Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen

Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Schaffhausen

Band: 13 (1936-1937)

Artikel: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Thesium Rostratum M. u. K.

Autor: Rutishauser, Alfred

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-584860

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: 10.12.2025

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

5.

ENTWICKLUNGSGESCHICHTLICHE UNTERSUCHUNGEN AN THESIUM ROSTRATUM M. u. K.

VON

ALFRED RUTISHAUSER

(mit 5 Abbildungen im Text).

INHALTSVERZEICHNIS:

1. Einleitung.
2. Erste Entwicklungsstadien der Blüte.
3. Entwicklung und Bau des Androeceums.
4. Entwicklung und Bau des Gynaeceums.
5. Entwicklung des Samens.
6. Zusammenfassung.
Literatur.

1. EINLEITUNG.

Thesium rostratum gehört zu den Santalaceen, einer Pflanzenfamilie, die in unserem Gebiete nur durch die Gattung Thesium vertreten ist. Die Pflanze lebt, wie alle anderen Thesiumarten halbparasitisch, d. h. sie entnimmt anderen Blütenpflanzen nicht assimilierte Stoffe, ist dagegen durch den noch vorhandenen Chlorophyllgehalt zur Kohlensäureassimilation befähigt. Besonderes Interesse beansprucht die Gattung wegen der mehr oder weniger starken, durch Rückbildungen hervorgerufenen Abweichungen im Bau der Blüte.

Die vorliegende Arbeit versucht einen Einblick in die Entwicklungsgeschichte der Blüte und des Samens einer solchen reduzierten Pflanze zu geben. Dabei soll hauptsächlich festgestellt werden, an welchen Organen und Organteilen Reduktionen auftreten und wie sich diese Rückbildungen auf den Bau des Samens auswirken.

Es sind bereits eine Anzahl von Thesiumarten mit ähnlicher Fragestellung untersucht worden. Vor allem sind in diesem Zusammenhang zu erwähnen die älteren Arbeiten von BAILLON (1868) über Th. humifusum, von GUIGNARD (1885) über Th. divaricatum und die neueren von MODILEWSKI (1928) über Th. intermedium Schrad. = Th. Linophyllon L. und SCHULLE (1933) über Th. montanum Ehrh. = Th. Bavarum Schrank. Über die Entwicklungsgeschichte von Th. rostratum liegen hingegen noch keine Untersuchungen vor.

Das Material zu dieser Arbeit stammt aus dem Unterholz bei Herblingen, Kt. Schaffhausen, und wurde z. T. Anfang April, z. T. Ende Mai eingesammelt. Herrn Reallehrer G. KUMMER bin ich für Standortsangabe und Mithilfe beim Einsammeln der Pflanzen zu Dank verpflichtet.

Als Fixierungsmittel dienten Alkohol-Eisessig nach Carnoy und Chromessigsäure. Das gesamte Material, ca. 300 Blüten und Früchte, wurde in Paraffin überführt, in Schnittserien zerlegt und mit Hämatoxylin Heidenhain und Hämatoxylin Ehrlich gefärbt.

2. ERSTE ENTWICKLUNGSSTADIEN DER BLÜTEN.

Wir sind über die Entwicklung der Blütenknospen verschiedener Thesiumarten durch die in der Einleitung erwähnten Arbeiten gut orientiert. Da die ersten Stadien der Blütenentwicklung von Th. rostratum gleich verlaufen wie bei jenen Arten, soll nur der Vollständigkeit halber kurz darauf eingegangen werden.

Dicht unterhalb der Kuppe des halbkugeligen Blütenvegetationspunktes entstehen zunächst fünf seitliche Ausbuchtungen, die als die ersten Anlagen des fünfblättrigen Perigons angesprochen werden können. Während sie zu konkaven, mit der Spitze nach innen gekrümmten Blättchen heranwachsen, entwickeln sich auf gleiche Weise die fünf vor den Perigonblättern stehenden Antheren. Die erste Anlage der Karpelle konnte nicht mit der für unsere Zwecke wünschenswerten Genauigkeit verfolgt werden, dürfte aber, nach den vorhandenen Stadien zu urteilen, von den bei Th. montanum gefundenen Verhältnissen nicht wesentlich abweichen. SCHULLE schreibt darüber (1933, S. 143): „Mit dem nächsten Entwicklungsschritt entsteht rings um den Scheitel der Blüte eine zunächst nur wenig auffallende Erhebung. Sie erstreckt sich zuerst über den ganzen Blütenboden hin, sodaß es aussieht, als versinke der zentrale Teil. Dann aber wachsen vorzugsweise die inneren Ränder und bilden einen Ringwall um die Mitte.“ Die Karpelle scheinen also von Anfang an untereinander verwachsen zu sein. Kurz nach ihrer Entstehung ist auch die Verwachsung zwischen ihnen und dem Blütenboden so vollständig, daß es nicht mehr möglich ist, die beiden Organe gegeneinander abzugrenzen (Abb. 1 b).

Durch die Ausbildung der Karpelle wird der Blütenvegetationspunkt nicht vollständig aufgebraucht. Aus seiner, innerhalb des Karpellringwulstes liegenden Spitze, die später zur sogenannten Zentralplazenta auswächst, entstehen in Form kegeliger Ausbuchtungen die drei Samenanlagen (Abb. 1 c).

Die weitere Entwicklung der jungen Blütenknospe, wie sie Abb. 1 a darstellt, wird dadurch bewirkt, daß an verschiedenen Stellen Zonen stärkeren Wachstums auftreten. Durch Auswachsen der in Abb. 1 a mit x bezeichneten Wachstumszone, die sowohl die Blütenachse als auch die mit ihr verschmolzenen Karpelle umfaßt, findet eine Streckung und eine Verlagerung des Fruchtknotens nach unten statt (Abb. 1 c). Hand in Hand damit geht eine starke Verlängerung der Zentralplazenta, in der besonders das dicht

unter den Samenanlagen liegende Gewebe auswächst. Es entsteht so zunächst eine gerade, schlanke Säule, an der später korkzieherartige Windungen auftreten.

