

Forschern fanden sich die weissen, nichtcontrahirten Partien seiner Gallertwürfel oder -kugeln gewöhnlich im Inneren derselben vor. Vermuthlich war durch die rasche Austrocknung der äusseren Partien ein widerstandsfähiges Gerüst entstanden, das nun die Zusammenziehung der Innenmasse verhinderte, in ähnlicher Weise wie beispielsweise die Schrumpfung des Hollunder- und des Sonnenblumenmarks nachweislich durch den umgebenden Xylemring gehemmt ist.

Wenn demnach die innere Structur der Gallerten gewissermassen mehr Analogie mit dem Aufbau von Zellgeweben als von Zellhäuten zu haben scheint, so dürfte die Möglichkeit einer Structurdifferenz quellbarer Körper vor einer zu weit gehenden Verallgemeinerung specieller Erfahrungen warnen und namentlich auch gegen die allgemeine Deutung solcher Imbibitionsvorgänge als Specialfälle fester Lösungen Bedenken erregen. Jedenfalls wird sich eine sichere und genauere Definition der Quellung erst nach weiteren Untersuchungen ergeben. Will man bis dahin aber an der üblichen molecularen oder micellaren Auffassung festhalten, so empfiehlt es sich nicht, in dieser Hinsicht sehr zweifelhafte Fälle noch fernerhin zur Quellung zu rechnen. Nähere Aufklärung auf diesem Gebiete dürfte wohl zunächst bei einer weiteren Prüfung der Wabentheorie zu erwarten sein.

## 25. S. Nawaschin: Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dicotyledoneen.

(Vorläufige Mittheilung.) 

Mit Tafel IX.

Eingegangen am 22. Mai 1900.

In meiner ersten Mittheilung über die Befruchtungsvorgänge bei *Lilium Martagon* und *Fritillaria tenella* habe ich mich dahin geäussert, es lassen sich zwar die von mir bei diesen Pflanzen entdeckten That-sachen einstweilen als eine Ausnahme von der allgemeinen Regel betrachten, doch werden vielleicht die künftigen Untersuchungen dasselbe Verhalten, wie bei den Liliaceen, d. h. „die doppelte Befruchtung“ auch bei den übrigen Angiospermen an den Tag bringen<sup>1)</sup>.

1) S. NAWASCHIN, Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium Martagon* und *Fritillaria tenella*. Bull. de l'Ac. des sc. de St.-Petersbourg, 1898, Novembre.

Dies schien mir damals sehr wahrscheinlich zu sein, denn meine früheren Beobachtungen über die Walnuss zeigten mir theilweise analoges Verhalten der männlichen generativen Zellen auch bei dieser Pflanze, und zwar das Eindringen dieser Zellen in's Protoplasma des Embryosackes und ihre charakteristische Form, der mancher pflanzlichen Spermatozoiden nicht unähnlich<sup>1)</sup>.

Die bei den systematisch von einander so entfernten Pflanzenfamilien, wie Liliaceen und Juglandaceen, zu beobachtenden Erscheinungen dürften wohl schwerlich als zufällige erklärt werden; daher habe ich mir schon damals vorgenommen, das nöthige Material in verschiedenen Pflanzenfamilien zu sammeln und fernere Untersuchungen auf demselben Gebiete anzustellen, um die erzielten Resultate später in einer ausführlichen Abhandlung zusammen zu bringen. Dies musste ich aber wegen meiner Reise nach Buitenzorg auf's nächste Jahr verschieben und kann auch heuer meine Aufgabe als abgeschlossen nicht betrachten.

Inzwischen sind manche Untersuchungen erschienen, die sich auf denselben Gegenstand mehr oder weniger direct beziehen und mich jetzt schon dazu veranlassen, über einige Resultate meiner Arbeit in dieser vorläufigen Mittheilung kurz zu berichten, wie auch meine Auffassung der wichtigsten fraglichen Punkte auszusprechen.

Um Anhaltspunkte für die Beurtheilung der an den Liliaceen festgestellten Thatsachen zu gewinnen, galt es vor allem, natürlich solche Pflanzen zu prüfen, die eine möglichst entfernte systematische Stellung von den Liliaceen einnehmen oder zu dieser Pflanzenfamilie in irgend welcher anderen Beziehung einen tiefen Contrast aufweisen.

