist in der noch hängend orientierten Samenanlage in der ersten subepidermalen Zellschicht zu erkennen. Sie unterscheidet sich viel weniger von den vegetativen Zellen, als man dies im allgemeinen zu sehen gewohnt ist. Man kann sie nur mit Sicherheit erkennen, wenn ihr Kern sich in einer der Phasen der Reduktionsteilung befindet, am besten in der Synapsis. In diesem Zustand ist das Chromatin zu einem sehr kleinen Haufen geballt, der nur etwa ein Drittel bis ein Viertel des Kernraumes einnimmt. Es sind keine Fadenstrukturen mehr zu sehen. Der Nucleolus ist deutlich erkennbar und fast halb so gross wie die Ballung selbst (Abb. 10 a).

Die weiteren Teilungen der Mutterzelle treten nun erst ein, wenn die Samenanlage ihre endgültige Stellung erreicht hat. Über die weiteren Schritte schreibt Guignard: « Elle se partage d'abord en deux cellules inégales, dont la supérieure forme une calotte; l'inférieure se divise en trois et évolue comme dans le *Thesium*. » Es käme also hier zu einer richtigen Tetradenbildung, was bei *Thesium* und *Santalum* nicht der Fall war. In seinen Abbildungen zeichnet Guignard aber nur zwei verdrängte Schwesternzellen. Es wird nun in normaler Weise das Zwei-, Vier- und Achtkernstadium durchlaufen. Die Lage der acht Kerne ist eine durchaus normale. Durch das Wachstum des Embryosackes wird das Nucellusgewebe verdrängt und der Eiapparat kommt ausserhalb des Knospenkernes in die Fruchtknotenhöhle zu liegen. Von dieser wird er durch eine dunkel gefärbte Plasmamasse getrennt. Um den Eiapparat herum, sowie im übrigen Embryosack verteilt, fand ich zahlreiche Gruppen von sehr kleinen Stärkekörnern. In Abbildung 10 b lassen die Synergiden den Fadenapparat schon nicht mehr erkennen.

Unterhalb der Eizelle weist der Embryosack seinen grössten Durchmesser auf, hier finden sich auch die Polkerne. Gegen die Chalaza zu verengt sich der Sack wieder und an der engsten Stelle liegt die Antipodengruppe. Diese verschwindet aber bald und der Embryosack wächst von dieser Stelle an in ein langes Haustorium aus. Dasselbe

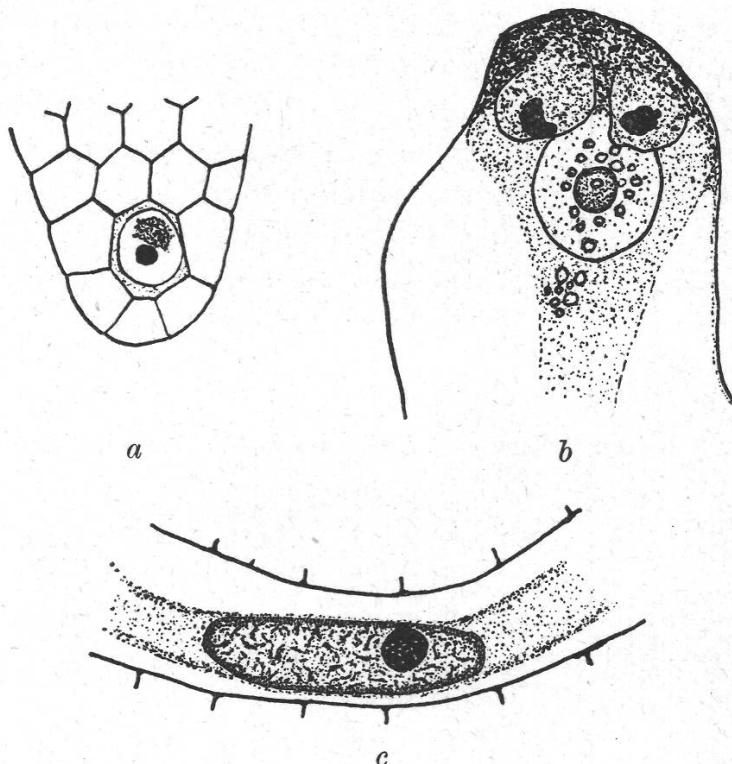


Abbildung 10.  
*Osyris alba*, a Embryosackmutterzelle in Synapsis, b Eiapparat, c Haustorialkern. Vergr. 640.

