© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



# 65. Jakob Modilewski: Zur Embryobildung von Gunnera chilensis.

(Mit Doppeltafel XI.)

(Eingegangen am 21. September 1908.)

---

Das Material wurde im botanischen Garten zu München während der Jahre 1906 und 1907 gesammelt und teilweise mit Alkohol-Eisessig, teilweise mit Osmiumsäure nach FLEMMING fixiert. Die Mikrotomschnitte waren von $7\frac{1}{2}$ bis 20 $\mu$ dick.

Die Mitteilung stellt einen Teil des Vortrages dar, welchen ich im Vereine der Kiewer Naturforscher am 16. November 1907 gehalten habe. Da die einzige Arbeit, welche die Embryobildung von *Gunnera*-Arten bespricht (SCHNEGG, Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Gunnera*, Flora 1902, Bd. 90), keine deutliche Aufklärung über die Entstehung des Embryos und des Endosperms gibt, wurde von mir die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der mir zugänglichen Art vorgenommen.

Der Fruchtknoten, von 2 Fruchtblättern gebildet und mit 2 Narben versehen, ist einfächerig. Seine Wände sind dick und besitzen auf älteren Stufen der Embryobildung einen Mantel aus Zellen, deren Membranen verdickt und hart werden. Das Leitungsgewebe ist auf gefärbten Präparaten deutlich sichtbar und führt direkt zum Funiculus, worauf die einzige Samenanlage befestigt ist. Die Längsachse des Nucellus der Samenanlage ist senkrecht zum Leitbündel gerichtet. In älteren Stadien aber, infolge einer Umbiegung der Samenanlage, wird der von diesen Teilen gebildete Winkel ziemlich scharf. Ähnliche Verhältnisse hat man bei einigen *Moraceen* und *Ulmaceen* beobachtet. (Fig. 1.)

Die Samenanlage ist mit zwei Integumenten versehen. Das innere Integument überholt den Nucellus in seinem Wachstum schon in jüngeren Stadien, indem sich die Ränder des Integuments über den Nucellusscheitel schließen und, ohne Mikropyle zu bilden, fest verwachsen. Das äußere Integument bleibt etwas in seiner Entwicklung zurück. Auf Längsschnitten sieht man das äußere Integument auf der dem Leitungsgewebe zugekehrten Seite wulstförmig verdickt, auf der abgekehrten Seite erscheint es dünner und viel länger. Die Fruchtknotenhöhle ist zunächst von der Samenanlage vollständig ausgefüllt; in etwas älteren Stadien aber wächst

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



der Fruchtknoten stark heran, so daß das Wachstum der Samenanlage in der größeren Fruchtknotenhöhle vor sich geht. (Fig. 1, 2.)

Die Ausbildung des Embryosacks verläuft gleichzeitig mit der Entwicklung des Fruchtknotens und der Samenanlage.