Als solche habe ich zunächst die Ranunculaceen, Compositen und Orchideen ausgewählt, und zwar die beiden ersteren als von einander stark genug abweichende Repräsentanten der Dicotyledoneen; die Orchideen aber als einen physiologisch abweichenden Typus, der, im Gegensatz zu den Liliaceen und den übrigen Monocotyledoneen, der Endospermibildung völlig entbehrt.

Das Verhalten des Embryosackkerns nach der erfolgten Befruchtung des Eies bei den Orchideen näher kennen zu lernen, schien mir auch deshalb von Wichtigkeit, als die Copulation des männlichen generativen Kerns mit dem Embryosackkerne von Anfang an verschieden gedeutet wurde. So hat GUIGNARD<sup>2)</sup> fünf Monate später nach meiner vorläufigen Mittheilung seine Beobachtungen erscheinen lassen, welche sich mit mehreren von mir mitgetheilten Thatsachen

1) S. NAWASCHIN, Ueber die Befruchtung bei *Juglans*. Travaux de la société imp. des nat. de St.-Petersb., T. XXVIII, 1. Vgl. auch Bot. Centr.-Bl., Bd. LXIII, 12.

2) L. GUIGNARD: Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. Comptes-rendus, t. CXXVIII, p. 869. Avril 1899.

über dieselbe Pflanze vollkommen decken, während die Deutung der Copulation des männlichen generativen Kerns mit dem Embryosackkerne von diesem Gelehrten ganz anders, als von mir vorgenommen wurde. Die Verschmelzung dieser Kerne will GUIGNARD nicht als Sexualact ansehen; er wählt für diese Erscheinung eine sonderbare Bezeichnung — „unechte Befruchtung“ („une sorte de pseudo-fécondation“), indem er wahrscheinlich der Meinung ist, dass die Natur „der wahren Befruchtung“ „une fécondation vraie“) uns, bei den gegenwärtigen Kenntnissen darüber, in voller Klarheit vorliegt.

Ich kann diese Meinung des hochverdienten Erforschers der Befruchtungsvorgänge nicht theilen, weil unsere Kenntnisse gerade über „die wahre Befruchtung“ bei den Angiospermen sich in der letzten Zeit als auf unvollkommene, zum Theil aber auf durchaus falsche Angaben beruhend herausstellen. Was von diesen Angaben bis jetzt ausser Zweifel geblieben, ist sicher nicht viel mehr, als dass die Verschmelzung des männlichen Kerns mit dem weiblichen die Theilung der Eizelle zur Folge hat. Bis jetzt gilt dasselbe auch für die Endospermibildung, obgleich nur bei einigen Monocotyledoneen festgestellt, so dass es sich einstweilen empfiehlt, die beiden Vorgänge als homologe aufzufassen.

Soll es nun durch fernere Untersuchungen gefunden werden, dass die Verschmelzung des männlichen Kerns mit dem Embryosackkerne in manchen Fällen, wo die Endospermibildung regelmässig stattfindet, auch ausbleiben kann, oder, im Gegentheil, dass die betreffende Kernverschmelzung auch dann geschieht, wo sich kein Endosperm anlegt, wie es bei den Orchideen denkbar ist, so hätte man darin hinreichende Gründe, jede Homologie zwischen Embryo- und Endospermibildung zu leugnen.

Die beiden hier eben erwähnten fraglichen Punkte glaube ich aber durch die vorliegenden Untersuchungen im entgegengesetzten Sinne beantworten zu können, so dass ich meine frühere Annahme, es handle sich bei der Verschmelzung des männlichen Kerns mit dem Embryosackkerne um eine wahre Befruchtung, welche Thatsache auch ihre phylogenetische Erklärung finden kann, auch jetzt aufrecht erhalten will.

