

Anlage des Embryosackes
und Prothalliumbildung bei der Eibe
nebst anschliessenden Erörterungen.

Von

Eduard Strasburger.

Mit Tafel I—II.

Schon seit Jahren war es meine Absicht, den Ursprung des Embryosackes und die Prothalliumbildung bei einer Konifere eingehend zu verfolgen. Ich rechnete nicht auf neue Entdeckungen auf diesem Gebiete, es kam mir vielmehr nur darauf an, nach weiteren Anknüpfungspunkten für die noch immer kontroverse Deutung der einzelnen Vorgänge im Embryosacke der Angiospermen zu suchen. Ich wandte mich an *Taxus*, weil bei diesem Nadelholz ein fester Ausgangspunkt für die Fragestellung in früheren Arbeiten schon gegeben war.

Daß das Auffinden aller erwünschten Zustände eine Geduldsprobe in sich schließen würde, war von vornherein klar. In der Tat gelang es mir, unter anderem, den in Fig. 10 dargestellten Zustand, der die heterotypische Kernspindel in der Embryosackmutterzelle vorführt, erst zu finden, nachdem ich 180 Serien von Schnitten durchmustert hatte. Diese Serien waren mit dem Mikrotom bei 5 tausendstel Millimeter Dicke hergestellt; aus Material, welches von Mitte Februar 1903 bis Juni in kurzen Abständen gesammelt und mit Chrom-Osmium-Essigsäure fixiert worden war. Die Färbung der Serienschnitte erfolgte nach der im hiesigen Institut üblichen Methode.

In seinen Beiträgen „zur Kenntnis der Endosperm Bildung und zur Embryologie von *Taxus baccata* L.“ konnte L. JÄGER¹⁾ meine schon vorhandenen, älteren, aus dem Jahre 1879 stammenden Angaben²⁾ über Anlage des Nucellus und des sporogenen Gewebes bei der Eibe nur bestätigen. Ich gab damals an, daß am fertilen Sekundansprößchen von *Taxus*, dessen Vegetationskegel den Nucellus der Samenanlage erzeugen soll, die hypodermale Zelllage in Teilung eintritt. Meine Figuren³⁾, die auch heute noch richtig sind, zeigen, wie durch perikline Wände diese Zellen in Zellreihen verwandelt werden, während über ihnen auch die Dermatogenzellen, durch entsprechende Teilungen, coaxial angeordnete Zellzüge bilden. So wird der kegelförmige Nucellus schließlich aus den Nachkommen der äußersten Periblemschicht und des Dermatogens aufgebaut. Dieser Nucellus sitzt einem Gewebe auf, das aus tiefer gelegenen Zellschichten hervorgegangen ist.

Ich fand weiter, daß die Embryosackmutterzellen von *Taxus* die Endzellen der aus der hypodermalen Zellschicht entstandenen Reihen seien, die über ihnen gelegenen Zellen daher mit den „Tapetenzellen“ in der angiospermen Samenanlage sich vergleichen ließen. Das ist auch richtig, nur wird es jetzt zutreffender sein, jene den Embryosackmutterzellen auflagernden Zellen nach dem Vorschlag von GOEBEL⁴⁾ als „Schichtzellen“ zu bezeichnen, da GOEBEL mit Recht darauf hinweist, daß Zellschichten, die als Tapeten funktionieren, sehr verschiedenen Ursprung haben können, es sich bei dieser Bezeichnung somit nicht um einen morphologischen, sondern um einen physiologischen Begriff handle.

1) Flora, Bd. LXXXVI, 1899, S. 241.

2) Die Angiospermen und die Gymnospermen, S. 110.

3) Taf. IX, Fig. 16, 17; Taf. X, Fig. 18—21.

4) Zuletzt: Organographie der Pflanzen, 1898—1901, S. 768.

Wie meine nunmehrigen Figuren 3 bis 6, Taf. I, zeigen, bildet das sporogene Gewebe im Nucellus der Eibe eine Zellgruppe, die gegen die Umgebung zunächst nur wenig, später deutlicher sich absetzt. Sie wird gebildet von 3 bis 5 nebeneinander liegenden Embryosackmutterzellen, von denen der Längsschnitt 2—3 gleichzeitig vorzuführen pflegt, und alsbald auch von einem diese Embryosackmutterzellen umgebenden Gewebe, das in physiologischer Beziehung durchaus die Bezeichnung einer Tapete verdient. Die Embryosackmutterzellen sind in der Längsrichtung gestreckt und zeichnen sich durch bedeutendere Größe und einen voluminöseren Zellkern aus. Diesen Zustand hatten sie in diesem Frühjahr schon Ende Februar aufzuweisen, wo die erneute Tätigkeit in der Samenanlage bereits erwacht war. Als bald stellten sich auch Teilungen in den angrenzenden Zellen ein, um die Tapete anzulegen. Die Einschaltung neuer Wände in diesen umgebenden Zellen erfolgte mehr oder weniger tangential im Verhältnis zu der Gruppe der Embryosackmutterzellen, die damit einen Rahmen inhaltsreicher Zellen erhielten. In diesen Tapetenzellen fand sich zugleich Stärke ein, deren Menge übrigens je nach dem Einzelfall schwankte. In den Embryosackmutterzellen konnte solche Stärke ebenfalls auftreten, ihre Bildung dort aber auch unterbleiben. Bei *Larix europaea* war mir gerade die Embryosackmutterzelle durch ihren Stärkereichtum aufgefallen¹⁾, so auch H. O. JUEL²⁾ die Embryosackmutterzelle von *Larix sibirica*. Ähnliches gibt W. C. COKER³⁾ für *Taxodium distichum* an, wo außer der Embryosackmutterzelle eine Lage der sie umgebenden Zellen sich mit Stärke füllt. In allen diesen Fällen schwindet diese Stärke sehr bald; hingegen, wie es scheint, erst später bei *Ceratozamia longifolia*, für welche TREUB viel Stärke in der Embryosackmutterzelle angibt und auch noch Stärkekörner in den 3 Zellen abbildet, welche sie erzeugte⁴⁾.

Wie aus dem Vorausgehenden bereits folgt, überwintern die Samenanlagen von *Taxus* mit schon angelegten Embryosackmutterzellen. Diese sind im Oktober des Vorjahres fertiggestellt. Ein gleiches Verhalten dürften die meisten Koniferen unserer Breiten zeigen, so auch *Larix sibirica* nach JUEL⁵⁾, *Taxodium distichum* nach COKER⁶⁾. Das nämliche gilt für die Pollenmutterzellen der Koniferen, so für die Eibe, für *Larix europaea*, wo nach BELAJEFF⁷⁾ die Kerne der Pollenmutterzellen während des Winters das lockere Knäuelstadium (Diakinesestadium) zeigen, nach CHARLES J. CHAMBERLAIN⁸⁾ auch für *Pinus Laricio*, *Cupressus Lawsoniana*, *Taxus baccata canadense*.

Sobald die ersten warmen Tage im Frühjahr sich einstellen, führen die Pollenmutterzellen ihre Teilungen aus, worauf der Pollen so rasch zu reifen vermag, daß er alsbald stäubt. Das erfolgte in diesem Frühjahr, bei der ungewohnt warmen Witterung des Februars, für *Taxus baccata* schon zu Ende jenes Monats. Zugleich traten auch die Embryosackmutterzellen bereits in Teilung ein. Dann stellte sich aber unvermittelt am Rhein eine Kälteperiode wieder ein, so daß alle Entwicklungsvorgänge in den Samenanlagen von *Taxus* fast bis Ende April ruhten.

In meinen „Angiospermen und Gymnospermen“ findet sich die Angabe, daß die Embryosackmutterzellen von *Taxus* in 3, wohl selten mehr, übereinander liegende Zellen zerfallen. L. JÄGER findet auch „sehr deutlich“ die 3 Tochterzellen, fügt aber in Klammern mit Fragezeichen „oder vier“

1) l. c. S. 113.

2) Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXV, 1900, S. 631.

3) On the Gametophytes and Embryo of *Taxodium*. Bot. Gazette, Vol. XXXVI, 1903, p. 15.

4) Recherches sur les Cycadées. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, Tome II, 1885, p. 44, und Taf. VI, Fig. 6—8

5) l. c. S. 630.

6) l. c. p. 15.

7) Zur Kenntnis der Karyokinese bei den Pflanzen. Flora, Bd. LXXIX, 1894, S. 432.

8) Bot. Gazette, Vol. XXV, 1898, p. 125.

hinzu. In Wirklichkeit sind es 4 Zellen, welche aus den Embryosackmutterzellen von *Taxus*, durch zweimalige Zweiteilung, hervorgehen. Der Vorgang entspricht durchaus der Vierteilung einer Pollenmutterzelle, nur daß die 4 Zellen meist in eine Reihe zu stehen kommen, was aber bekanntlich auch bei Pollenzellen vorkommt¹⁾. Nicht selten läßt sich bei *Taxus* übrigens auch eine mehr oder weniger senkrechte Teilung der oberen der beiden Tochterzellen beobachten (Fig. 15, 18, 23, Taf. II), während in der Mutterzelle selbst, infolge ihrer langgestreckten Form, die erste Scheidewand fast immer sich querstellt. Nur ganz ausnahmsweise fand ich diese Scheidewand schräg orientiert (Fig. 21), allem Anschein nach, weil in diesem Falle die Mutterzelle verhältnismäßig kurz und breit war.

Im Jahre 1896 hatte WALTER ROBERT SHAW die Bildung von 4 Zellen aus der Embryosackmutterzelle bei *Sequoia sempervirens* beobachtet, auch gibt er schon an, daß die obere der beiden Zellen des ersten Teilungsschrittes sich quer, schräg oder senkrecht teilen könne²⁾. H. O. JUEL³⁾ gelang es, die Vierteilung der Embryosackmutterzelle bei *Larix sibirica* sicherzustellen. Darauf folgte neuerdings die Angabe von JOHN M. COULTER und CHARLES J. CHAMBERLAIN über die Vierteilung der Embryosackmutterzelle vom *Pinus Laricio*⁴⁾ und, nachdem diese meine Untersuchung abgeschlossen und niedergeschrieben war, die Mitteilung von W. C. COKER⁵⁾, daß bei *Taxodium distichum* die Embryosackmutterzelle nur in 3 Zellen zerfalle, weil die obere Tochterzelle ungeteilt bleibt. *Taxodium* würde sich demgemäß ähnlich verhalten, wie die Cycadeen, bei welchen nach TREUB⁶⁾ und WILLIAM H. LANG⁷⁾ 3 Zellen aus der Embryosackmutterzelle hervorgehen. Von den so erzeugten Zellen ist es die unterste, die sich zur Embryosackanlage zu entwickeln pflegt. — Daß es bei Cycadeen und Koniferen bereits zu einer Reduktion der Zahl der Teilungsprodukte der Embryosackmutterzellen kommt, ist nur eines der vielen Beispiele mehr für die gleichsinnigen Entwicklungstendenzen, die sich in der Reihe der Archegoniaten fortdauernd geltend machen.

In ihrer „Morphology of Spermatophytes“ deuten COULTER und CHAMBERLAIN die 4 Zellen, die der Embryosackmutterzelle von *Pinus Laricio* entstammen, mit Recht als Makro- oder Megasporen und fügen hinzu, daß die „Mutterzelle“ nach beträchtlicher Größenzunahme „presumably pass through the reduction division, although this has never been definitely observed“⁸⁾. Dabei ist in dem verdienstlichen Werke übersehen worden, daß der als fehlend bezeichnete Nachweis für *Larix sibirica* von JUEL bereits erbracht worden ist⁹⁾. JUEL hat die charakteristischen Teilungsfiguren für diese Pflanze zusammengefunden, und er faßt die Ergebnisse seiner Untersuchung dahin zusammen, daß die Teilung in der Embryosackmutterzelle heterotypisch sei und eine homöotypische Teilung in den Tochterzellen auf sie folge¹⁰⁾. Daraus schließt er weiter, daß die Embryosackmutterzelle von *Larix* einer Sporen- oder Pollenmutterzelle homolog ist, und daß die beiden Zellteilungen, durch welche der Embryosack und seine 3 Schwesterzellen erzeugt werden, eine wirkliche Tetradenteilung darstellen.

1) K. GOEBEL, zuletzt Organographie, S. 795; E. STRASBURGER, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1901, S. 456. An beiden Orten sonstige Literatur.

2) Contribution to the life-history of *Sequoia sempervirens*. Bot. Gazette, Vol. XXI, p. 333, u. Taf. XXIV. Fig. 5.

3) l. c. p. 626 ff.

4) Morphology of Spermatophytes, 1901, p. 82 und 160, Fig. 106 p. 161.

5) l. c. p. 16.

6) Recherches sur les Cycadées. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, T. II, 1885, p. 32 ff., 44.

7) Development of Cycadean sporangia. Ann. of Bot., Vol. XIV, 1900, p. 284.

8) l. c. p. 82.

9) l. c. p. 631 ff.

10) l. c. p. 638.

Dasselbe Verhältnis versuchte ich für *Taxus* klarzustellen. Die Untersuchung führte zu den nämlichen Ergebnissen wie bei *Larix*, womit wohl die wichtigen, hier in Betracht kommenden Homologien endgiltig sichergestellt sind.

Sie gelten, wie sich nunmehr bestimmt behaupten läßt, auch für *Taxodium distichum*. Zwar sind die Abbildungen der Spindeln des ersten und zweiten Teilungsschrittes, wie sie die erste Hälfte der soeben erscheinenden Abhandlung von COKER¹⁾ bringt, für die Art der Teilung, ob heterotypisch oder homöotypisch, nicht entscheidend, doch spricht die abgebildete Prophase des ersten Teilungsschrittes sicher dafür, daß eine heterotypische Spindel in Vorbereitung stand. Der Verfasser selbst hat sich zu der angeregten Frage noch nicht geäußert.

Von den Abbildungen der Eibe, die wir hier zur Veröffentlichung bringen, führt die Figur 7, Taf. I, den mittleren Teil eines medianen Längsschnittes durch den Nucellus vor, im ersten Augenblick der erwachenden Frühjahrsentwicklung. Die vorgeführte Zellgruppe ist dem bei schwacher Vergrößerung abgebildeten Schnitt, Fig. 1, Taf. I, durch das fertile Sprößchen entnommen, dessen Samenanlage außerdem etwas stärker in Fig. 2 vergrößert vorliegt. Die drei mit größeren Zellkernen ausgestatteten Embryosackmutterzellen, die der Schnitt streifte, sind deutlich zu erkennen. Noch auf diesem Zustand speichert die generative Zellgruppe nicht wesentlich mehr Farbstoff als das übrige Nucellargewebe auf und läßt sich somit nur auf sehr dünnen Schnitten sicher unterscheiden. Die an die Embryosackmutterzellen grenzenden Gewebszellen beginnen in die ersten Teilungen einzutreten. In Fig. 8 ist eine Mutterzelle dargestellt, welche in ihrem vergrößerten Zellkern das Chromatin zu einem stark tingierten Klumpen kontrahiert zeigt. Eine solche Erscheinung ist ja in den Zellkernen der Sporenmutterzellen, vor Eintritt der numerischen Reduktion der Chromosomen, schon oft geschildert und als Synapsis bezeichnet worden²⁾. Wegen der starken Färbung ihrer zusammengezogenen Chromatinmasse fällt die betreffende Embryosackmutterzelle auf, und so läßt sich bereits feststellen, daß von den vorhandenen Embryosackmutterzellen es im allgemeinen nur eine ist, welche in diesen Zustand eintritt. Dann stellt sich im Kern das lockere Knäuelstadium ein (Fig. 9) und macht er die Zustände durch, welche zur Spindelbildung führen. Ein Stadium, welches die gespaltenen Chromosomen an der Kernwandung verteilt gezeigt hätte, gelang es mir nicht aufzufinden, wohl aber die für heterotypische Teilung noch bezeichnendere Kernplatte, mit ihren charakteristisch ausgestalteten Elementen (Fig. 10 b). Diese Kernspindel war so gut fixiert, so schön entwickelt und in so erwünschtem Zustand, daß sie für die Lösung der in Betracht kommenden Aufgabe durchaus genügte. Somit kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Gebilde, die wir als Embryosackmutterzellen hier bezeichnet haben, wirklich solche sind, daß sie den Pollenmutterzellen entsprechen und die nämlichen Phasen wie jene durchmachen, um vier potentielle Embryosackanlagen zu liefern. Ich skizzierte die mir vorliegende heterotypische Kernplatte bei verschiedener Einstellung und konnte mit ziemlicher Sicherheit feststellen, daß sie 8 Chromosomenpaare führt. Die Abzählungen der Chromosomen in den vegetativen Teilungsbildern von *Taxus* lieferten hingegen im allgemeinen höhere Zahlen. Oefters waren die erwarteten 16 Chromosomen bestimmt herauszuzählen, in anderen Fällen aber nur eine weniger hohe Zahl, die unter Umständen kaum höher als 12 zu sein schien. Doch auch sonst ist ja bekannt, daß die Zahl der Chromosomen in den vegetativen Kernen nicht streng eingehalten zu werden braucht, daß es vielmehr vor allem nur darauf ankommt, daß die Chromosomen in fest bestimmter Zahl in den generativen Vorgang eintreten. Die Betrachtung der heterotypischen Kernspindel der Embryosackmutterzelle (Fig. 10 b) lehrt, daß sie jener der Pollenmutterzelle