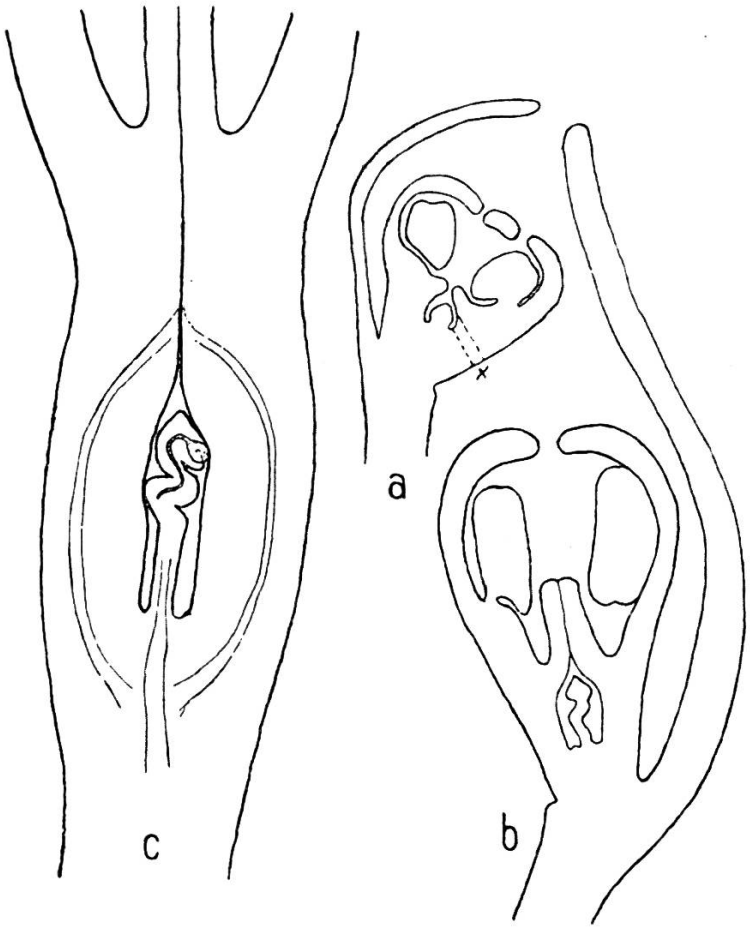

Abb. 1. **Längsschnitte durch Knospe, Blüte und Frucht** von Th. rostratum.
a: Entwicklung des Perigons; b: Entwicklung des Gynaeceums; c: Fruchtknoten einer jungen Frucht.
(Vergr.: ca. 1 : 50).

Die zwischen den Karpellen und der Basis der Antherenfilamente gelegene Zone zeigt das stärkste Wachstum, wodurch bewirkt wird, daß sich die in dieser Region zusammenhängenden Perigonblätter zur „Perigonröhre" heranbilden und gleichzeitig die Antheren emporgehoben werden. Schließlich wachsen auch die Spitzen der Karpelle nach oben aus, verschmelzen mit ihren Innenflächen bis auf einen schmalen Griffelkanal und bilden an ihrem oberen Ende die einfache Narbe.

3. ENTWICKLUNG UND BAU DES ANDROECEUMS.

Die Entwicklung der Antheren erfolgt gleich, wie sie SCHULLE (1933) für Th. montanum beschrieben hat. Reduktionen können nicht nachgewiesen werden.

Die Bildung der Antherenwand verläuft ebenfalls normal. Die fertige Wand besteht aus einer Schicht langgestreckter Epidermiszellen, einem mit Verdickungsleisten ausgestatteten Endothecium, der „verdrängten" Schicht und einem mehrkernigen Tapetum. Letzteres wird im Verlauf der Pollenentwicklung aufgelöst. Die Tapetenkerne sind im Gegensatz zu allen anderen Kernen reich an Chromatin.

DIE POLLENENTWICKLUNG.

Die Pollenmutterzellen sind sehr klein. Ihr Durchmesser beträgt ca. 20 μ, derjenige der Kerne nur 10 μ. Solange sich die Kerne im Ruhezustand befinden, deuten nur wenige dunkler gefärbte Körnchen und Streifen auf das Vorkommen von Chromatin hin. Dagegen ist ein großer Nukleolus stets deutlich sichtbar (Abb. 2 a). Zu Beginn der Prophase nimmt die Färbbarkeit des Chromatins, das in der Form feinster, langer Fäden den ganzen Kernraum durchzieht, zu (Abb. 2 b). Während der Synapsis ballen sich die Fäden auf einer Seite des Kernraumes zusammen und bilden einen wirren Knäuel, der keine genauere Analyse der Chromatinanordnung zuläßt (Abb. 2 c). Parallellaufen von Fäden oder streckenweises Verschmelzen von solchen konnte in einigen wenigen Fällen beobachtet werden. Es ist dem Verfasser aber wegen der geringen Unterschiede der einzelnen aufeinanderfolgenden Stadien nicht möglich, über den Zeitpunkt und die Art der Aneinanderlagerung der Chromatinfäden Aussagen zu machen. Erst das Stadium der Diakinese ist wieder zur feineren Analyse der Chromatinverhältnisse geeignet. Alle Kerne des betreffenden Stadiums (Abb. 2 d) lassen deutlich erkennen, daß das

Chromatin wenigstens z. T. die Form von paarweise auftretenden, als Doppelchromosomen oder Gemini zu deutenden Körnchen oder Stäbchen angenommen hat. Da die zur Geminibildung führende Verkürzung der Chromosomenpaare nicht gleichzeitig stattfindet, konnte ihre Zahl nur in wenigen Fällen einwandfrei festgestellt werden. In einem solchen, in Abb. 2 d gezeichneten Kern, sind 12 Gemini als solche leicht kenntlich. Außerdem ist aber in der Mitte des Kernes ein feiner, drei Körnchen enthaltender Chromatinfaden sichtbar, der mit keinem der in der Nähe liegenden Gemini in Zusammenhang steht, folglich als selbständiges Doppelchromosom aufzufassen ist. Es dürften somit im ganzen nicht 12, sondern 13 Gemini vorhanden sein.

Die mutmaßliche Haploidzahl 13 wird durch die in den Abb. 2 e und f dargestellten Stadien bestätigt. Die einzelnen Chromosomen der Gemini sind, nachdem sie sich in eine Ebene eingestellt haben, eben im Begriffe, gegen die Pole der bipolaren Spindel zu auseinanderzuweichen. Eine Zählung der Chromosomen war in diesem Stadium, besonders in der Aufsicht, sehr leicht möglich und ergab wieder die Zahl 13. Die Chromosomen sind sehr klein. Zwei von ihnen, die sich deutlich von den übrigen durch größere Dimensionen unterscheiden, haben eine Breite von 1 μ und eine Länge von 1,5 μ, alle übrigen sind bedeutend kleiner.

Die Ergebnisse unserer Chromosomenzählungen stimmen mit den Angaben von SCHULLE (1933) und MODILEWSKI (1928) über die Haploidzahlen von Th. montanum, resp. Th. intermedium nicht überein. Beide Forscher geben für die von ihnen untersuchten Arten die Haploidzahl 12 an. Dazu muß allerdings bemerkt werden, daß SCHULLE seine Angaben für nicht ganz gesichert erachtet. MODILEWSKI wieder hat seine Resultate indirekt durch Auszählung der Kernplatten der Endospermzellen erhalten, für die er die Zahl 34 bis 35 angibt und daraus auf die triploide Zahl 36 schloß, was der haploiden 12 entsprechen würde.