---

*Delphinium elatum*, dessen Samenanlagen ich eingehend und an einer sehr grossen Zahl von Mikrotomschnitten studirt habe, zeigte mir viele interessante Details im Bau des Sexualapparates, die ich für eine spätere Publication vorbehalte. Der wesentliche Unterschied von den Liliaceen besteht hier darin, dass die beiden Polkerne vor der Befruchtung mit einander verschmelzen und der Eikern nach der Verschmelzung mit dem männlichen Kerne eine lange Ruhepause durchmacht. Nichts desto weniger lässt sich das nämliche Verhalten

der männlichen generativen Zellen auch bei dieser Pflanze feststellen. Dieselben konnte ich wie vor der Befruchtung, im Innern des Pollenschlauches, als wurmartige Gebilde, sowohl während ihrer Verschmelzung mit dem Eikerne und mit dem Embryosackkerne, und zwar als dichte Chromatinknäuel, beobachten. Das Eindringen der beiden Spermatozoiden (wie ich die generativen Zellen einstweilen der Bequemlichkeit halber nennen will) und deren Erreichen der betreffenden weiblichen Zellkerne scheint hier ungemein rasch zu geschehen, so dass es mir nicht gelingen wollte, die Spermatozoiden frei im Innern des Embryosackes zu treffen.

Weit glücklicher war ich mit den beiden Compositen, die ich als Untersuchungsobject nahm, nämlich mit der Sonnenblume (*Helianthus annuus*) und Rudbeckia (*Rudbeckia speciosa*).

Ganz neuerdings berichtet MERREL<sup>1)</sup>, dass es ihm gelungen ist, die Spermatozoiden bei *Silphium*-Arten noch im Pollenkorn in ganz ausgebildeten Zustände zu beobachten. Es waren längliche, spiralgekrümmte Körper von fein porösem Bau. Die Befruchtung selbst konnte der Verfasser nicht beobachten.

Zur Schilderung der Entwicklung und des Baues des fertigen Embryosackes, welche MERREL für *Silphium* angiebt, könnte ich nur Weniges auch für *Helianthus* hinzufügen, so ähnlich die beiden Gattungen in dieser Beziehung zu sein scheinen. Auch hier verschmelzen die beiden Polkerne mit einander lange vor der Befruchtung. Der Pollenschlauch entleert seinen Inhalt in's Innere des Embryosackes seitlich, wie es scheint, zwischen den beiden Synergiden, deren eine stark zusammenfällt. Die beiden Spermatozoiden machen sich frei aus dem trüben, grobkörnigen Pollenschlauchinhalte, das eine drängt sich in's Ei an dessen Seite, das andere schmiegt sich dem Embryosackkern fest an. Die beiden sind ihrer Form nach manchen Spermatozoiden der Sporenpflanzen äusserst ähnlich; sie stellen einen langen Faden dar, der in der Mitte an seinen beiden Enden etwas verdickt ist und an diesen Stellen eine fein poröse Structur besonders deutlich verräth.

Die Figur 1 stellt eben den geschilderten Moment dar, wo das eine Spermatozoid noch frei in dem Eiprotoplasma schwebt, während das andere mit seiner pfropfenzieherartigen Spitze die Membran des Embryosackkernes gleichsam anbohrt.

Der Embryosackkern theilt sich alsbald nach der Verschmelzung mit dem Spermatozoide und zwar etwas früher, als der Eikern, der auch bei den Compositen eine, obgleich bedeutend kürzere, Ruhepause, als bei *Delphinium*, durchzumachen pflegt.

1) W. D. MERREL, A contribution to the life history of *Silphium*. The Botanical Gazette, Februar 1900.

Bei *Rudbeckia* (Fig. 1 B) sind alle Theile des Embryosackes, besonders das Ei, bedeutend grösser, als bei *Helianthus*. In zwei Fällen habe ich das Spermatozoid im Innern des Eies getroffen; der Embryosackkern war in den beiden Fällen im Begriffe mit dem zweiten Spermatozoide zu verschmelzen, wie es unsere Abbildung zeigt. Es war die poröse Structur des etwas gelockerten Körpers dieses Spermatozoides noch deutlich wahrzunehmen, obgleich es vom Embryosackkerne bereits halb verschluckt wurde. Die Spermatozoiden dieser Pflanze sind massiger, als bei *Helianthus*, dabei viel kürzer und dicker und nicht so stark gedreht; zeigen aber dieselbe fein poröse Structur noch deutlicher, als die Spermatozoiden von *Helianthus*.