1) l. c. Taf. III, Fig. 38—44. Das Heft ist vom Juli 1903.

2) Dieses charakteristische Stadium ist es eben auch, das in der Fig. 39 von COKER für *Taxodium* vorliegt.

von *Larix* ähnlich ist. Die einzelnen Doppелеlemente bilden Kreuze, deren aufrechte Schenkel mehr oder weniger deutlich sich als Schleifen zu erkennen geben. Die zur Beobachtung gelangte Spindel war ziemlich schlank und ihre Fasern an den Polen zu feinen Spitzen ausgezogen, von denen die eine die Hautschicht des oberen Zellendes erreichte, die andere sanft ausbog, um die Hautschicht seitlich zu erreichen¹⁾. Einige der in Fig. 31, Taf. II, dargestellte Figuren mögen gleich verglichen werden, sie führen vegetative Kernspindeln aus dem Nucellargewebe der Eibe vor und weisen Kernplatten von der in der vegetativen Sphäre verbreiteten Gestalt auf.

Die Figur 11, Taf. I, zeigt den Augenblick der ersten Scheidewandbildung in der Embryosackmutterzelle und die Fig. 12 dann den zweizelligen Zustand. Viel Zeit verging, bis das Stadium der Fig. 13 aufgefunden wurde, mit homöotypischen Kernspindeln in den beiden Tochterzellen. Beide befanden sich auf demselben Entwicklungszustand und führten, in ganz charakteristischer Weise, die Chromosomenpaare, mit dem einen Ende an den Spindelfasern befestigt, vor. Auch diese Kernspindeln sind jenen in den Pollenmutterzellen von *Larix* ähnlich²⁾.

Das in Fig. 14, Taf. II dargestellte Stadium zeigt uns die Embryosackmutterzellen in vier, zu einer geraden Reihe angeordneten Zellen zerlegt. In Fig. 15 wähle ich zur Abbildung ein Beispiel aus, wo die obere Zelle sich schräg geteilt hat. In solchen Fällen, wie sie die Figuren 16 und 17 uns vorführen, ist es schwer zu entscheiden, welche der 4 Zellen sich weiter zum Embryosack ausbilden wird. In der Fig. 16 erscheint die zweitunterste Zelle als die größte, in Fig. 18 sogar die zweitoberste. So will ich es auch dahingestellt sein lassen, ob wirklich ganz ausnahmslos die unterste Einzelzelle der Embryosackmutterzelle zum Embryosack sich entwickeln müsse. Jedenfalls ist es der gewöhnliche Fall. Zunächst können alle vier Einzelzellen einander annähernd gleichen, und ihre ursprüngliche Gleichberechtigung zeigt auch der von mir in Fig. 28 abgebildete Fall, wo es jedenfalls 2 aufeinander folgende Zellen derselben Mutterzelle waren, die sich als Embryosäcke weiter ausbildeten.

Wie ich zuvor schon nur den Kern einer einzigen Mutterzelle in die Prophase der Teilung hatte eintreten sehen, so beobachtete ich, daß für gewöhnlich nur ein Embryosack sich bei der Eibe entwickelt. Das ist nach den Angaben von SHAW³⁾ anders bei *Sequoia sempervirens*, wo, der Regel nach, mehrere Embryosäcke zu wachsen beginnen, wenn auch nur einer schließlich zu dominieren pflegt. Diese Angabe bestätigte W. ARNOLDI⁴⁾ für die nämliche *Sequoia sempervirens*. Auch bei *Sequoia gigantea* findet er mehrere Embryosäcke, die später von dem „Hauptembryosack“ „vernichtet“ werden. Desgleichen weist *Cunninghamia sinensis* mehrere Embryosackanlagen auf. In den Fällen, wo ich mehrere Embryosackanlagen bei *Taxus* fand, zeigten sich die überzähligen meist durch den dominierenden Embryosack schon mehr oder weniger verdrängt. Doch sind mir auch mehrfach zwei gleich starke Embryosäcke mit mehr oder weniger zahlreichen freien Kernen in Wandbelag begegnet, und zwar lagen solche Embryosäcke für gewöhnlich nebeneinander, einmal (Fig. 28 a, Taf. II), wie schon erwähnt wurde, auch übereinander. HOFMEISTER hatte bereits in den „Vergleichenden Untersuchungen“⁵⁾ zwei junge Embryo-

1) E. STRASBURGER, Karyokinetische Probleme, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVIII, 1895, Taf. II, Fig. 23, und über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich, Histol. Beitr., Heft VI, 1900, S. 69 und Taf. III, Fig. 148 ff.

2) l. c., Histol. Beitr., Taf. III, Fig. 154.

3) l. c. p. 336.

4) Beiträge zur Morphologie einiger Gymnospermen. I. Die Entwicklung des Endosperms bei *Sequoia sempervirens*. V. Weitere Untersuchungen der Embryonen in der Familie der Sequoiaceen. Bull. d. l. Soc. d. Nat. de Moscou, 1899 u. 1901.

5) Vergl. Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Koniferen, 1851, S. 129.

säcke in demselben Nucellus von *Taxus*¹⁾, wie auch zwei völlig ausgebildete Embryosäcke in einer Samenanlage von *Pinus silvestris* abgebildet²⁾. Zu diesem letzten Beispiel bemerkt er, daß ein Baum an einer sumpfigen Stelle des (damaligen) Leipziger botanischen Gartens in der Mehrzahl seiner Samenanlagen zwei Embryosäcke aufweise³⁾. Ohne die HOFMEISTERSCHE Angabe zu kennen, berichtete auch J. BRET-LAND FARMER über zwei Embryosäcke bei *Pinus silvestris*⁴⁾. COKER begegnete zwei Embryosäcken bei *Podocarpus* und *Taxodium*⁵⁾. L. JÄGER fand bei *Taxus* nur einmal über einem schon mit Endosperm versehenen Embryosack einen zweiten kleineren, der noch freie Kerne führte. Mir trat als das gewöhnliche Verhalten bei *Taxus* die Teilung von nur einer Embryosackmutterzelle entgegen, während die anderen Mutterzellen ungeteilt blieben. Letztere wurden entsprechend der Längenzunahme der sich teilenden Embryosackmutterzelle gestreckt und zeigten bald an ihrem Inhalt Zeichen beginnender Desorganisation. Doch sah ich mehrfach auch Fälle, wo zwei nebeneinander liegende Embryosackmutterzellen Teilungen vollzogen hatten, und zwar entweder beide eine Vierteilung oder nur die eine von ihnen eine Vierteilung, während die andere sich mit einer Zweiteilung begnügte.