Nachdem die Chromosomen an den gegenüberliegenden Polen der bipolaren Spindel angelangt sind, wird für kurze Zeit auf jeder Seite ein Tochterkern gebildet, worauf dann sofort die homöotype Teilung erfolgt. Die Chromosomen sind jetzt so klein, daß ich sie mit den mir zur Verfügung

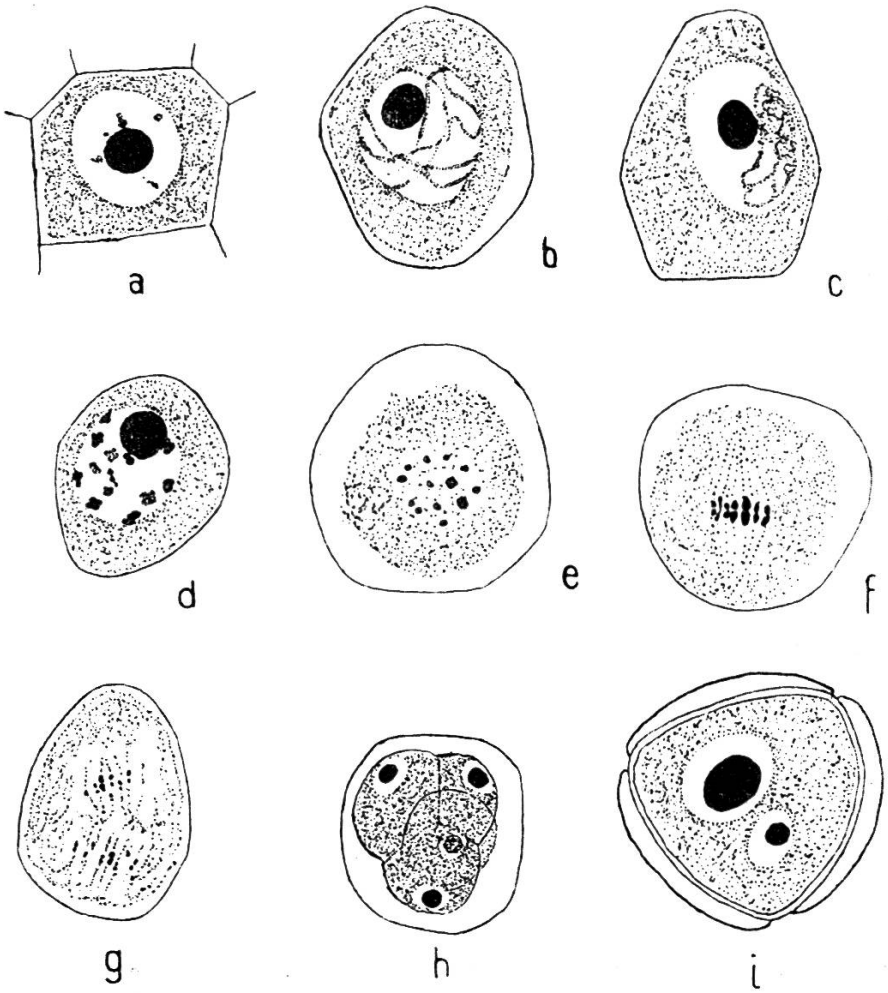

Abb. 2. **Pollenentwicklung.** Erklärung im Text. (Vergr.: ca. 1 : 1400).

stehenden optischen Mitteln nicht mehr genau verfolgen konnte (Abb. 2 g).

Auf die homöotype Teilung folgt die Bildung der vier Tochterkerne. Der nunmehr vierkernige Zellkörper teilt sich darauf simultan in die vier jungen einkernigen Pollenkörner (Abb. 2 h). Diese wachsen rasch auf das vielfache ihrer ursprünglichen Größe heran und nehmen ungefähr tetraedrische Gestalt an. Die Untersuchung der weiteren

Kernteilungsvorgänge wird in der Folge wegen des Auftretens einer dicken, mit feiner Netzstruktur versehenen Exine sehr erschwert. Eine Analyse der progamen Teilung des Pollenkornkernes war deshalb nicht möglich. Dagegen konnte ich feststellen, daß in älteren Antheren zweikernige Pollenkörner vorkommen (Abb. 2 i). Merkwürdigerweise können aber an vielen älteren Pollenkörnern aus meinem Material keine inneren Differenzierungen wahrgenommen werden. In einigen Präparaten schien sogar der gesamte Inhalt der Pollenkörner vollkommen homogen zu sein. Eine eindeutige Erklärung dieser Erscheinung kann vorläufig noch nicht gegeben werden.

4. BAU UND ENTWICKLUNG DES GYNAECEUMS.

Die Fruchtblätter des unterständigen Fruchtknotens von Th. rostratum sind, wie bereits ausgeführt, schon zu Beginn der Entwicklung untereinander und auch sehr früh schon mit der Blütenachse verwachsen. Da die Gewebe der beiden Organe unmerklich ineinander übergehen, ist eine klare Abgrenzung zwischen Karpellen und Blütenachse nicht möglich. Die Frage nach der Zugehörigkeit der Zentralplazenta kann deshalb durch Untersuchung der Entwicklungsgeschichte und der Morphologie allein nicht gelöst werden. VAN TIEGHEM (1868) glaubte aus dem Verlauf der Leitbündel den Schluß ziehen zu dürfen, daß die Zentralplazenta aus den umgewendeten basalen Partien der Karpelle aufgebaut sei, eine Behauptung, die, obwohl sie von den tatsächlichen Verhältnissen nicht weit entfernt sein dürfte, zu wenig fundiert ist, da der Leitbündelverlauf allein nach GOEBEL (1933) keine Rückschlüsse auf die ursprüngliche Herkunft eines Organes gestattet.

Eine definitive Lösung der Frage dürfte wohl am ehesten aus dem Vergleich mit verwandten Familien zu erwarten sein. Es sei deshalb in diesem Zusammenhang auf die mit den Santalaceen nahe verwandten Myzodendraceen und Olacaceen hingewiesen. Die

Fruchtknoten dieser Familien zeigen insofern Anklänge an synkarpe Gynaeceen, als die Fruchthöhle wenigstens im basalen Teil meist dreifächerig ist. Offensichtlich gehen die auch hier vorkommenden Zentralplazenten aus den Verschmelzungsstellen der verwachsenen Karpelle hervor, sind also blattbürtige Organe. Diese Tatsache läßt mit Rücksicht auf die nahe Verwandtschaft vermuten, daß auch die Zentralplazenta der Santalaceen ursprünglich eine ähnliche Entwicklung durchmachte, also ebenfalls ursprünglich aus den Karpellen hervorgegangen sein muß.

Die drei Samenanlagen entspringen aus der dicht unter der Spitze der Zentralplazenta gelegenen Region. Ihre Spitzen sind zunächst genau seitwärts gerichtet; später treten Krümmungen nach unten auf, sodaß dann die Längsachse der nunmehr hängenden Samenanlagen in die Richtung der Blütenlängsachse zu liegen kommt.

Während der Umbildung der Archesporzellen zu den langgestreckten Embryosackmutterzellen, beginnen die rings um die Spitze der Samenanlagen gelegenen Gewebe intensiv auszuwachsen (Abb. 3 a). Es kommt so eine ringförmige Vorwölbung zustande, die im Verlaufe der Embryosackentwicklung noch eine weitere Streckung erfährt, sodaß schließlich ein schmaler, zur Spitze des Nuzellus führender Kanal entsteht, der seiner Lage nach unzweifelhaft als Mikropylarkanal betrachtet werden muß (Abb. 3 g, h, k).