Eine Zelle, die sich in der zweiten subepidermalen Zellenreihe des Nucellusscheitels findet, bildet sich direkt zum Embryosack um. Eine Entstehung von Tapetenzellen ist hier nicht zu beobachten. Die Tetradenteilung fehlt auch gänzlich. Der vergrößerte Kern der Mutterzelle des Embryosacks teilt sich zunächst in zwei Kerne, welche nicht weit voneinander lagern, obwohl sie eine Polarität in ihrer Lage aufweisen. Nach der folgenden Teilung bilden sich in typischer Weise vier Kerne aus, welche wegen der kleinen Dimensionen des Embryosacks nicht weit auseinandergehen. (Fig. 3, 4, 5.) Einer von den zwei oberen Kernen wandert etwas herunter zu den beiden unteren. Die Querschnitte der Samenanlage weisen darauf hin, daß auf der nächsten Stufe der Entwicklung näher zum mikropylaren Ende im Embryosack nur ein Kern liegt; die drei anderen aber verteilen sich näher zum antipodialen Ende desselben. In dieser Lage, ohne die sonst übliche Ruhepause durchzumachen, tielen sich alle vier Kerne zunächst in acht, dann aber sogleich in sechzehn. Wir beobachten hier also eine auffallende Abweichung von dem Typus, welche sich im Ausbleiben der Ruhepause und in abermaliger Teilung der acht Kerne in sechzehn Tochterkerne zeigt. Außerdem obwohl, wie oben gesagt, die übliche Polarität des Embryosacks gewissermaßen angedeutet ist, wird letztere von dem vierkernigen Stadium aus in der Weise abweichend, daß bei dem oberen Pole des Embryosacks sukzessiv ein, zwei und schließlich vier Kerne, während bei dem unteren drei, sechs und schließlich zwölf Kerne auftreten. Die letzteren liegen entweder alle im antipodialen Ende des Embryosacks dicht nebeneinander, oder lagern sich daselbst nur acht von denselben, während die vier übrigen etwas höher sind. (Fig. 6, 7.) Obwohl ich die anfängliche Teilung in vier, wie auch die spätere in acht Kerne vielfach gesehen habe, wollte es mir nicht gelingen, die Zahl der Chromosomen dieser Kerne genau zu bestimmen, sehr wahrscheinlich aber gibt es ihrer zwölf. Von den vier oberen geben ein paar Kerne die Anlagen zu den beiden Synergiden, welche nicht scharf voneinander getrennt sind und in ihrer Entwicklung wie gehemmt bleiben. Sie stecken in der obersten Vertiefung des etwas zugespitzten Embryosacks. Der dritte von derselben Kernpartie gibt den Ursprung der Eizelle. (Fig. 8.) Dieselbe wird von einer deutlichen Membran bekleidet; anfangs ist sie unbedeutend, wächst aber

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



allmählich bedeutend heran, wobei sie nach und nach plasmareicher wird. Noch vor dem Erscheinen der Membran der Eizelle wandert der letzte vierte Kern der Tetrade nach der Mitte des Embryosacks hin, worauf wenigstens einige von mir gesehenen Bilder deutlich genug hinweisen. Was die unteren zwölf Kerne anbelangt, so werden sechs davon, und zwar die am tiefsten gelegenen, mit einer Membran bekleidet; sie bilden somit eine Anzahl von großen, aber an Plasma armen Antipoden, welche den ganzen unteren Teil des Embryosacks ausfüllen. (Fig. 8, 9.) Die übrigen 6 Kerne wandern nach der Mitte des Embryosacks, legen sich dicht aneinander und bilden einen runden Haufen von Kernen. Der Embryosack besitzt also zur Zeit seiner Reife eine große Eizelle, zwei unansehnliche Synergiden, gewöhnlich 6 große Antipoden und einen Haufen von 7 kleineren „mittleren" Kernen. (Fig. 8, 9.) Nun fängt die Eizelle mit den Antipoden und zwar vorzüglich in der Länge heranzuwachsen, indem ihr Inhalt allmählich reicher an Protoplasma wird. Erst von jetzt an wird die Entwicklung bzw. das Wachstum des Embryosacks deutlich. Die nächsten Stadien zeigen uns folgendes: Zunächst verlieren die Antipoden ihre Membranen, während ihre Kerne in der für *Gunnera chilensis* gewöhnlichen Zahl deutlich sichtbar bleiben. An der Stelle, wo vorher die kleinen „mittleren" Kerne lagen, sieht man nun einen einzigen großen Kern mit mehreren Nucleolen, dann degenerieren die Antipoden allmählich weiter; der mittlere, dem sekundären Embryosackkern entsprechende Kern aber fängt an sich zu teilen. (Fig. 10, 11.) Die dadurch entstandenen beiden großen Tochterkerne trennen sich voneinander, indem eine dünne Plasmawand dazwischen erscheint, welche den ganzen Embryosack ungefähr bis zur Hälfte teilt. Die beiden Kerne bereiten sich sofort zu einer neuen Teilung vor; während der Prophasen dieser Teilung läßt sich eine ganze Menge von Chromosomen beobachten. Erst nachdem vier Endospermkerne gebildet sind, teilt sich die Eizelle, so daß auch hier die sonst zu beobachtende ziemlich lange Ruheperiode derselben stattfindet. (Fig. 12.) Es gelang nur nicht, die Ausbildung des sekundären Embryosackkerns direkt zu beobachten. Aus folgenden Gründen aber glaube ich behaupten zu können, daß dieser Kern sich durch Verschmelzung der kleinen Kerne, welche sich vorher in der Mitte des Embryosacks befanden, bildet. 1. Die Lage des betreffenden Kerns ist genau dieselbe, wie die der Gruppe der kleinen Kerne. 2. Auch seiner bedeutenden Größe nach entspricht er dem vermutlichen Verschmelzungsprodukte des Haufens der kleinen Kerne. 3. Der große sekundäre Kern enthält mehrere Nucleolen, wahrscheinlich die der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