Nachdem, wie das der gewohnte Fall ist, nur eine der vorhandenen Embryosackmutterzellen die Vierteilung vollzogen hat, stellt sich die Anschwellung ihrer untersten Zelle ein (Fig. 18, Taf. II). Es gelang mir auch, den Kern dieser zur Embryosackbildung bestimmten Zelle in verschiedenen Teilungszuständen, im besonderen auch in dem erwünschten Spindelstadium (Fig. 19), aufzufinden. Da hatte ich denn dasselbe Bild der Kernplatte „typischer“ Teilungen vor mir, wie sie auch die vegetativen Kerne zeigen. Es war jetzt meist nicht schwer, die Achtzahl der Chromosomen abzuzählen.

Auch der zweikernige Embryosack (Fig. 20, 21) wurde aufgefunden und ebenso die beiden Kerne wieder im Spindelstadium, mit je 8 Chromosomen, angetroffen (Fig. 22). So auch lagen mir vier- und achtkernige Embryosäcke vor (Fig. 23, 24 und 25). In den vierkernigen Embryosäcken pflegten die Kerne bereits in annähernd gleichen Abständen sich durch den Wandbeleg zu verteilen, also nicht, wie in angiospermen Embryosäcken, nur das obere und das untere Ende der Anlage, zu je zweien, einzunehmen. Dementsprechend ließ sich auch nicht eine bevorzugte Plasmaansammlung in den beiden Embryosackenden feststellen. Ein ungewohntes Verhalten zeigte der in Fig. 24 dargestellte Embryosack, in welchem alle 4 Kerne sich verhältnismäßig nahe aneinander im unteren Teile des nach oben sich stark verschmälernden Sackes hielten. In die Fig. 25 habe ich die Kerne bei verschiedenen Einstellungen aus 3 aufeinander folgenden Schnitten eingetragen. Der Embryosack der Fig. 26 zählte 16 Kerne, die ich aber nicht sämtlich zeichnete, und soweit als dies geschah, verschieden stark konturierte, um ihre Verteilung in ungleichen Tiefen anzudeuten. Auf nächstfolgenden Zuständen begegneten mir wiederholt Teilungsbilder der Kerne, von denen ich einige in der Fig. 27 darstellte.

In einem vorgerückten Stadium der Embryosackanlage von *Ceratozamia mexicana*, an den freien Kernen, die im Wandbeleg verteilt waren, stellte zuerst E. OVERTON auch für Gymnospermen die reduzierte Zahl der Chromosomen fest und hob die Uebereinstimmung dieser Zahl mit jener in den Pollenmutterzellen hervor⁶⁾. In demselben Aufsatz findet sich auch schon die Angabe, daß die Pollenmutterzellen von *Taxus* 8, die vegetativen Zellen 16 Chromosomen führen. Das ist insofern auffällig,

1) Taf. XXXI, Fig. 13.

2) Taf. XXVIII, Fig. 23.

3) l. c. S. 127 Anm.

4) On the occurrence of two Prothallia in an Ovule of *Pinus silvestris*. Ann. of Bot., Vol. VI, 1892, p. 213.

5) Notes on the Gametophytes and Embryo of *Podocarpus*. Bot. Gazette, Vol. XXXIII, 1902, p. 97.

6) Ueber die Reduktion der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrsschr. der Naturf. Gesellsch. in Zürich, 38. Jahrg., 1893.

als die Abietineen, wie OVERTON schon angab, und seitdem verschiedene andere Beobachter fanden, übereinstimmend 12 Chromosomen nach der Zahlenreduktion in den Kernen führen. Dieselbe Zahl findet COKER in den Pollen- und Embryosackmutterzellen von *Taxodium distichum*¹⁾. Mit seiner reduzierten Zahl von 8 Chromosomen in den Embryosackmutterzellen kommt *Taxus* in Uebereinstimmung mit Cycadeen zu stehen, wo bei *Ceratozamia mexicana* bereits OVERTON diese Zahl für die Kerne der Endospermzellen angab²⁾.

Mit der Größenzunahme der Embryosackanlage der Eibe geht Hand in Hand die Verdrängung der diese Anlage umgebenden Zellen (Fig. 20, Taf. II). Ihr Inhalt wird stark lichtbrechend, fällt zusammen, der ganze Protoplast wird abgeflacht, reduziert und schließlich gelöst. So trennt sich denn auch die Wand des Embryosackes jetzt leicht von ihrer Umgebung, und das ganze Gebilde zeigt sich in den Präparaten nicht selten geschrumpft. Die Wand des Embryosackes erscheint zugleich etwas gequollen und weist in den nach dem Dreifärbungsverfahren tingierten Präparaten einen bläulichen Ton auf.

Wie L. JÄGER³⁾ schon angibt, nimmt der Embryosack allmählich eine birnförmige Gestalt an, wobei er sein schmäleres Ende nach der Mikropyle kehrt. Die freien Kerne im Wandbeleg fahren fort, sich alle gleichzeitig zu teilen, so daß man nur selten Teilungszustände, häufig hingegen ruhende Kerne in den Präparaten antrifft. L. JÄGER rechnet aus, daß nach der achten Zweiteilung, also bei 256 Kernen die Bildung der Scheidewände zwischen ihnen vollzogen wird. Der Embryosack hat alsdann eine Höhe von annähernd $\frac{1}{2}$ mm erreicht. Die erzeugten Scheidewände setzen an die Embryosackwand an, endigen aber blind an ihrem Innenrande. Auf dieses Verhalten hatte zuerst C. SOKOLOWA hingewiesen⁴⁾. Nun folgen Teilungen durch tangentiale Wände, wodurch jede der peripherischen Zellen einer Zellreihe den Ursprung gibt, deren Zellen nach innen immer schmaler werden⁵⁾. C. SOKOLOWA zufolge sollen die an den Innenrändern fortwachsenden Scheidewände schließlich einander treffen und so die Umhüllung der innersten Zellen vollziehen. Im besonderen wird das von C. SOKOLOWA auch für *Taxus* angegeben und der Gang der Entwicklung durch ein schematisches Bild illustriert⁶⁾. Diese Angaben scheinen für *Taxus* das Richtige zu treffen, während TISCHLER nachweisen konnte, daß in anderen Endospermen der Abschluß der innersten Endospermzellen durch eine Zellhaut sich durch Ausscheidung dieser aus der freien Hautschichtfläche zu vollziehen vermag⁷⁾. Keinesfalls ist ein prinzipielles Gewicht auf diese Verschiedenheit des Verhaltens zu legen, wie denn ARNOLDI⁸⁾ für *Sequoia sempervirens* feststellen konnte, daß deren Endospermbildung in dem mittleren Teile des Embryosackes so erfolgt wie bei *Taxus*, mit Ausbildung von blind am Innenrande endigenden Scheidewänden, im oberen und im unteren Embryosackende, oder nur im letzteren, aber mit vollem Abschluß der Wände sich vollzieht. Das wird an jenen Stellen durch die größere Dicke des plasmatischen Wandbeleges bedingt. Der Embryosack ist lang und schmal, was seinerzeit die Ausfüllung der Enden mit Protoplasma veranlaßt. Daher dort auch die freien Zellkerne mehrere Lagen bilden, und die Scheidewände allseitig zwischen ihnen angelegt

1) l. c. p. 5.

2) l. c., Sond.-Abdr. S. 10.

3) l. c. S. 249.

4) Naissance de l'endosperme dans le sac embryonnaire de quelques Gymnospermes. Bull. des Natur. de Moscou, 1890.