Eine Mikropylebildung wie sie uns vorliegt, ist schon einmal von SCHULLE (1933) bei Th. montanum beobachtet worden, scheint aber nicht bei allen Arten der Gattung vorzukommen. So hat GUIGNARD (1885) an Th. divaricatum nur eine schwache Einbuchtung in der Gegend der Nuzellusspitze gesehen. Eine ähnliche Erscheinung ist auch von WARMING (1878) bei Th. ebracteatum gefunden worden. Hier kommt aber eine schwache Vorwölbung der seitlich der Nuzellusspitze gelegenen Gewebe dadurch zustande, daß die Epidermiszellen tangentiale Teilungen eingehen, während bei Th. rostratum und nach SCHULLE auch bei Th. montanum das Auswachsen

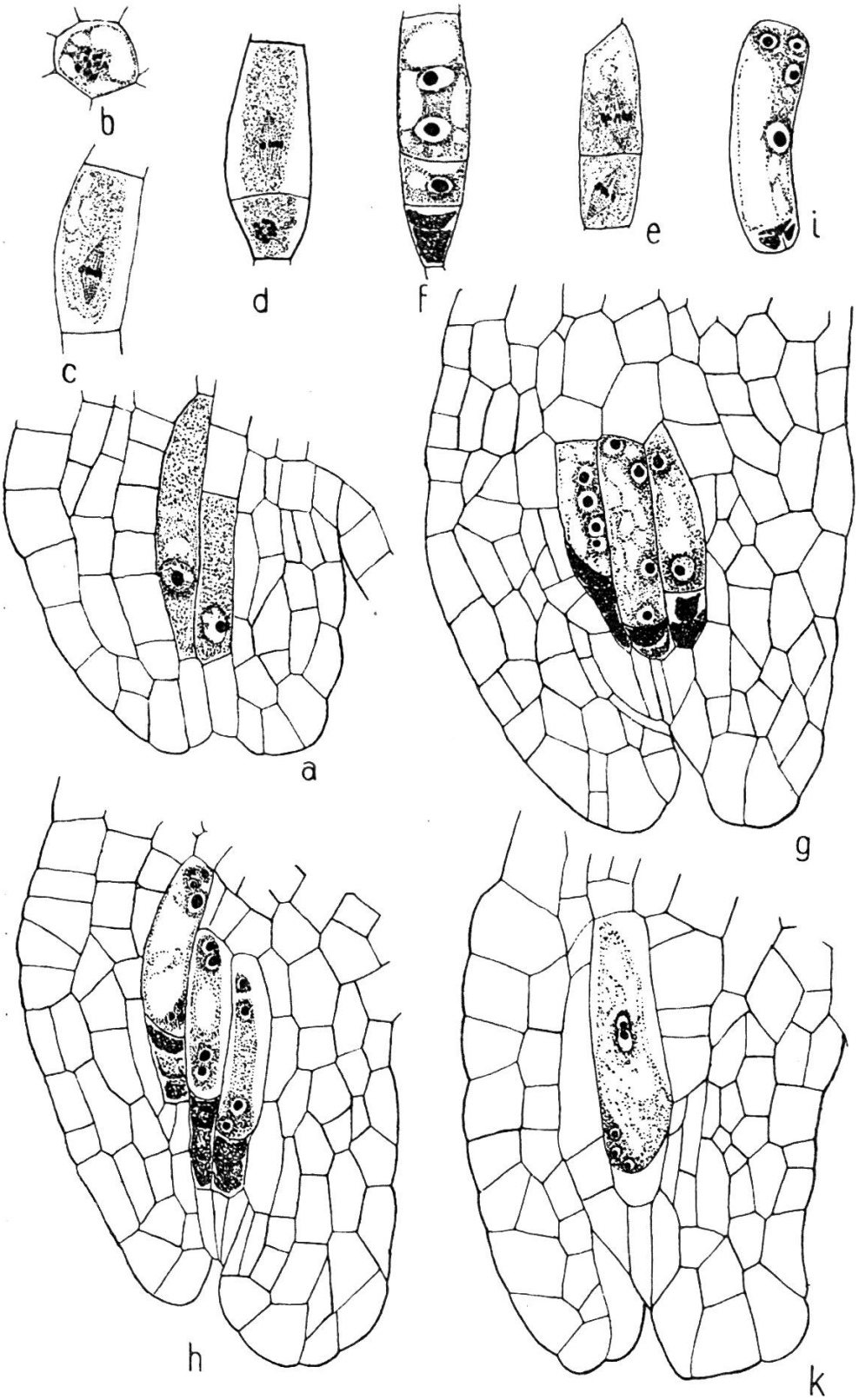

Abb. 3. **Embryosackentwicklung.**
a: Junge Samenanlage mit Embryosackmutterzellen und beginnender Integumentbildung; b, c: 1. Reduktionsteilung, b im Querschnitt, c im Längsschnitt; d, e: homöotype Teilung; f: zweikerniger Embryosack mit drei Schwesterzellen; g: Samenanlage mit zwei- und vierkernigem Embryosack; h: Samenanlagen mit vierkernigen und achtkernigen Embryosäcken und degenerierten Schwesterzellen; k: mikropylares Ende eines achtkernigen Embryosackes, die beiden Polkerne in Verschmelzung begriffen; i: achtkerniger Embryosack. (Vergr.: ca. 1 : 700).

dieser Gewebe eher durch Zellwachstum als durch Zellteilung vor sich geht. Außerdem beteiligen sich bei letzteren Arten auch die subepidermalen Schichten am Aufbau der Vorwölbungen.

WARMING deutet die von ihm gefundenen Gebilde als Überreste eines Integumentes. Ebenso GOEBEL (1933, S. 2043), der, wahrscheinlich bezüglich der Verhältnisse bei Th. divaricatum schreibt: „Eine kleine Einbuchtung an der Spitze der Samenanlagen kann wohl..... als Rest einer Mikropyle betrachtet werden, es würden dann die Santalaceen die Andeutung eines dicken Integumentes besitzen.“ Auch SCHNARF (1929, S. 54) hält es nicht für ausgeschlossen, daß bei den Santalaceen, ähnlich wie bei den Apocynaceen und Asclepidiaceen durch kongenitale Verschmelzung zwischen einem Integument und dem Nuzellus eine nackte Samenanlage zustande gekommen ist. Nachdem durch SCHULLE und dem Verfasser eine so deutliche Mikropylarbildung festgestellt wurde, dürfte die Ansicht, daß die Samenanlagen von Thesium mit rudimentären Integumenten versehen seien, eine weitere wesentliche Stützung erfahren haben.

Trotzdem die Integumente später aufgelöst und nicht zur Bildung der Samenschale verwendet werden, ist ihr Nachweis doch von einiger Bedeutung. Ihr Vorhandensein zeigt deutlich, daß die Santalaceen von Formen, deren Samenanlagen mit mindestens einem Integument versehen waren, abzuleiten sind, daß aber die Integumente im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung mehr und mehr reduziert wurden, wobei gleichzeitig eine Verschmelzung der basalen Partien mit dem Nuzellus stattgefunden haben dürfte.