kleineren primären. 4. Die Zahl der Chromosomen jedes primären Embryosackkerns ist ungefähr auf zwölf zu schätzen, während die Chromosomen des sekundären Kerns augenscheinlich viel mehr als zwölf zu sein scheinen. 5. Weil die Antipoden, wie auch die Zellen des Eiapparates in ihrer für *Gunnera chilensis* typischen Zahl bis zur Bildung des sekundären Kerns beibehalten bleiben, so nehmen diese Elemente keinen Anteil an dem erwähnten Prozesse; demnach sind keine anderen Elemente als die mittleren Kerne des Embryosackes übrig, an deren Umwandlungen die Entstehung des sekundären Kerns geknüpft sein dürfte. Es läßt sich übrigens auch hier keine prinzipielle Abweichung von dem Angiospermentypus feststellen; anstatt zwei oder drei (wie bei der doppelten Befruchtung) verschmelzen hier mehrere Kerne zum sekundären Embryosackkern. Die Vermutung, daß sich ein einziger Kern aus dem Haufen von den kleinen „mittleren" Kernen etwa auf Kosten der übrigen vergrößere, entspricht kaum den Tatsachen (man sieht nie mehrere Kerne zugrunde gehen und darunter sich einen vergrößern). Andererseits könnte ein direktes Konsumieren degenerierter Kerne kaum eine Ursache der Vermehrung der Zahl der Chromosomen — des Konsumenten sein.

Die jungen Endospermkerne teilen sich zunächst voneinander durch Plasmawände und in kurzer Zeit ist der ganze noch kleine Embryosack von jungen Endospermzellen ausgefüllt. (Fig. 12.) Die Antipoden verschwinden zu dieser Zeit gänzlich und der junge Embryo ist im mikropylaren Ende des Embryosacks eingepreßt. Der Embryosack vergrößert sich allmählich und bleibt dabei immer von dem Endosperm angefüllt. Der Embryo besteht aus kleinen plasmareichen Zellen. Er ist klein, bleibt in dem obersten Winkel des Embryosackes liegen und besitzt keinen Embryoträger. (Fig. 13.) Die Zahl der Chromosomen in den Kernen des Embryos erschien mir weniger als 24, wie es bei der normalen sexuellen Embryobildung von *Gunnera chilensis* zu erwarten wäre. Die Endospermzelle besteht aus Plasma und einem großen von Vakuolen umgebenen Kern. Mit der Zeit sammeln sich in den letzteren Eiweißkörper an, welche die Vakuolen ausfüllen. Die Beobachtung der späteren Stadien wurde wegen Ausbildung der Steinzellen in dem Fruchtknoten erschwert.