5) Vergl. auch die Abbildungen von L. JÄGER, l. c. Taf. XVI, Fig. 18—22.

6) l. c., Sonderabdruck, S. 11, Fig. 5.

7) Untersuchungen über die Entwicklung des Endosperms und der Samenschale von *Corydalis cava*. Verh. d. Naturh.-med. Ver. zu Heidelberg, N. F. Bd. VI, S. 372.

8) l. c. I, S. 10 des Sonderabdrucks.

werden müssen und gleich zur Bildung mehrerer Zelllagen von Endospermzellen führen. Dabei ist wohl anzunehmen, daß die an den Safttraum stoßende Zellschicht auch hier zunächst ohne Membranabschluß bleibt. Daß ARNOLDI¹⁾ diesen Vorgang mehrschichtiger Zellbildung „freie Zellbildung“ nennt, geht nicht an, da eine solche Bezeichnung auf diejenigen Fälle einzuschränken ist, in welchen die erzeugten Zellen einander nicht berühren. In dem vorliegenden Falle haben wir es nach üblicher Definition mit „Vielzellbildung“ zu tun.

Ich durchsuchte auch zahlreiche Embryosäcke von *Taxus*, die nahe daran waren, die Füllung ihres Innenraumes mit Prothallienzellen zu vollenden, auf Kernverschmelzungen. Ich wünschte zu erfahren, ob bei dem Aufeinandertreffen der Protoplasten nicht etwa derartige Verschmelzungen erfolgen. In keinem Fall fand ich solche vor. Vornehmlich handelte es sich für mich nur um Sicherstellung des Tatbestandes, da an Kernverschmelzungen an dieser Stelle, selbst wenn sie vorkommen sollte, sich schwerlich die Verschmelzung der Polkerne im Embryosack der Angiospermen anschließen ließe. Da der Befund ein negativer war, so schloß er auch jede Verlockung zu einer solchen Ableitung aus.

Die Anlage der Archegonien folgt alsbald der Ausfüllung des Embryosackes mit Gewebe. Sie entstehen an den Böschungen des sich nach oben verjüngenden Embryosackes in einiger Entfernung von seiner Spitze. Eine äußere Endospermzelle, die zur Archegonienanlage werden soll, hört auf, sich zu teilen, während ihre Nachbarzellen in den periklinen Teilungen fortfahren. Sie wird alsbald an ihrer bedeutenderen Höhe und dem Aussehen ihres Kernes kenntlich, der wesentlich größer als die Kerne der Nachbarzellen wird (Fig. 29, Taf. II). Diese Anlagen, von welchen gelegentlich einzelne den anderen vorausseilen, treten bei *Taxus*, wie hinlänglich bekannt, getrennt voneinander auf und sind ziemlich zahlreich (bis 10). Sehr bald folgt die Anlage des Halses durch Abgrenzung einer flachen Zelle, deren Kern klein bleibt, während jener der Bauchzelle rasch wieder anschwillt (Fig. 30). Die weiteren Vorgänge, welche zur Fertigstellung des vierzelligen Halses, der Ausbildung der Deckzellen um das Archegonium und zur Reifung des Eies führen, sowie jene, die bei der Befruchtung sich abspielen, sind bekannt. Es lag außer dem Rahmen meiner Aufgabe, sie nochmals zu verfolgen.

Die Ursprungszellen der Archegonien pflegen jetzt als Archegonien-Initialen bezeichnet zu werden, und der Vergleich lehrt, daß sie in allen anderen Fällen bei Cycadeen und Koniferen den hier geschilderten gleichen Ursprung haben. Für *Cycas revoluta* möchte ich nur auf IKENO²⁾ verweisen. Er gibt an, daß die Archegonien-Initialen der äußersten Zellschicht des Endosperms angehören, und aus seiner Abbildung geht hervor, daß ihr Zellkern größer als jener der Nachbarzellen ist. Ganz demjenigen von *Taxus* entspricht das Bild der Archegonien-Initiale bei *Pinus Strobus*, wie sie MARGARET C. FERGUSON³⁾ dargestellt hat. Die angrenzende Endospermzelle ist mehrfach periklin geteilt, während die Archegonien-Initiale ungeteilt blieb und durch ihren großen Kern imponiert. Dann seien nur noch die Bilder von LAND⁴⁾ für *Thuja*, von COKER⁵⁾ für *Taxodium* hervorgehoben, um die Zahl der Angaben nicht zu häufen.

Das positive Ergebnis dieser Untersuchung liegt in der Sicherstellung derjenige Zelle im Nucellus der Eibe, in welcher die numerische Reduktion der Chromosomenzahl sich vollzieht, und die somit nun-

1) Vergl. Lehrb. d. Bot. von STRASBURGER, NOLL, SCHENCK, SCHIMPER, V. Aufl., 1902, S. 72.

2) Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei *Cycas revoluta*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, 1898, S. 560, Taf. VIII, Fig. 1.

3) The Development of the Egg and Fertilization in *Pinus Strobus*. Ann. of Bot., Vol. XV, 1901, p. 436 und Taf. XXIII, Fig. 1—3.

4) A morphological Study of *Thuja*. Bot. Gazette, Vol. XXXIV, 1902, Taf. VI, Fig. 8.

5) l. c. Taf. V, Fig. 57.

mehr endgültig auch als Embryosackmutterzelle bezeichnet werden darf. Von diesem sicheren Ausgangspunkte aus war der bestimmte Nachweis einer Vierteilung der Embryosackmutterzelle zu führen und zugleich festzustellen, daß auch in diesem Falle die mit der numerischen Reduktion der Chromosomenzahl verbundene Kernteilung eine heterotypische ist, daß auf sie je eine homöotypische Teilung und weiter typische Teilungen folgen.

Die eingehenden Einblicke in die Prothalliumbildung einer Konifere¹⁾, die ich von neuem durch dieses Studium von *Taxus* gewann, bestärken mich in der Ansicht, die ich mir über die Deutung der Vorgänge in dem Embryosack der Gnetaceen und der Angiospermen gebildet hatte.

Unter den Gnetaceen weist *Ephedra* noch annähernd dieselbe Prothalliumbildung wie die Cycadeen und die Koniferen auf; bei *Welwitschia* bleiben, soweit bekannt, die Archegonienanlagen einzellig, also auf dem Zustand stehen, der in Fig. 29 für *Taxus* abgebildet ist und der dort durchlaufen wird, um zur Ausbildung eines zusammengesetzteren Archegoniums zu führen. Bei *Gnetum* wird vor der Befruchtung entweder überhaupt nicht zur Zellbildung geschritten, oder diese nur auf den unteren Teil des Embryosackes (*Gnetum Gnemon*) beschränkt. Wie ich zuvor nun hervorhob, ist jene Zelle im Prothallium des Embryosackes von *Taxus*, die zur generativen Zelle werden soll, in dem Augenblick schon als solche markiert, wo die zuverigen vegetativen Teilungen in ihr aufhören und wo sie durch ihre bedeutenden Dimensionen und die Größenzunahme ihres Kerns von den benachbarten Zellen sich unterscheiden läßt. An diese Tatsache anknüpfend, halte ich es für das Wahrscheinlichste, anzunehmen, daß bei *Gnetum*, wo der freie Zustand der Kerne im Embryosack bis zur Befruchtungszeit, also weit über das Stadium hinaus, andauert, in welchem die generative Differenzierung bei *Taxus* sich vollzieht, die Kerne, trotzdem sie frei bleiben, ungleichwertig sind. Daß das eigentlich nicht anders sein kann, ergibt sich aus der Erwägung, daß bei einem Kerne, damit er befruchtet werde, zuvor die Befruchtungsbedürftigkeit vorbereitet werden muß. Dieser Kern verschmilzt mit dem anderen nur, weil ein bestimmter Gegensatz zwischen beiden besteht und ein Bedürfnis nach gegenseitiger Ergänzung sie zur Vereinigung treibt. Daß dieses Bedürfnis für einen Teil der Kerne im Embryosack von *Gnetum Gnemon* sich nicht einstellt, daß sie auch ohne Vereinigung mit anderen Kernen entwicklungsfähig bleiben, geht aus der von P. LORSY²⁾ festgestellten Tatsache hervor, daß der untere Teil des Embryosackes sich vor der Befruchtung mit Gewebe füllt. Weiter gibt aber LORSY noch an, daß auch von den freien Kernen der oberen Embryosackhälfte, nachdem dort ein Teil derselben mit Spermakernen verschmolzen ist, ein anderer Teil ohne solche Verschmelzung Endospermzellen bildet³⁾. Selbst wenn für diesen letzten Vorgang die Anregung vom Pollenschlauch ausgehen sollte, würde es sich doch nicht um Befruchtung bei ihm handeln, eine Anzahl freier Kerne vielmehr auch in der oberen Embryosackhälfte von *Gnetum Gnemon* ohne Verschmelzung mit Spermakernen entwicklungsfähig sein. Bei anderen von G. KARSTEN untersuchten *Gnetum*arten bleiben alle Kerne des Embryosackes bis zum Augenblick der Befruchtung frei, nur wenige werden dann befruchtet, die anderen bilden Endosperm⁴⁾. Ein Unterschied im Aussehen jener Kerne die für die Befruchtung bestimmt sind, und der anderen, ist nach G. KARSTEN⁵⁾ nicht wahrzunehmen; doch diese Verschiedenheit braucht sich ebensowenig kenntlich zu machen, wie etwa unter den Kernen