DIE EMBRYOSACKENTWICKLUNG.

Nach den bisher bekannt gewordenen Angaben über die Embryosackentwicklung einiger Thesiumarten können innerhalb der Gattung verschiedene Entwicklungs-

typen beobachtet werden. So verläuft die Embryosackentwicklung von Th. montanum und Th. intermedium, wie wir den Arbeiten SCHULLES und MODILEWSKIS entnehmen, nach dem Liliumtypus. GUIGNARD hingegen gibt für Th. divaricatum Entwicklung nach dem Normaltypus an. Eine eingehende Untersuchung auch der Embryosackentwicklung von Th. rostratum war unter diesen Umständen von einigem Interesse.

Schon an jungen integumentlosen Samenanlagen differenzieren sich einige Archesporzellen heraus. Sie liegen an der Spitze der Samenanlagen und unterscheiden sich durch die Größe der Kerne deutlich von den übrigen vegetativen Zellen der subepidermalen Zellschicht. Sie wachsen sehr rasch, ohne sich zu teilen, zu den langgestreckten Embryosackmutterzellen heran (Abb. 3 a). Ihre Zahl wird später durch Umwandlung vegetativer Zellen der ersten und zweiten subepidermalen Schicht noch vermehrt. An verschiedenen Samenanlagen ausgeführte Zählungen ergeben, daß ca. sieben bis neun Embryosackmutterzellen gebildet werden, wovon aber nur die Hälfte zu Embryosäcken auswächst. Die Umwandlung der Embryosackmutterzellen zu Embryosäcken geschieht nicht gleichzeitig und es können infolgedessen in derselben Samenanlage die verschiedensten Entwicklungsstadien nebeneinander gefunden werden.

Die Untersuchung der die Embryosackentwicklung einleitenden Makrosporenbildung ist wegen der geringen Größe und der Chromatinarmut der Kerne mit großen Schwierigkeiten verbunden. Wir müssen deshalb auf eine genauere Analyse der Reduktionsteilung verzichten. Wie aus Abb. 3 b hervorgeht, können in einem Stadium kurz vor der Kernplattenbildung der ersten Teilung, in Übereinstimmung mit den Untersuchungen an Pollenmutterzellen, wieder 13 Gemini gezählt werden. Nach erfolgter Reduktionsteilung wird die Embryosackmutterzelle durch eine Querwand in zwei hintereinanderliegende Tochterzellen abgeteilt, deren Kerne wie Abb. 3 c und d zeigt, nach einer

kurzen Ruhepause eine weitere Teilung durchmachen. Die Achsen der beiden Spindeln liegen entweder schief oder senkrecht zueinander. Auch nach der zweiten Teilung tritt wieder und zwar in beiden Zellen eine Querwandbildung ein, sodaß also schließlich vier hintereinanderliegende Zellen, die vier Makrosporen, vorhanden sind. In einigen Samenanlagen waren allerdings am Ende vierkerniger Embryosäcke nur zwei degenerierende Makrosporen zu sehen (Abb. 3 g). Ob in diesen Fällen eine nachträgliche Verschmelzung zweier Makrosporen stattgefunden hat, oder ob wirklich nur drei Makrosporen gebildet wurden, kann nicht mehr mit Sicherheit angegeben werden. In der Regel liegen aber drei Schwesterzellen an der Spitze der zwei- und vierkernigen Embryosäcke, woraus folgt, daß sich von den vier Makrosporen die chalazale zum Embryosack entwickelt, während die drei mikropylaren degenerieren und in der Folge aufgelöst werden.

Die Bildung der zwei- und vierkernigen Embryosäcke verläuft normal (Abb. 3 f—h). Hervorzuheben ist, daß an einigen der vierkernigen Embryosäcke der eine von Plasma umgebene Kern der chalazalen Kerngruppe vom Embryosack abgetrennt und oft auch etwas kleiner war als der andere (Abb. 3 h), also bereits Anzeichen einer Degeneration aufwies.

Vollständige, achtkernige Embryosäcke konnten nur selten beobachtet werden. Die beiden klarsten Fälle sind in den Abb. 3 h und i dargestellt. Es lassen sich die am mikropylaren Ende liegenden drei Kerne, aus welchen später die Synergiden- und Eizellkerne hervorgehen, gut erkennen. Je ein Kern der mikropylaren und chalazalen Vierkerngruppe ist in den abgebildeten Stadien bereits gegen die Mitte des Embryosackes zu gewandert, in einem Fall (Abb. 3 k) sind die beiden Kerne eben im Begriffe, miteinander zu verschmelzen, in dem in Abb. 3 h gezeichneten Embryosack scheint die Vereinigung der Kerne ausnahmsweise in der Nähe der Antipoden stattgefunden zu haben. Die drei Antipoden sind in beiden Embryosäcken nicht deutlich zu erkennen. Nur einer der zu erwartenden drei

Kerne ist seiner Form nach noch einigermaßen erhalten, die beiden anderen sind degeneriert. Eine Abgliederung des Plasmas ist indessen trotzdem erfolgt. In den meisten Embryosäcken konnte aber von Antipoden gar nichts mehr gesehen werden (Abb. 3 k), entweder weil die Kernbildung im chalazalen Ende des Embryosackes ganz unterblieb, oder weil die Antipoden in jenen Fällen bereits degeneriert waren. MODILEWSKI nimmt nach SCHULLE (1933) für die Embryosäcke von Th. intermedium das erstere an und auch SCHULLE hält dies für Th. montanum nicht für ausgeschlossen. Jedenfalls kann bei allen Thesiumarten eine Tendenz zur Reduktion der Antipodenzellen festgestellt werden, denn bis anhin ist noch nie eine Zellbildung im antipodialen Ende des Embryosackes eindeutig beobachtet worden. Die Erscheinung dürfte mit der Umwandlung der Antipodialregion in ein Embryosackhaustorium zusammenhängen.

In jeder Samenanlage entwickeln sich mehrere Embryosäcke. Meist sind es zwei oder drei, selten mehr Embryosäcke, die neben- und übereinander liegend das Innere des Nuzellus durchziehen und daneben sind oft noch vier- und zweikernige Entwicklungsstadien sichtbar. Die Auslese des zur Befruchtung bestimmten Embryosackes erfolgt demnach hauptsächlich während der späteren Stadien der Embryosackentwicklung. Erst mit Beginn des nach der Achtkernbildung eintretenden Wachstums kommt eine letzte Ausscheidung der Embryosäcke bis auf einen zustande und während bis jetzt in allen drei Samenanlagen Embryosäcke heranwachsen, wird von nun an, selten schon vorher, die Embryosackenwicklung in zwei Samenanlagen völlig eingestellt. Nur ein einziger Embryosack jedes Fruchtknotens entwickelt sich somit weiter, sodaß also von den über 20 Embryosackmutterzellen jeder Blüte nur eine ihrer Bestimmung zugeführt wird. Diese allen Santalaceen gemeinsame Eigenschaft stellt nach unserer Ansicht einen weiteren Schritt zur Reduktion des Gynaeceums dar und dürfte letztlich zu Formen mit nur einer Samenanlage führen.