folgt dem Leitbündel, das die Samenanlage versorgt. Nach kurzem Wachstum in basipetaler Richtung wendet sich das Haustorium um, steigt in die Höhe, um dann wieder umzubiegen und längs des zentralen Leitbündels durch die kurze Stielzone der Plazenta hindurchzuwachsen. Die Haustorien der drei Samenanlagen treffen sich in den meisten Fällen an der oberen Umbiegungsstelle, von wo aus sie gemeinsam nach unten wachsen; dabei behält aber jedes seine Selbständigkeit bei.

Die Befruchtung zeigt keine Abweichung vom normalen Verhalten. Sie kann in allen drei Embryosäcken stattfinden, doch ist die reife Frucht meist einsamig. Die Eizelle macht ein längeres Ruhestadium durch; selbst wenn das Nährgewebe sich schon zu bilden begonnen hat, ist sie immer noch ungeteilt.

Der Kernteilung des sekundären Embryosackkernes folgt eine Zellteilung; das Nährgewebe entwickelt sich in der oberen Zelle, verdrängt dann aber den gesamten Nucellus und einen Teil des Plazentar-

gewebes. Bei *Thesium* nahm der Kern, der aus der Teilung des sekundären Embryosackkernes hervorgeht, bald an Volumen zu, verbleibt aber ungefähr an der Stelle seiner Entstehung. Bei *Osyris* ist dieser Kern nicht mehr im ursprünglichen Embryosackraum zu finden, sondern bevor die Endospermierung einsetzt, sieht man ihn an der Stelle, wo das Haustorium gegen die Plazenta aufsteigt. Er unterscheidet sich von den übrigen Kernen nur durch seine Grösse und seine, der Enge des Raumes angepasste Form. Auf keinen Fall macht er einen hypertrophierten Eindruck (Abb. 10 c).

Der Keimling wird vom Nährgewebe allseitig umgeben. Der Embryo ist, wie der von *Thesium divaricatum*, ungegliedert.

### Zusammenfassung.

I. Die wichtigsten Ergebnisse der blütenmorphologischen Untersuchungen an *Osyris alba* sind:

1. Das Gynoecium von *Osyris alba* ist paracarp, die Plazentation zentral. An seiner Basis zeigt das Gynoecium einen kurzen, gefächerten Abschnitt, auf dessen Bedeutung hingewiesen wird.
2. Auf Grund vergleichender Betrachtungen mit der Plazenta der *Primulaceen* ergibt sich, dass die Plazenta von *Osyris* als reduziert betrachtet werden muss. Dies äussert sich vor allem im Leitbündelverlauf. Das einzige, in die Plazenta eindringende Leitbündel stellt das Verschmelzungsprodukt der Ventralmedianen der drei Karpelle dar. Die Karpelle sind dementsprechend peltat, und ihre Querzonen bauen die Plazenta auf. Es wird wahrscheinlich gemacht, dass am Aufbau der Plazenta, wie bei den *Primulaceen*, auch ein Achsenkern mitbeteiligt ist.

II. Hinsichtlich der Embryosackentwicklung liegen Untersuchungen vor über:

*Thesium divaricatum* Jan nec DC

*Thesium intermedium* Schrad. = *Th. Linophyllum* L.

*Thesium montanum* Ehrh. = *Th. Bavarum* Schrank

*Santalum album* L.

*Osyris alba* L.