Die Frage, ob bei *Gunera chilensis* eine Befruchtung vorhanden sei oder die Embryobildung auf parthenogenetischem Wege stattfinden soll, wie es SCHNEGG behauptet, ist schwer zu beantworten. Für das Vorhandensein der Befruchtung spricht nur die normale Ausbildung der Pollenkörner. Das Pollenkorn besitzt eine Intine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



und eine Exine. Innerhalb des außerordentlich regelmäßig netzartigen Protoplasmas liegt ein größerer mit einem Nucleolus versehener vegetativer und ein kleinerer ohne Nucleolus, dunkler gefärbter kompakter generativer Kern. (Fig. 14.) Alle übrigen Erscheinungen während der Entwicklung des Embryos sprechen aber für die parthenogenetische Entwicklung. 1. Es war unmöglich, einen Pollenschlauch in irgendeinem Teile der Samenanlage und des Fruchtknotens aufzufinden. 2. Kein einziges Pollenkorn keimte auf den Narben, obwohl die Pollenkörner vielfach auf den Narben angetroffen wurden. Sie bleiben ohne Veränderung. 3. Die Zahl der Chromosomen schien in den ersten Kernen des Embryosacks und in denjenigen des jungen Embryos dieselbe zu sein. Es wurde außerdem noch eine Erscheinung beobachtet, welche sich aber als sehr einfacher Natur erwies und keine Beziehung zu der Befruchtung hatte. Zu der Zeit nämlich, als die Eizelle sich vergrößerte und sich die ersten Zellen des Endosperms ausbildeten, wurden immer zwei kleine kernähnliche Körperchen im oberen Teile des Embryosacks beobachtet. Da aber diese Körperchen immer nebeneinander am Gipfel des Embryosacks blieben, ohne sich dem Kern der Eizelle und der Mitte des Embryosacks zu nähern, war es kaum möglich, dieselben für generative Kerne zu halten. In Wirklichkeit waren es die beiden kleinen Synergiden, welche aus dem spitzen Winkel des Embryosacks von der heranwachsenden Eizelle ausgepreßt waren und neben dieser zerfielen. Auf einigen Präparaten, auf denen ein zweizelliger Embryo und ein gut entwickeltes Endosperm beobachtet wurde, konnte ich die beiden Körperchen leicht auffinden. Die beiden Körper im oberen Teile des Embryosacks sind also keineswegs generative männliche Kerne. Damit verschwindet noch ein Grund gegen die parthenogenetische Entwicklung. (Fig. 9, 11, 12.)

## Zusammenfassung.

1. Die Archesporzelle entwickelt sich, ohne sich zu teilen, direkt zu einer Embryosackanlage.

2. Der erste Embryosackkern bildet durch vier sukzessive regelmäßige Teilungen sechzehn Kerne, von denen vier im mikropylaren Ende, die übrigen zwölf im antipodialen Teile des Embryosacks liegen.

3. Der reife Embryosack besteht aus einem normalen Eiapparat, aus sechs Antipoden und aus einem Haufen von „mittleren“

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Kernen, welche zu einem großen sekundären Embryosackkern verschmelzen.

4. Der Embryo hat keinen Embryoträger und ist von einem mächtigen Endospermgewebe umgeben.

5. Die Embryobildung ist wahrscheinlich eine parthenogenetische.

---

An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. S. NAWASCHIN, in dessen Laboratorium diese Arbeit ausgeführt ist, meinen innigsten Dank für sein freundliches Entgegenkommen aussprechen.

---

P. S. Diese Mitteilung war vollständig zum Druck vorbereitet, als die Arbeit „Zur Phylogenie des Embryosacks der Angiospermen von ERNST erschien (Ber. d. d. bot. Ges. B. XXVIa, 1908). Die Entwicklungsgeschichte von *Gunnera chilensis* erinnert in den Hauptzügen an diejenige von *Gunnera macrophylla* und nur in Einzelheiten weist sie folgende Abweichungen auf. Die ersten vier Kerne des Embryosacks lagern nebeneinander ohne eine Kreuzfigur wie bei *Gunnera macrophylla* zu bilden. Die Synergiden sind nicht so deutlich ausgebildet, wie bei *Gunnera macrophylla*. Die Antipoden bilden bei *Gunnera chilensis* keine zwei „Dreiergruppen", sondern füllen den unteren Teil des Embryosacks gleichmäßig aus. Die Eizelle und der Embryosack nach der ersten Teilung des sekundären Embryosackkerns wird nicht der Länge nach, wie bei *Gunnera macrophylla*, sondern wie gewöhnlich quer geteilt. Es waren keine direkten Beweise und keine Beobachtungen für die Behauptung vorhanden, daß der Embryo nach einer Befruchtung entsteht und nicht auf parthenogenetischem Wege sich entwickelt. Die Polarität ist bei *Gunnera chilensis* schon nach der ersten Teilung des primären Embryosackkerns durchgeführt und nicht wie bei *Gunnera macrophylla* nach der Ausbildung der acht Kerne, wie ERNST annimmt.