Das Wachstum des achtkernigen Embryosackes erfolgt in zwei Richtungen. Die Antipodialregion verlängert sich gegen die Zentralplazenta zu und folgt dabei einem Strang dünnwandiger, in der Mitte der Plazenta verlaufender Zellen (Abb. 1 c). Die auf diese Weise zustande gekommene Bildung muß, da sie vor der Befruchtung auftritt und die Antipoden nicht daran beteiligt sind, als Embryosackhaustorium bezeichnet werden.

Der mikropylare Teil des Embryosackes, in welchem der Eiapparat liegt, erfährt nur eine starke Verbreiterung, dagegen keine Verlängerung nach der Mikropyle zu. Das Wachstum erfolgt dabei hauptsächlich gegen den von der Zentralplazenta abgewendeten Teil der Samenanlage. Durch Zerdrücken und Auflösen der Integumentschichten kommt der Embryosack z. T. außerhalb der Samenanlage, dicht vor die Fruchtknotenwand zu liegen.

Gleichzeitig mit diesen Wachstumserscheinungen differenzieren sich im Inneren des Embryosackes die Zellen des Eiapparates heraus. Die beiden Synergidenzellen, die mit relativ kleinem Kern versehen und mit feinkörnigem Plasma erfüllt sind, nehmen die Spitze des Embryosackes ein. Meist liegen sie der nach außen gerichteten Seitenwand des Embryosackes an (Abb. 4 a). Die Eizelle wird von ihnen halb verdeckt, was besonders an Tangentialschnitten durch die Samenanlagen deutlich wird (Abb. 4 c). Das Plasma der Eizelle ist reich an Stärkekörnern und ihr Kern bedeutend größer als derjenige der Synergiden. Der gesamte übrige Raum des Embryosackes wird von dem kugeligen sekundären Embryosackkern beherrscht, der seit Verschmelzung der Polkerne zu bedeutender Größe herangewachsen ist.

Aus den mitgeteilten Untersuchungsergebnissen ist ersichtlich, daß zur Bildung des Embryosackes von Th. rostratum fünf Kernteilungsschritte notwendig sind. Die beiden ersten sind von Zellteilungen begleitet und liefern die vier Makrosporen, wovon nur eine, die chalazale, zum Embryosack auswächst; die übrigen drei degenerieren. Die restlichen drei

Teilungsschnitte führen zur Bildung des achtkernigen Embryosackes (wobei allerdings noch berücksichtigt werden muß, daß möglicherweise einer oder beide chalazalen Kerne des vierkernigen Embryosackes keine Teilung mehr ein-

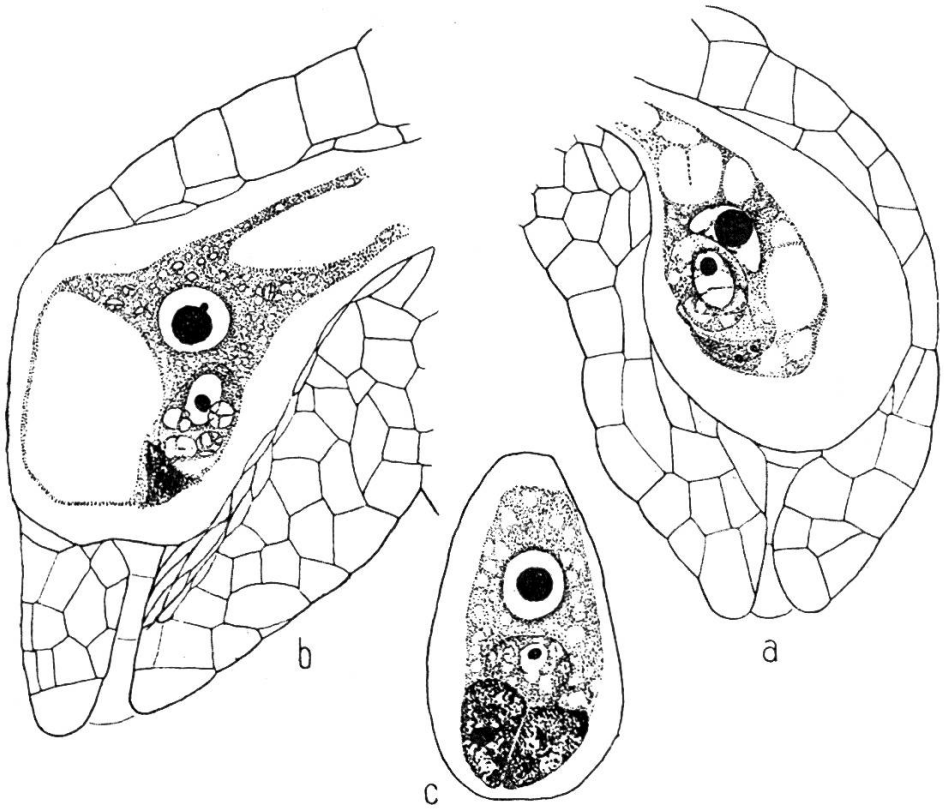

Abb. 4. **Voll entwickelte Embryosäcke.**
a: Eiapparat eines befruchtungsreifen Embryosackes, die beiden Synergiden, die Eizellen und den sekundären Embryosackkern zeigend; b: medianer Längsschnitt, c: tangentialer Längsschnitt durch Embryosäcke kurz vor der Endospermbildung. Die beiden Synergiden bereits degeneriert. (Vergr.: ca 1 : 700).

gehen). Die Embryosackentwicklung von Th. rostratum verläuft also nach dem Normaltypus.

Zu ähnlichen Ergebnissen ist auch GUIGNARD (1885) bezüglich der Embryosackentwicklung von Th. divaricatum gelangt. Es werden hier allerdings nur drei Makrosporen ausgebildet, eine Beobachtung, die wir nur in Ausnahmefällen auch für Th. rostratum bestätigen können.

Wesentlichere Unterschiede bestehen aber gegenüber den Angaben SCHULLES (1933) und MODILEWSKIS (1928), die für Th. montanum, resp. Th. intermedium Embryosackentwicklung nach dem Liliumtypus angeben. Es scheint demnach innerhalb der Gattung Thesium eine Tendenz zu bestehen, die auf Abkürzung der Embryosackentwicklung hinzielt. Vielleicht stellt das Auftreten von nur drei Makrosporen bei Th. divaricatum einen ersten Schritt auf diesem Wege dar.

5. ENTWICKLUNG DES SAMENS.

Obwohl ich eine große Zahl von Blüten verschiedener Entwicklungsstadien untersuchte, gelang es mir nie Befruchtungsstadien zu beobachten. Auch konnte in keiner Blüte keimender Pollen oder Reste von Pollenschläuchen nachgewiesen werden. Die Frage, ob eine Befruchtung stattfindet und wie diese verläuft, muß deshalb vorläufig offen gelassen werden.

Der in Abb. 4 b dargestellte Embryosack entstammt einer älteren, bereits verblüten Blüte. Die Synergiden sind degeneriert, was durch Schwarzfärbung mit Haematoxylin Heidenhain deutlich wird. Der mikropylare Teil des Embryosackes, insbesondere die Endospermanlage, ist mittlerweile noch erheblich gewachsen, sodaß nur noch die Spitzen der Integumente erhalten geblieben sind.