1) E. STRASBURGER, Koniferen und Gnetaceen, 1872, S. 95 und Taf. XVIII, Fig. 30.

2) Contributions to the Life-History of the Genus *Gnetum*. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg, 2. Sér. Vol. I, p. 93.

3) l. c. p. 97.

4) Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gnetum*. COHNS Beitr. zur Biologie der Pflanzen, Bd. VI, 1893, S. 372.

5) l. c. S. 357.

eines angiospermen Embryosackes. Fällt dort ihre gewohnte Verteilung und der Einschluß in bestimmt differenzierte Zellkörper weg, so verschwinden damit auch die Anhaltspunkte für ihre Wertbestimmung¹⁾.

In dem Umstand, daß bei Sequoiaceen ein unterer und oberer, beziehungsweise nur unterer Teil des Embryosackes sich in etwas anderer Weise, und auch etwas früher, mit Gewebe füllt, als ein mittlerer, glaubte ARNOLDI²⁾ Anknüpfungspunkte zwischen Sequoiaceen und Gnetum zu finden. Dazu liegt meiner Ansicht nach keine Veranlassung vor. Wir sahen zuvor schon, daß die beiden von ARNOLDI als freie Zellbildung und Alveolenbildung im Embryosack von Sequoia unterschiedenen Vorgänge ihrem Wesen nach so gut wie zusammenfallen. Die Archegonien werden aber in dem alveolar, d. h. mit blind endigenden Scheidewänden³⁾, zunächst angelegten Teile ausgebildet und verhalten sich durchaus wie typische Koniferen-Archegonien. Also fehlt der Uebergang dort, wo es eben auf ihn ankäme, um die Vermittlung zu schaffen.

Im Embryosack der Angiospermen ist die Kürzung und Vereinfachung der Vorgänge in ähnlicher Weise wie bei den Gnetaceen fortgeschritten. Ein Grund, die Vorgänge bei Angiospermen von jenen bei Gnetum abzuleiten, liegt für mich auch nach diesen letzten Untersuchungen nicht vor, so gern ich anerkenne, daß auch andere Auffassungen Berechtigung haben können⁴⁾. Ich selbst erblicke in den Analogien, welche die Angiospermen mit den Gnetaceen aufweisen, nur phylogenetische Parallelen. Diese äußern sich bei Gnetaceen auch in dem Auftreten von Gefäßen in den Leitungsbahnen. Gerade für phylogenetische Parallelen bieten uns bekanntlich die Sonderungen in der Sporenbildung und der Reduktion des Prothalliums besonders auffällige Beispiele schon innerhalb der Gefäßkryptogamen. Meinen kürzlich in dem Aufsatz über „Doppelte Befruchtung“⁵⁾ vertretenen Ansichten wüßte ich hier in der Tat nur wenig hinzuzufügen, wie ich denn auch auf dem dort eingenommenen Standpunkt zunächst beharren möchte.

Welche Stellung den Casuarineen im System zukommt, darüber muß die Zukunft entscheiden. Trotz der sehr verdienstvollen Arbeit von TREUB⁶⁾ bleiben gerade manche der entscheidenden Punkte hier noch zu klären. Interessant war mir in mancher Beziehung die neuerdings erfolgte Veröffentlichung von H. O. JUEL als „Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenanlage von Casuarina“⁷⁾. JUEL konnte, wie TREUB, eine große Zahl von Embryosackmutterzellen in dem Nucellus der Samenanlage nachweisen. TREUB hatte diese Zahl bei Casuarina suberosa auf etwa 300 geschätzt⁸⁾. JUEL stellt Verteilung dieser Embryosackmutterzellen fest, und aus den beobachteten Stadien läßt sich entnehmen, daß der Vorgang mit einer heterotypischen Teilung anhebt⁹⁾. Auch lehrte der Vergleich, daß die Zahl der Chromosomen hierbei geringer ist als in den vegetativen Zellen.

TREUB war zu dem Ergebnis gelangt, daß den Casuarineen eine Ausnahmestellung unter den Angiospermen gebührt¹⁰⁾; andererseits könne man, meint er, diese Familie nicht als Bindeglied zwischen den

1) Vergl. den Fall von Tulipa bei GUIGNARD, L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes, Ann. Sc. sc. nat., Bot., 8. sér., T. XI, 1900, p. 356, und dessen Besprechung durch mich in „Einige Bemerkungen zur Frage nach der doppelten Befruchtung bei den Angiospermen, Bot. Ztg., 1900, Sp. 309 u. 310.

2) l. c. I, 1900, Die Entwicklung des Endosperms, Sond.-Abdr., S. 12.

3) l. c. II, 1900, Ueber die Corpuscula und Pollenschläuche bei Sequoia sempervirens, Sond.-Abdr., S. 16.

4) Vergl. im besonderen G. KARSTEN, Ueber die Entwicklung der weiblichen Blüten bei einigen Juglandaceen, Flora, Bd. XC, 1902, S. 324 ff.

5) Bot. Ztg., 1900, II. Abt., Sp. 293 ff.

6) Sur les Casuarinées et leur place dans le système naturel. Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg, T. X, 1891, p. 145.

7) Flora, Bd. XCII, 1903, S. 284.

8) l. c. p. 173.

9) l. c. p. 289 und Taf. VIII.

10) l. c. p. 209.

heutigen Gymnospermen und Angiospermen auffassen¹⁾. JUEL findet, daß der Embryosack bei Casuarina zur Zeit der Befruchtung fast mehr als jener von Gnetum an den Typus der Angiospermen erinnert. Für die überaus große Zahl von Embryosackmutterzellen, welche Casuarina aufweist, vor allem den Umstand, daß sie in so großer Zahl übereinander liegen, bietet Gnetum keinen Anknüpfungspunkt für Casuarina, denn, wie ich in den Angiospermen und Gymnospermen schon abbildete²⁾ und auch G. KARSTEN dargestellt hat, sind die Embryosackmutterzellen von Gnetum die untersten Zellen von Reihen, die sich in Deckzellen nach dem Scheitel des Nucellus hin fortsetzen. Darin stimmen die Bilder ganz mit Taxus überein. Im besonderen war das auch der Fall bei einem schönen Präparat von Gnetum latifolium, das mir mein Kollege G. KARSTEN zeigte, und das die Embryosackmutterzellen auch von Tapetenzellen umhüllt zeigte, und zwar in noch kräftigerer Weise als bei Taxus. Bei Casuarina sind nach JUEL solche Tapetenzellen nicht besonders differenziert³⁾.