---

**Figurenerklärung zu Tafel XI.**

Fig. 1. Junger Fruchtknoten mit der Samenanlage, bei welcher das innere Integument (i) noch nicht verwachsen ist und das äußere auf der dem Funiculus zugekehrten Seite wulstförmig (w) verdickt ist.

Fig. 2. Samenanlage mit dem verwachsenen inneren Integument (i).

Fig. 3. Junger Embryosack mit dem ersten Kern.

Fig. 4. Zweikerniger Embryosack.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Fig. 5. Vierkerniger Embryosack.

Fig. 6. Zwei Querschnitte aus derselben Serie durch einen Embryosack mit vier in Teilung begriffenen Kernen: (a) das mikropylare Ende des Embryosacks mit einer Teilungsfigur, (b) das antipodiale — mit drei Teilungsfiguren.

Fig. 7. Drei Querschnitte aus derselben Serie durch einen sechzehnkernigen Embryosack. Im Schnitte durch das mikropylare Ende des Embryosacks — vier neu gebildete Kerne (a); in zwei unteren Schnitten (b, c) durch das antipodiale Ende — zwölf junge Kerne.

Fig. 8 (a, b). Reifer Embryosack. E — Eizelle, s — Synergiden, m — mittlere Kerne, A — Antipoden.

Fig. 9. Reifer Embryosack; auf demselben Schnitte sind die Eizelle, 4 mittlere Kerne, 4 Antipoden und 2 degenerierende Synergiden (s) sichtbar.

Fig. 10. Embryosack vor der Endospermbildung.

Fig. 11. Embryosack mit den ersten zwei Endospermkernen (e), mit der Eizelle (E), mit den degenerierenden Antipoden (A) und den degenerierenden Synergiden (s)

Fig. 12. Zweizelliger Embryo (E) mit dem Endosperm und mit den noch sichtbaren Synergiden (S).

Fig. 13. Mehrzelliger Embryo.

Fig. 14. Pollenkorn; (g) — generativer, (v) — vegetativer Kern.

---

# 66. Ernst Pringsheim jun.: Über die Herstellung von Gelbfiltern und ihre Verwendung zu Versuchen mit lichtreizbaren Organismen.

(Mit 4 Textfiguren.)

(Eingegangen am 5. Oktober 1908.)