In diesem Stadium setzen die zur Bildung des Samens führenden Zellteilungen ein. Das in Abb. 5 a dargestellte jüngste beobachtete Stadium enthält vier Endospermzellen und die vorerst noch ruhende Eizelle. Die Endospermbildung eilt also, wie dies oft beobachtet werden kann, der Embryoentwicklung voraus. Die beiden mikropylaren und die beiden chalazalen Endospermzellen sind durch eine cutinisierte Membran voneinander getrennt. Wahrscheinlich geht, ähnlich wie bei Th. montanum, auch bei Th. rostratum die Endospermbildung in den ersten Stadien so vor sich, daß nach Bildung der ersten beiden

Zellen sofort eine Quermembran entsteht, durch welche die Endospermanlage in einen chalazalen und einen mikropylaren Teil getrennt wird. In der Regel dürften nur die Zellen des mikropylaren Teiles eine Vermehrung erfahren, denn es konnte nur ausnahmsweise im chalazalen Ende mehr als ein Kern beobachtet werden. Wahrscheinlich liegt der Abb. 5 a ein solcher Ausnahmefall zugrunde.

Die rasch aufeinanderfolgenden Teilungsschritte der mikropylaren Endospermzellen führen zur Bildung eines ovalen, oben abgestutzten Zellkörpers, durch dessen Wachstum die Reste der Samenanlagen auseinander gesprengt und die Integumente vollständig zum Verschwinden gebracht werden (Abb. 5 c, e). Die meist regelmäßig angeordneten Endospermzellen sollen nach NAEGELI (vergl. SCHULLE 1933) Öl und Aleuronkörner als Reservestoffe enthalten. Wir konnten nachweisen, daß Stärke nicht oder nur in geringem Maße vorhanden ist. Die im befruchtungsreifen Embryosack in großen Mengen aufgespeicherte Stärke wird also im Verlaufe der Samenbildung aufgebraucht oder in andere Reservestoffe umgewandelt.

Der im chalazalen Teil der Endospermanlage liegende Haustorialkern ist nicht mehr teilungsfähig. Durch sein intensives Wachstum und die mächtigen meist unregelmäßig geformten Kernkörperchen erinnert er an Kerne von Drüsenzellen. Es ist somit wahrscheinlich, daß er bei der Ernährung des Endosperms und des Embryos eine große Rolle spielt. SCHULLE meint, daß er nicht nur an der Verstärkung der Zuleitung von Nahrungsstoffen, sondern auch an deren Umwandlung in gut aufnehmbare Form beteiligt sei. Das Plasma des Haustoriums ist grobkörnig und vakuolenreich (Abb. 5 c). Durch vermehrtes Wachstum dringt das sich mehrfach verzweigende Ende immer tiefer in die Zentralplazenta ein, bis es ungefähr in der Mitte derselben angekommen ist.

Die Entwicklung des Embryos läßt sich in den ersten Stadien nur schwer verfolgen, da die Eizelle weitgehend den Endospermzellen gleicht. Wie das in Abb. 5 b dargestellte Stadium zeigt, teilt sich die Eizelle zunächst in zwei

übereinanderliegende Zellen. Nach SCHULLE (1933) soll die untere Zelle des analogen Stadiums bei Th. montanum einem Suspensor gleichzusetzen sein. Die mir vorliegenden Bilder erlauben mir nicht, diesbezüglich zu einem klaren Schlusse zu kommen.

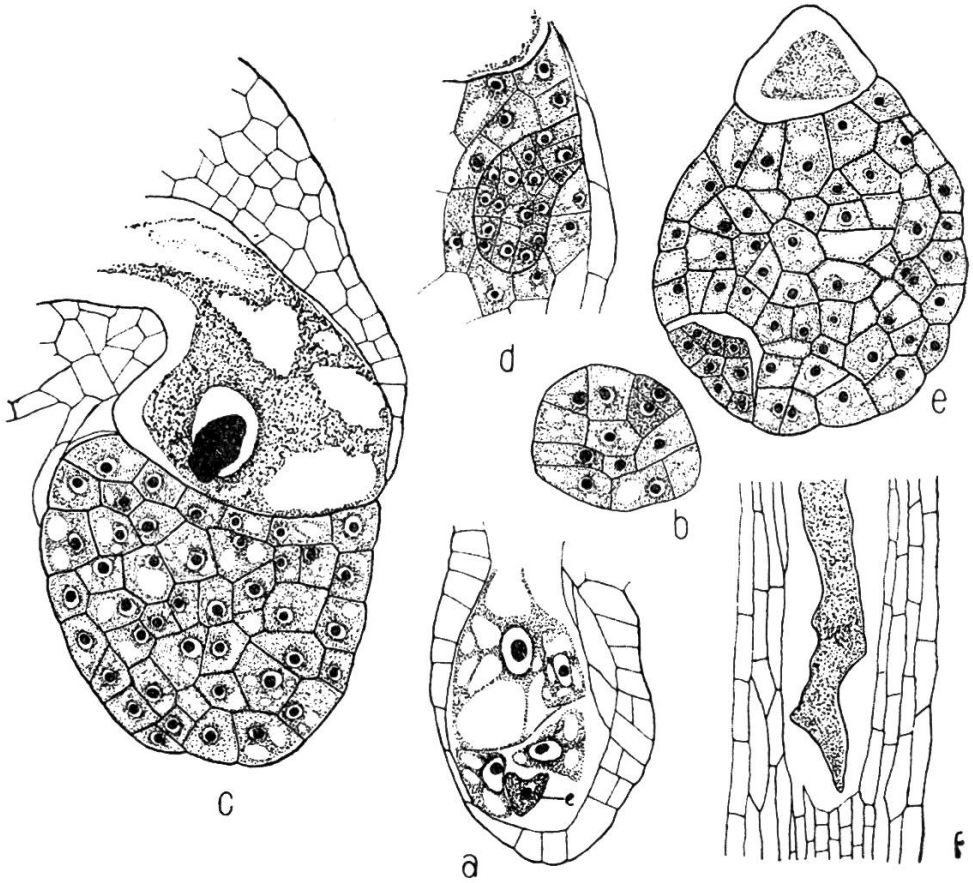

Abb. 5. **Entwicklung von Embryo und Endosperm.**
a: Endospermbildung, die Eizelle (e) noch im Ruhezustande; b: Endosperm mit zweikernigem Embryo; c: junges Endosperm mit Haustorium und hypertrophiertem Haustorialkern; d, e: Embryonen in Endosperm eingebettet; f: Ende des Haustoriums. (Vergr.: ca 1 : 500).

Meist tritt der junge Embryo in der Form eines keulenförmigen Körpers auf (Abb. 5 d), an welchem deutlich zwei Regionen, eine stielartige, an die Integumente anstoßende und eine ovale innere unterschieden werden können. Es ist möglich, daß die erstere einem Suspensor entspricht. An älteren Embryonen ist diese Region nicht mehr nachweisbar, wird also später aufgelöst.