Die mehr oder weniger lockere poröse Structur scheint überhaupt den Spermatozoiden der Angiospermen eigen zu sein. Die Spermatozoiden der Liliaceen zeigen eigentlich den nämlichen Bau, indem sie nur weit lockerer gebaut sind. Ihre Chromatinsubstanz erscheint ziemlich regelmässig netzartig vertheilt, wie es MOTTIER für *Lilium* ganz naturgetreu abgebildet hat<sup>1)</sup>. Weder im Inneren der Pollenschläuche, noch im Embryosacke sah ich die Spermatozoiden von Liliaceen homogen, bezw. spiralig gestreift, wie es GUIGNARD fälschlich angiebt<sup>2)</sup>. MERREL giebt für die Spermatozoiden von *Silphium*, wie oben erwähnt, eine feine netzartige Structur, die ich als identisch mit der der Spermatozoiden von *Rudbeckia* ansehe.

Den beiden untersuchten verschiedenen Typen der Dicotyledoneen, wie es Ranunculaceen und Compositen sind, ist also „die doppelte Befruchtung“ eigen, und die charakteristische Form und der Bau der männlichen generativen Zellen lassen sich bei Repräsentanten dieser Pflanzenfamilien feststellen. Daraus ist aber mit der grössten Wahrscheinlichkeit zu schliessen, dass dieselben Verhältnisse auch für alle übrigen Angiospermen als Regel gelten, ausgenommen vielleicht einige Fälle, die sich zugleich durch gewisse abweichende Einrichtungen auszeichnen dürften.

Ich möchte schon an dieser Stelle die Vermuthung aussprechen, dass ich einen solchen Ausnahmefall unter den Orchideen bereits kennen gelernt habe, welche Pflanzenfamilie bekanntlich einen abweichenden Typus repräsentirt, da die Endospermbildung hier nicht einmal durch Kerntheilung eingeleitet wird.

Während meines Aufenthaltes in Buitenzorg habe ich *Phajus Blumei*, *Phajus* sp. und *Arundina speciosa* untersucht und bei allen diesen Orchideen, trotz der Angaben STRASBURGER's für europäische Orchideen<sup>3)</sup>, die beiden Polkerne vor der Befruchtung unverschmolzen

1) MOTTIER, Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks etc. Jahrb. für wiss. Bot. 1898.

2) GUIGNARD, l. c. und ausführlicher in Revue gén. de Bot. 1899, No. 124, S. 133.

3) STRASBURGER, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen. 1884.

gefunden. Diese Kerne verschmelzen mit einander auch nach der erfolgten Befruchtung der Eizelle nicht, obgleich sich diesem Kernpaare ein dritter Zellkern zugesellt. Es entsteht somit im Embryosacke eine eben solche Kerngruppe, wie man bei den Liliaceen vor der Endospermbildung leicht beobachten kann; nebst den beiden ungefähr gleichen Polkernen, denselben sich dicht anschmiegend, lässt sich ein kleinerer Zellkern erkennen, welchen ich als das zweite, obgleich ziemlich stark umgewandelte Spermatozoid ansehen zu dürfen glaube.

Dieses Verhalten stellt die Figur 2 *a* dar, während die Abbildungen *b* und *c* derselben Figur den Embryosackinhalt innerhalb der nächsten Perioden der Embryoentwicklung repräsentiren. Diese beiden Abbildungen zeigen, dass dieselbe Kerngruppe auch nach der erfolgten Kerntheilung im Eie (*c*), d. h. nach der Anlage des Embryos bestehen bleibt, wobei der vom Spermatozoide stammende Kern seine ursprüngliche Form ganz eingebüsst hat. Ich konnte keine Verschmelzung der betreffenden Kerne auch in solchen Embryosäcken feststellen, deren Embryoanlage eine ansehnliche Grösse bereits erreicht hat.