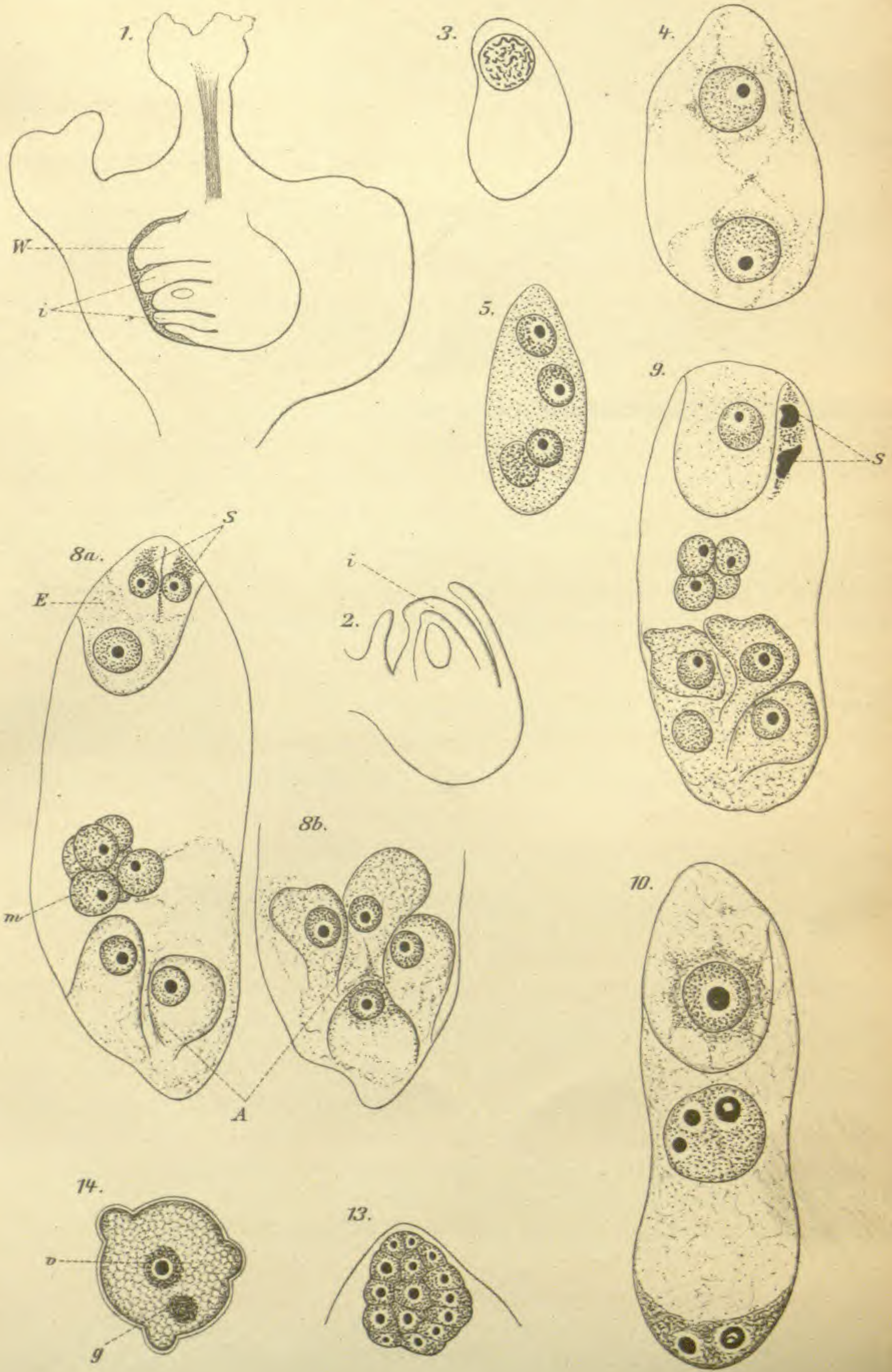
## I. Zweck.

Da Pflanzen und niedere Tiere nach unseren heutigen Kenntnissen fast allgemein nur die stärker brechbare Hälfte des sichtbaren Spektrums empfinden, ist es möglich, durch Verwendung von geeigneten Farbfiltern nicht nur die zur Assimilation dienenden rotgelben Strahlen von den heliotropisch wirksamen zu trennen, wie das seit J. SACHS[1]) in der Pflanzenphysiologie üblich ist, sondern auch solche Organismen, ohne sie mit Licht zu reizen, für unser Auge sichtbar zu machen. Werden nämlich die kurzwelligen Strahlen, etwa vom mittleren Grün ab, zurückgehalten, so befinden

1) Vgl. Botanische Zeitung 1864 S. 358.