Andere Früchte zeigen ein von dem besprochenen völlig abweichendes Verhalten der Embryoentwicklung. Der Embryo erscheint hier in Form eines flachen Kegels, der mit seiner Basis an die Integumente anstößt (Abb. 5 e). Suspensorähnliche Regionen kommen nicht vor. Ob in diesen selteneren Fällen eine Degenerationserscheinung vorliegt, kann nicht festgestellt werden.

Die weitere Entwicklung des Samens und der Frucht gleicht in den meisten Punkten der von SCHULLE für Th. montanum beschriebenen. Hier wie dort beteiligen sich die Integumente nicht am Aufbau der Samenschale. Die Thesiumarten bilden also in der Regel nackte Samen aus, eine Erscheinung, die als Reduktion aufzufassen ist. Die Funktionen der Samenschale werden auf die Fruchtwand übertragen, deren Entwicklung SCHULLE für Th. montanum eingehend beschrieben hat.

6. ZUSAMMENFASSUNG.

1. Die fünf Perigonblätter, die vor ihnen stehenden Antheren und die verwachsenen Karpelle entstehen nacheinander aus dem Blütenvegetationspunkt, dessen Spitze zur Zentralplazenta wird. Durch Auswachsen der Perigonbasis wird eine „Perigonröhre“ gebildet und gleichzeitig werden die Antheren emporgehoben.

2. Die Antheren sind normal gebaut. Reduktionen können nicht nachgewiesen werden. Auch die Pollenkörner entwickeln sich normal. In Diakinesestadien können 13 Gemini, in den Kernplatten der ersten Reduktionsteilung ebenfalls 13 Doppelchromosomen gezählt werden, sodaß mit großer Wahrscheinlichkeit auf die haploide Chromosomenzahl 13 geschlossen werden kann.

3. Der Fruchtknoten besteht aus den verwachsenen Karpellblättern und der mit drei Samenanlagen versehenen Zentralplazenta. Die Samenanlagen bilden ein mit dem Nuzellus verwachsenes rudimentäres Integument aus, das aber bei der Samenbildung wieder aufgelöst wird.

4. Das mehrzellige Archespor entspringt aus der subepidermalen Zellschicht der Nuzellusspitze. Etwa die Hälfte der sieben bis neun Embryosackmutterzellen, die direkt aus den Archesporzellen hervorgehen, entwickeln sich nach dem Normaltypus zu Embryosäcken. Nach der Reduktionsteilung degenerieren die drei mikropylaren Makrosporen, die chalazale wird zum Embryosack.

Der achtkernige Embryosack ist selten voll ausgebildet. Oft fehlen zwei der drei Antipodenkerne vollständig. Die Auslese der zur Befruchtung bestimmten Embryosäcke findet im Vier- oder Achtkernstadium statt, gleichzeitig degenerieren zwei von den drei Samenanlagen. Der befruchtungsreife Embryosack erfüllt den ganzen Nuzellus und durchwächst später auch die von der Plazenta abgewendete Integumentschicht.

5. Die zelluläre Endospermbildung beginnt mit einer Querteilung der Endospermanlage in einen chalazalen und einen mikropylaren Teil. Nur der letztere entwickelt sich zum Endosperm weiter, der erstere geht mit wenigen Ausnahmen keine Kern- und Zellteilungen mehr ein. Der sich stark vergrößernde Haustorialkern gleicht in seiner Form den Kernen von Drüsenzellen.

Da die Integumente schon frühzeitig verschwinden, wird keine Samenschale ausgebildet.

6. Wie aus den mitgeteilten Untersuchungsergebnissen hervorgeht, werden nur die Gynaeceen und zwar vorwiegend die Samenanlagen von Rückbildungen erfaßt. Während die Samenanlagen normal gebauter Blüten aus dem Nuzellus und einem oder zwei deutlich davon abgegrenzten Integumenten besteht, sind die basalen Partien der Samenanlagen bei Th. rostratum nicht in Nuzellus und Integument differenziert. Nur an ihrer Spitze können freie, einen Mikropylarkanal umschließende Integumente beobachtet werden. Bei Th. divaricatum werden auch die Integumentspitzen noch abgebaut, sodaß dann eine scheinbar nackte Samenanlage vorliegt. Hand in Hand mit diesen Reduktionserscheinungen tritt auch ein Funktionsverlust ein. Statt zur Bildung der Samenschale aufgebraucht zu

werden, verschwinden die Integumente im Verlaufe der Samenbildung vollständig. Endosperm und Embryo stoßen infolgedessen direkt an die Fruchtwand an, die ihrerseits nun die Funktionen der Samenschale übernehmen muß.

Im Gegensatz zu den sporophytischen Geweben der Pflanze werden die Gametophyten nicht rückgebildet. Eine Beeinflussung des Gametophyten durch die am Sporophyten stattfindenden Rückbildungen findet also nicht statt. Der Embryosack entwickelt sich trotz Reduktion des Sporophyten noch nach dem Normaltypus. Die einzige am Gametophyten beobachtete Reduktionserscheinung, die Rückbildung der Antipoden, kann wohl nicht dem Einfluß der Reduktion sporophytischer Gewebe zugeschrieben werden, sondern dürfte auf die Ausbildung eines Embryosackhaustoriums zurückzuführen sein. Bei anderen Thesiumarten, wie Th. montanum und Th. intermedium, kann allerdings auch eine Rückbildung des Gametophyten beobachtet werden, indem hier eine Abkürzung in der Embryosackentwicklung eintritt. Doch zeigt gerade dieser Fall wieder deutlich, daß eine Beziehung zwischen Sporophyten und Gametophyten nicht besteht, denn sowohl Th. montanum wie auch Th. rostratum stehen bezüglich der Reduktion des Sporophyten auf gleicher Stufe.

LITERATUR.

GOEBEL K., 1933: Organographie der Pflanzen. III. Teil. Spezielle Organographie der Samenpflanzen.

GUIGNARD L., 1885: Observations sur les Santalacées. Ann. des Sc. nat. Bot. Sér. VII. Vol. 2, S. 180—202.

MODILEWSKI J., 1928: Die embryologische Entwicklung von Thesium intermedium. Bull. Jard. Bot. Kieff. 1928, Bd. 65. Ref.: Bot. Cbl. Neue Folge Bd. 14, S. 392.

SCHNARF K., 1927: Embryologie der Angiospermen. Handb. der Pflanzenanatomie. II. Abt., 2. Teil, S. 689.

SCHULLE H., 1933: Zur Entwicklungsgeschichte von Th. montanum Ehrh. Flora. Bd. 27, S. 140—184.

TIEGHEM Ph. van, 1869: Anatomie de la fleur des Santalacées. Ann. des Sc. nat. Bot. Sér. V. Vol. 12, S. 340.

TROLL W., 1928: Zur Auffassung des parakarpen Gynaeceums etc. Planta. Bd. 6, S. 255—276.

WARMING E., 1878: De l'ovule. Ann. des Sc. nat. Bot. Sér. VI. T. V. S. 177—266.