Möglicherweise berichtet STRASBURGER etwa über die gleichen Bilder, und zwar wie folgt:

„Häufig zeigt sich dieser Embryosackkern gleich nach vollzogener Befruchtung aus einer grösseren Anzahl von Theilstücken zusammengesetzt (Fig. 74), was aber daher rührt, dass unter Umständen, die Kerne der Gegenfüsslerinnen auf ihn zuwandern und mit ihm verschmelzen können“ (l. c. S. 67).

Bis jetzt habe ich noch keine Gelegenheit gehabt, einheimische Orchideen zu prüfen, um die Richtigkeit meiner Vermuthung bestätigen zu können. Die Aehnlichkeit der erwähnten Kerngruppe mit der betreffenden Kerngruppe im Embryosacke der Liliaceen ist jedoch so treffend, dass ich das Resultat der eventuellen Prüfung kaum bezweifeln kann.

Es ist nach dem Mitgetheilten kaum zu zweifeln, dass die Verschmelzung des männlichen Kerns mit dem weiblichen sowohl in der Keim- wie auch in der Endospermzelle die gleiche Bedeutung, weil den gleichen Erfolg, hat. Soll sich das Endosperm ausbilden, so findet die Verschmelzung der betreffenden Kerne statt; bleibt diese Kernverschmelzung aus, so wird auch kein Endosperm gebildet. Näher auf das Qualificiren der beiden Fälle der Kernverschmelzung einzugehen, gestatten unsere gegenwärtigen morphologischen Kenntnisse dieser Vorgänge, meiner Ansicht nach, noch nicht.

Glücklicher Weise können passende Experimente uns auf diesem Wege helfen, indem sie schon jetzt voraussagen, welche Entscheidung über die Frage zu erwarten sei.

Die Untersuchungen, die an und für sich selbst vom höchsten Interesse erscheinen, wurden fast gleichzeitig von DE VRIES<sup>1)</sup> und von CORRENS<sup>2)</sup> veröffentlicht und zeigen übereinstimmend, dass eine Bestäubung mit fremdem Pollen bei verschiedenen Maisrassen einen directen Einfluss auf die Samenbildung ausübt, und zwar auf die Weise, dass die Eigenschaften der den Pollen liefernden Pflanze nicht nur dem Embryo, sondern auch dem Endosperm ertheilt werden. Die übrigen Theile des Samens bzw. der Frucht, d. h. alles, was sich ausserhalb des Embryosackes bildet, steht zugleich ausserhalb jeder Einwirkung der fremden Bestäubung. Die somit stattfindende Bildung eines Paares von Bastard-Zwillingen, und zwar des Bastard-Embryos nebst dem Bastard-Endosperm, erklären die beiden genannten Gelehrten durch die Annahme, es handle sich dabei um eine wahre Befruchtung der centralen Embryosackzelle.