Andererseits war wieder eine ziemlich auffällige Uebereinstimmung im Verhalten der Embryosackmutterzellen zwischen Casuarina und Taxus zu konstatieren. JUEL erwähnt in seinem Aufsatz⁴⁾ „eigentümliche Gebilde“, die in der Embryosackmutterzelle vor und während der Tetradenteilung regelmäßig auftreten. Es seien abgerundete Körper, die in der Embryosackmutterzelle oberhalb und unterhalb des Kernes liegen. Sie seien nicht scharf gegen das umgebende Plasma abgesetzt, färbten sich ähnlich und stärker, wie jenes, und dürften besondere Differenzierungen des Protoplasmas darstellen. Nach der ersten Teilung der Mutterzelle habe jede Tochterzelle, nach dem folgenden Teilungsschritt die unterste und die oberste Enkelzelle, einen solchen Körper aufzuweisen. Für die Embryosackmutterzellen der Angiospermen sind solche bei der Teilung verharrende Gebilde JUEL nicht bekannt, und weiß er ihnen auch in Pollenmutterzellen etwas Gleiches nicht zur Seite zu stellen. — Mir waren Gebilde von gerade solcher Ausgestaltung, anderswo auch nicht begegnet; um so auffälliger ist es, daß ich ihr Vorhandensein für die Embryosackmutterzellen von Taxus angeben kann. Ich erwähnte diese Körper bis jetzt absichtlich nicht, um sie hier erst ins rechte Licht zu stellen. Bei Taxus kann, wie bei Casuarina, je ein solcher Körper über und unter dem Kern liegen (Fig. 7, Taf. I), doch ist es viel häufiger, daß sich nur ein solcher Körper unter dem Kern befindet (Fig. 8, 9). Freilich muß ich bemerken, daß diese Körper einzelnen Präparaten abgingen. Es schien mir, daß letzteres dann der Fall war, wenn die Gewebe des betreffenden Nucellus auch sonst durch Inhaltsarmut auffielen. Bei Taxus brauchten diese Körper nicht ganz ausschließlich auf die Embryosackmutterzelle beschränkt zu sein, ich traf sie gelegentlich auch in vereinzelt Tapetenzellen vor. Dort war aber ihr Vorhandensein eine Ausnahme, in den Embryosackmutterzellen hingegen die Regel. Die Existenz dieser Körper währte bei Taxus kürzer als bei Casuarina; sie schwanden meist schon während des ersten Teilungsschrittes. Nur in vereinzelt Fällen fand ich sie nach dem ersten, und ganz selten nach dem zweiten Teilungsschritte noch vor, alsdann meist einen Körper in der untersten Zelle der Reihe, einmal je einen Körper in der untersten und der obersten Zelle. Die Struktur dieser Körper war mehr oder weniger deutlich netzartig, auch mehr oder weniger körnig, unter Umständen fast homogen. In den mit Safranin-Gentianaviolett-Orange tingierten Präparaten zeigten sie die Färbung des umgebenden Protoplasma, doch mit Steigerung. Daß es sich in diesen Körpern von Taxus um dieselben Gebilde wie bei Casuarina handle, war nicht zu bezweifeln, und dieses Zusammentreffen gewinnt noch an Bedeutung, wenn wir die

1) l. c. p. 218.

2) Taf. XIII, Fig. 54 ff., Taf. XIV, Fig. 57 ff.

3) l. c. S. 287.

4) Flora, Bd. XCII, S. 291.

verstreuten Literaturangaben sammeln und die sonstige Verbreitung dieser Körper ins Auge fassen. So schildert LANG¹⁾ für *Stangeria paradoxa* in den Embryosackmutterzellen und der angrenzenden Zellschicht „certain spherical bodies“, deren Natur er nicht genau bestimmen konnte. Sie waren meist in Zweizahl in den Zellen vorhanden, über und unter dem Kern und färbten sich wie das Cytoplasma, nur dunkler. Bei der ersten Teilung der Mutterzellen verbleibt je ein solcher Körper in dem Teilungsprodukt, ohne irgend welche Beziehung zu dem Teilungsvorgang zu zeigen. Genau dasselbe Verhalten wie bei *Taxus* ergibt sich in betreff der in Betracht kommenden Körper, wie ich aus der soeben erhaltenen Abhandlung von COKER ersehe, für *Taxodium*. Die Abbildungen²⁾ zeigen nur je einen dieser Körper unter dem Kern der Embryosackmutterzellen, und zwar in genau derselben Größe und Gestalt wie bei *Taxus*. COKER erwähnt diese Körper mit dem Bemerkens, er hätte keine Beziehung zwischen ihnen und der Spindelbildung feststellen können³⁾. Zugleich weist er auf die faserigen Plasma-partien hin, die JUEL in der Embryosackmutterzelle von *Larix sibirica* beobachtet hat⁴⁾. JUEL schildert sie dort als ziemlich deutlich begrenzte Partien von Plasma, die eine faserige Struktur besitzen. Die Fasern sind netzartig verbunden, gehen aber vorzugsweise in einer Richtung, so daß die Maschen in denselben transversal oder longitudinal gedehnt sind. Sie nehmen hier das terminale Ende der Zelle ein über dem Kern, färben sich etwas stärker als das übrige Cytoplasma. Unter Umständen liegen zwei solche Körper in der Mutterzelle, über und unter dem Kern. Wenn die Kernspindel sich ausgebildet hat, sind die faserigen Gebilde nicht mehr zu sehen, doch liegt neben den Spindelpolen je eine ziemlich dichte Masse von Plasmakörnern, die sich ebenso wie zuvor die Fasern färben. Ist die Teilung vollendet, so läßt sich neben den Tochterkernen je eine begrenzte Plasmamasse erkennen, deren körnige Struktur in eine netzartige überzugehen scheint. Doch wagt JUEL nicht zu entscheiden, daß die faserigen Plasma-partien der Prophasen und die Körnermassen der Spindelstadien identisch seien, auch nicht, ob die Fasern in irgend welcher Weise zu der Spindelbildung in Beziehung stehen. Immerhin meint JUEL, daß sie mit jenen Fasern, die für die Embryosäcke der Liliaceen bekannt sind, identisch sein müßten. Jetzt, wo der Nachweis der in diesem Aufsatz geschilderten Gebilde bei *Taxus* vorliegt und ich zugleich auf das Vorhandensein entsprechender Körper bei *Stangeria*, *Taxodium* hinweisen konnte, liegt auch der Vergleich der Körper von *Larix* mit ihnen weit näher. Bei den in den Embryosäcken von Liliaceen von DIXON⁵⁾, M. und P. BOUIN⁶⁾, MOTTIER⁷⁾ geschilderten faserigen Gebilden handelt es sich vorwiegend um kinoplasmatische Strukturen. DIXON suchte sie sogar mit der Spindelbildung in direkte Verbindung zu bringen, was MOTTIER nicht annehmen wollte. Andererseits sind in der Tat von MOTTIER im Embryosack von *Lilium Martagon*⁸⁾ Körper trophoplasmatischer Natur geschildert worden, die an jene von *Taxus* erinnern. Es sind rundliche, sehr dichte und gleichmäßig körnige Massen, die MOTTIER als Trophoplasmakörper bezeichnet. Diese Körper werden oft größer als die Polkerne des Embryosackes, nehmen schließlich Wabenstruktur an und schwinden. Doch diese Körper treten erst im zweikernigen Zustand der Embryosackmutterzelle, die hier ja direkt Embryosackanlage ist, auf, gewöhnlich sogar später, in Ein- oder Mehrzahl. Also handelt es sich jedenfalls um andere Dinge.

1) l. c. Ann. of Bot., Vol. XIV, 1900, p. 284.

2) l. c. Taf. III, Fig. 41, 42, 43.

3) l. c. p. 16.

4) l. c. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXV, 1900, S. 634, Taf. XV, Fig. 2.