Alle bis anhin untersuchten Gattungen und Arten weisen einen normalen achtkernigen Embryosack auf. Bei *Th. intermedium* und *Th. montanum* geht die Entwicklung nach dem Adoxatypus (früher *Lilium*-typus) vor sich. *Th. divaricatum* und *Osyris alba* darf man wahrscheinlich zum Normaltypus rechnen; über *Santalum* fehlen zur Zeit noch genauere Angaben.

Literaturverzeichnis.

I. Blütenmorphologie.

- Goebel, K. von. Organographie der Pflanzen. III. Teil Samenpflanzen, Jena 1933, 3. Aufl.
- Heinricher, E. Beiträge zur Morphologie der *Primulaceen*-Blüte, Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 50, S. 304—316, 1932.
- Zur Frage nach dem Bau der *Primulaceen*-Plazenta. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 51, S. 4—7, 1933.
- Hieronymus, G. *Santalaceae*, in Engler-Prantl: Die nat. Pflanzenfamilien, III. Teil, 1. Hälfte, 1. Abt., S. 202—227, 1889.
- Schacht, H. Die Blüte und die Befruchtung von *Santalum album*. Jb. f. wiss. Bot. Bd. 4, S. 1—22, 1865/1866.
- Schaeppi, H. Zur Morphologie des Gynoeciums der *Phytolaccaceen*. Flora, N. F. Bd. 31, S. 41—59, 1936.
- Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynoecium der *Resedaceen*. Planta, 1937, Bd. 26, S. 470—490.
- van Tieghem, P. h. Structure du pistil des *Primulacées* et des *Théophrastées*. Ann. sci. nat. V<sup>me</sup> série, Bot., tome 12, p. 329—339, 1869 a.
- Anatomie de la fleur des *Santalacées*. Ann. sci. nat. V<sup>me</sup> série, Bot., tome 12, p. 340—346, 1869 b.
- Troll, W. Zur Auffassung des paracarpen Gynoeciums und des coenocarpen Gynoeciums überhaupt. Planta, Bd. 6, S. 255—276, 1928.
- Morphologie der schildförmigen Blätter. Planta, Bd. 17, S. 153—314, 1932.
- Vidal, L. Recherches sur le sommet de l'axe dans la fleur des Gamopétales. Thèse, Grenoble, 115 pages, 1900.

II. Embryologie.

- Engler-Prantl. Natürliche Pflanzenfamilien. 111. Teil, 1. Auflage, 1894.
- Goebel, K. Organographie der Pflanzen. 111. Teil, 2. Auflage, 1923.
- Griffith, W. On the ovulum of *Santalum*, *Osiris*, *Loranthus* and *Viscum*. Trans. of the Linn. Soc., T. XIX, 1844.
- Guignard, L. Observations sur les *Santalacées*. Annales des sciences naturelles. VII<sup>me</sup> série, tome II, Paris 1885.
- Habermann, Alf. Der Fadenapparat in den Synergiden der Angiospermen. Beih. z. bot. Centralbl., Bd. XX, 1906.
- Hofmeister, W. Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. Abh. k. s. Ges. d. Wissensch., VI., 1859.
- Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. I.
- Modilewski, J. Die embryologische Entwicklung von *Thesium intermedium* L. Bullet. d. Jard. bot. de Kieff, 1928.
- Romanov, J. D. Die Embryosackentwicklung in der Gattung *Gagea* Salisb. Planta, Bd. 25, 1936.
- Schacht, H. Die Blüte und die Befruchtung von *Santalum album*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. IV, 1865—1866.
- Schulze, H. Zur Entwicklungsgeschichte von *Thesium montanum* Ehrh. Flora, N. F., 27. Bd. 1933—1934.
- Strasburger, E. Über Befruchtung und Zellteilung. Jen. Zeitschr. f. Nat. wissensch. Bd. 11, 1877.
- Über Polyembryonie. Jen. Zeitschr. f. Nat.wissensch. Bd. 12, 1878.
- Zu *Santalum* und *Daphne*. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. 3, 1885.