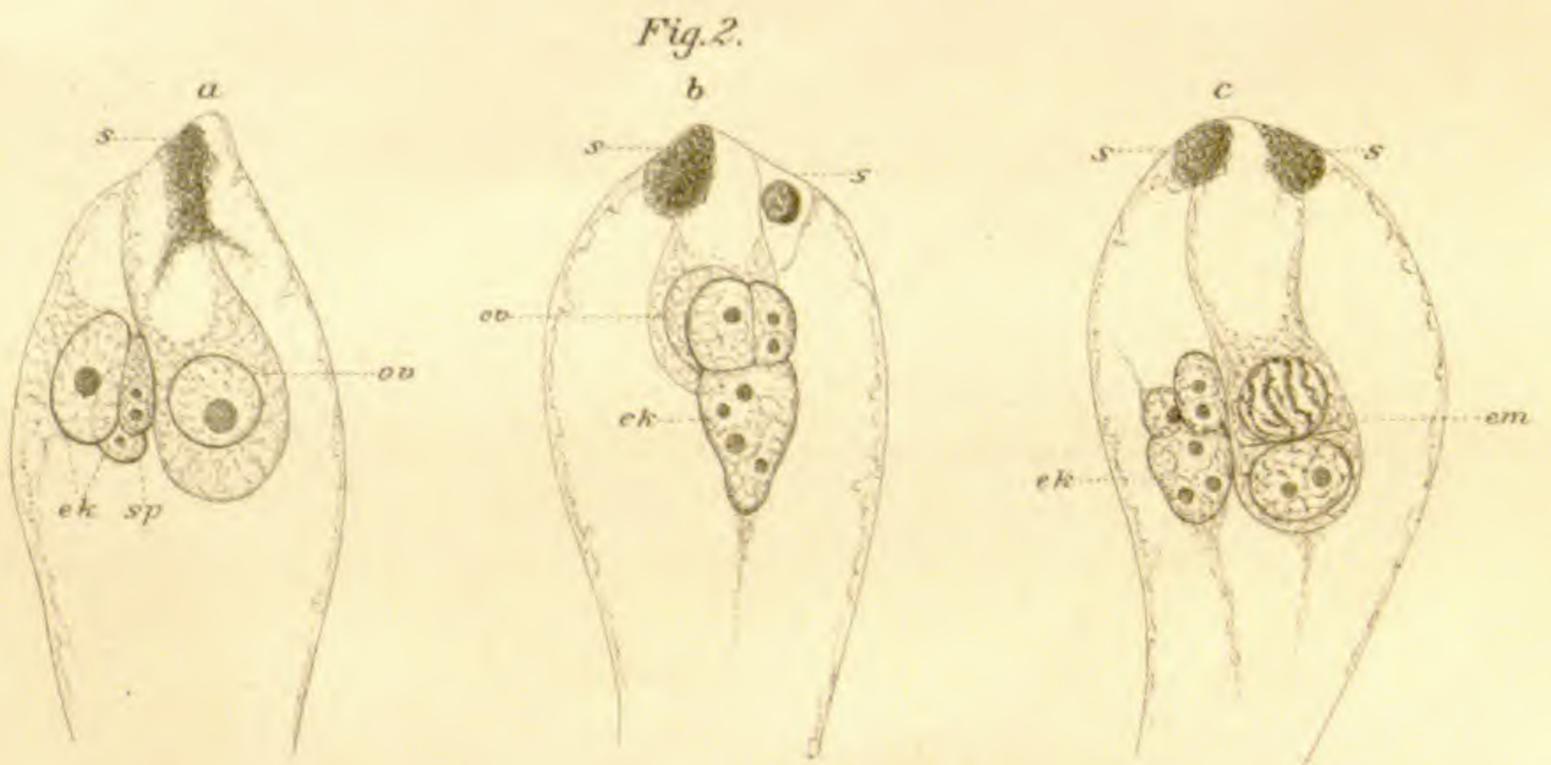
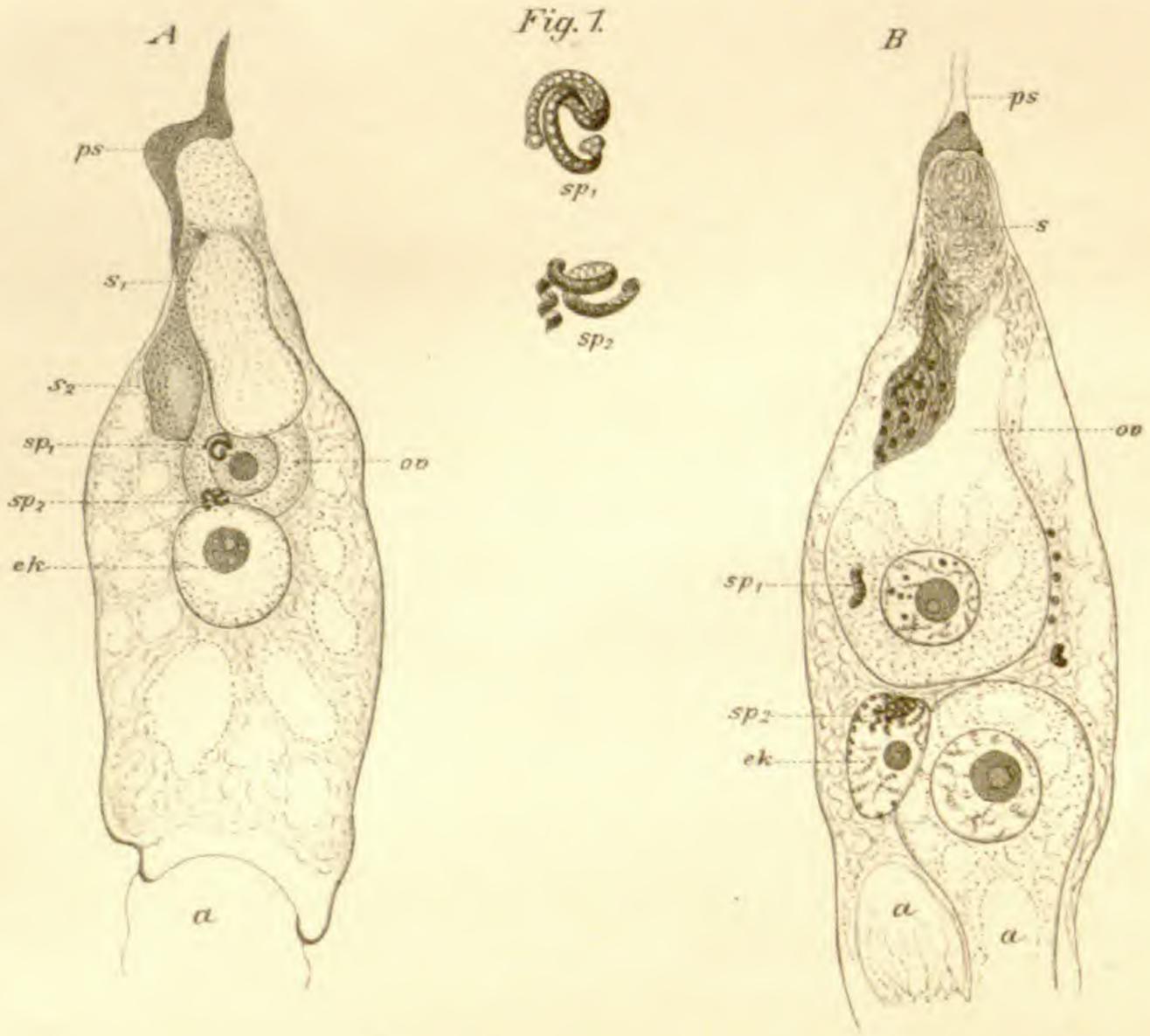
Dass bei den Gramineen die Verschmelzung der betreffenden Kerne die Endospermbildung einleiten muss, ist nach dem hier Mitgetheilten ausser Zweifel; da aber dieser Vorgang, gleich der Embryobildung, die Vererbung der väterlichen Eigenschaften zur Folge hat, so fallen alle praktischen Gründe, zwischen den Vorgängen bei der Embryo- und Endospermbildung einen Unterschied auszufinden. Vielmehr zeigt sich jeder theoretisch postulirte Unterschied zwischen den beiden Vorgängen als ein sehr problematischer Beweis der Vollkommenheit unserer gegenwärtigen Kenntniss über die wahre Natur der Befruchtung.

#### Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. A. Embryosack von *Helianthus annuus*, B. der von *Rudbeckia speciosa*. Es bedeutet: *ps* Pollenschlauch, *s<sub>1</sub> s<sub>2</sub>* Synergiden, *ov* Eizelle, *sp<sub>1</sub> sp<sub>2</sub>* Spermatozoiden, *ek* Embryosackkern, *a* Antipoden. Bei einer stärkeren Vergrösserung sind die Spermatozoiden der Zeichnung A abgebildet.
- „ 2. Drei Embryosäcke von *Phajus Blumei*. Die sämtlichen Theile sind durch dieselben Buchstaben wie in Fig. 1 bezeichnet.

1) DE VRIES, Sur la fécondation hybride de l'albumen. Comptes-rendus, 4 Déc. 1899. Dasselbe ausführlicher in Revue gén. de Bot. 15 Avril 1900.

2) CORRENS, Untersuchungen über die Xenien bei *Zea Mays*. (Vorläufige Mittheilung). Diese Berichte, Sitzung vom 29. December 1899.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Nawaschin Sergei Gawrilowitsch

Artikel/Article: [Ueber die Befruchtungsvorgänge einigen Dicotyledoneen. 224-230](#)