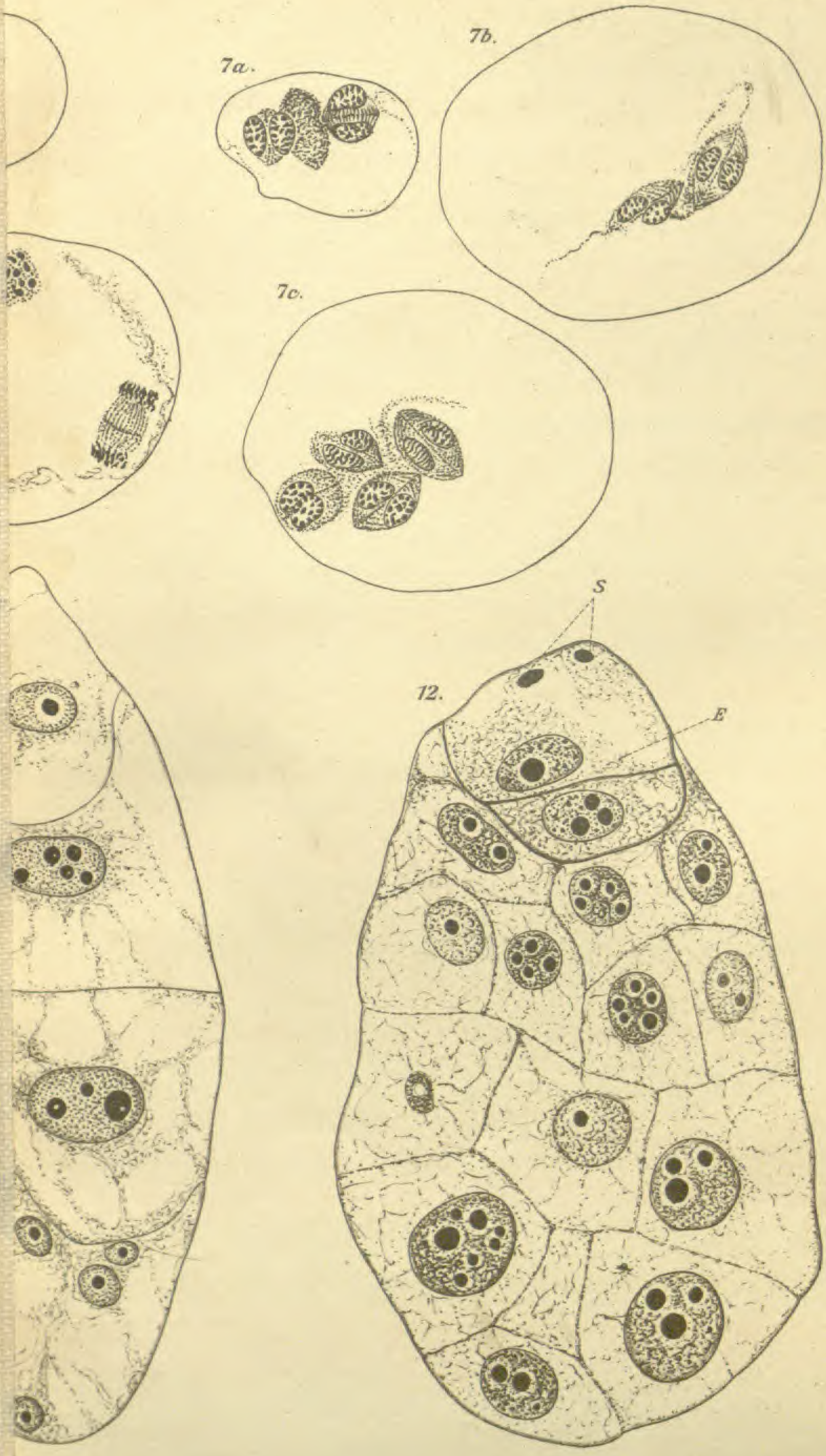
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at





© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

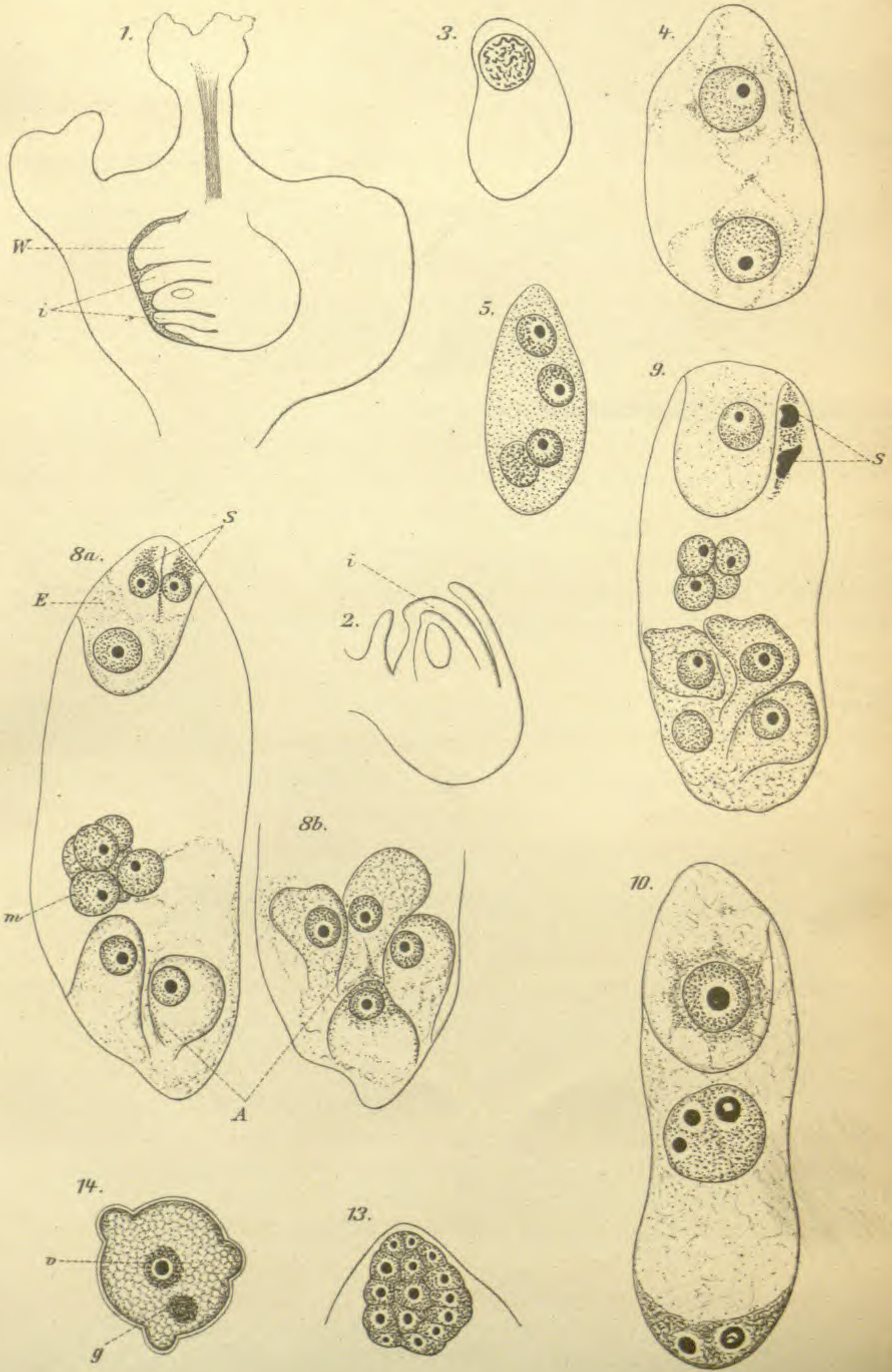





E. Lane lith.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 26a

Autor(en)/Author(s): Modilewski(y) Jakob

Artikel/Article: Zur Embryobildung von Gunnera chilensis. 550-556