5) On the Chromosomes of *Lilium longifolium*. Proceedings of the Royal Irish Acad., 3. Ser., Vol. III, 1895, p. 716.

6) Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasme etc. Bibliogr. anat., 1898.

7) Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes etc. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXI, 1898, S. 126.

8) l. c. S. 141 und Taf. III, Fig. 23.

Entsprechen die Plasmakörper der Embryosackmutterzelle von *Larix* jenen von *Taxus*, so gilt es sie auch mit den von JUEL bei *Casuarina* beobachteten Körpern zu vergleichen, was JUEL nicht tun wollte, wohl aber nur, weil ihn die faserige Struktur dieser Körper bei *Larix* auf den Vergleich mit den Fasern in den Embryosackmutterzellen der Liliaceen geleitet hatte¹⁾. Ich selbst halte in allen den bei Koniferen und bei *Stangeria* geschilderten Fällen die in Betracht kommenden Gebilde für Verdichtungen des Trophoplasma, und zwar für einen zum baldigen Verbrauch vorbereiteten Teil desselben, der, wie wir auch bei *Taxus* feststellen konnten, rasch schwindet. Auch die Körper in den Embryosackmutterzellen von *Casuarina* hat JUEL bereits für Verdichtungen des Cytoplasmas erklärt²⁾, die, wie bei *Taxus*, tatsächlich alsbald auch schwinden. Von Interesse war es, festzustellen, ob diese Körper auch den Embryosackmutterzellen von *Gnetum* zukommen. Präparate mit Embryosackmutterzellen von *Gnetum latifolium*, die mir mein Kollege G. KARSTEN zu zeigen die Güte hatte, führten sie nicht. Bei der aus dem bisherigen Beobachtungsmaterial sich ergebenden größeren Verbreitung dieser Körper bei den Koniferen, auch der angeführten Cycadee, ihrem Fehlen bei *Gnetum*, ihrem Vorhandensein bei *Casuarina*, ihrem wahrscheinlichen Nichtvorhandensein bei den Angiospermen ergeben sich Gesichtspunkte, die vielleicht bei der Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Casuarineen in Zukunft zu berücksichtigen wären.

Das sicherste Mittel, die Endosperm Bildung bei den Angiospermen an die Keimbildung zu fesseln, war, die Teilungsvorgänge der verschmolzenen Polkerne von ihrer Vereinigung mit dem zweiten Spermakern abhängig zu machen. Dieser Vorgang bildete sich erst bei den Angiospermen aus; er ist verhältnismäßig neuen Ursprungs; vorausgehende Abteilungen des Pflanzenreiches weisen ihn nicht auf und bieten keine Anknüpfungspunkte für den Anfang seiner Entstehung. Was ich über das Verhältnis dieses Vorganges zu der „Befruchtung“ denke, darüber habe ich mich ebenfalls schon in dem Aufsatz über doppelte Befruchtung geäußert³⁾. Ich kann somit auf die dortigen Auseinandersetzungen verweisen. Nur möchte ich aus den dort vertretenen Ansichten noch einige weitere Folgerungen ziehen, aus denen sich mein Standpunkt auch gegenüber neu erschienenen Arbeiten ergibt.

Daß Kernverschmelzungen an sich noch nicht über Befruchtung entscheiden, darauf hat seitdem auch B. NĚMEC hingewiesen. Durch gewisse äußere Einflüsse, wie z. B. Benzoldämpfe, Eintauchen in 1-proz. Kupfersulfatlösung, lassen sich in vegetativen Zellen durch Unterdrücken der Scheidewandbildung mehrkernige Zellen erzeugen, deren Kerne in normaler Atmosphäre hierauf zusammenrücken und verschmelzen⁴⁾.

Doch die so veranlaßten Erscheinungen erschöpfen nicht die Frage; denn bei jenen Vorgängen, über die eine Kontroverse besteht, kommen noch ganz andere Leistungen hinzu. Die Verschmelzung des zweiten Spermakerns mit den zuvor schon mehr oder weniger vereinigten Polkernen im Embryosack der Angiospermen regt im besonderen eine gesteigerte Teilungstätigkeit in dem so erzeugten „Endospermkerne“ an. Daher kommt es, meiner Ansicht nach, daß die Bildung des Endosperms so rasch fortschreitet, um so viel rascher als die Entwicklung des befruchteten Eies. Der heranwachsende Keim findet demzufolge schon vorbereitetes Nährgewebe für seinen Empfang vor. Im Embryosack der Angiospermen wurde der ganze Vorgang von dem Hinzutreten eines Spermakerns abhängig gemacht und dadurch die Sicherheit erlangt, daß Endosperm Bildung nur bei Keimentwicklung erfolge. In anderen Fällen genügte die Verschmelzung gewisser für einen bestimmten Vorgang aufgesparter Kerne,

1) l. c. Flora, Bd. XCII, 1903, S. 291.

2) l. c. S. 291.

3) Bot. Ztg., 1900, II. Abt., Sp. 293 ff.

4) Ueber ungeschlechtliche Kernverschmelzungen. Sitzungsber. der böhm. Gesellsch. f. Wissensch., 1902, No. LIX.

um rasche Teilungsfolgen auszulösen, etwa solcher, wie sie für Sporenbildungen erforderlich sind. Wie es die numerische Reduktion der Chromosomen mit sich bringt, daß zwei Kernteilungen rasch aufeinander folgen, so mag in solchen Fällen eine entsprechend vorbereitete Kernverschmelzung von 2 Kernen den Erfolg haben, daß zwei, oder selbst drei Kernteilungen ohne vorausgehende Ergänzung an Kernsubstanz, meist auch ohne Zellteilung, ausgeführt werden. So entstehen 4, 8, ja unter Umständen noch mehr Sporen in demselben Zellkörper.

Von diesem Gesichtspunkte aus beurteile ich die Tragweite der Kernverschmelzung, die sich in den Asci der Ascomyceten und den Basidien der Basidiomyceten¹⁾ vollziehen, und auch andere Vereinigungen von Kernen, so jene der Schwesterkerne bei Anlage des Ascus verschiedener Saccharomyceten²⁾.

Der von DANGEARD vornehmlich vertretenen Auffassung, daß die Kernverschmelzung im Ascus der Ascomyceten ein Befruchtungsvorgang sei, bereiten die Angaben besondere Schwierigkeit, welche einen Befruchtungsvorgang bei Anlage der Ascusfrüchte dieser Pilze behaupten. In der Tat kann sich der größte Anhänger von Befruchtungsdeutungen nur schwer mit zwei aufeinander folgenden Befruchtungsvorgängen in der Ontogenie desselben Bionten abfinden. Daher es DANGEARD vorzieht, den Befruchtungsvorgang, der die Anlage der Ascusfrüchte bei Ascomyceten auslöst, in Abrede zu stellen. Er negiert³⁾ die besonders durch R. A. HARPER dort bekannt gewordenen Verschmelzungen der Antheridialkerne mit den Oogonkernen. Da nun aber HARPERS bahnbrechende Arbeiten über die Entwicklung des Peritheciums bei *Sphaerotheca Castagnei* und über das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwicklung einiger Ascomyceten, die 1895 in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft und dann 1896 in dem XXIX. Bande der Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erschienen, im Bonner botanischen Institut ausgeführt wurden und mir die HARPERSchen Präparate aus eigener Anschauung bekannt sind, so können die DANGEARDSchen Negationen auf mich keinen Eindruck üben. Die Lage dürfte sich aber kaum zu Gunsten der DANGEARDSchen Auffassung verändern, selbst wenn zahlreiche Ascomyceten ihre Sexualität eingebüßt hätten, d. h. die Entwicklung ihrer Ascusfrüchte ohne vorausgehenden Geschlechtsakt vollzögen. Dadurch würde der fortbestehende Vorgang der Kernverschmelzung in den Asci nicht in die Bedeutung der Sexualakte rücken, ebensowenig wie die Kernverschmelzungen in der Basidie, nachdem den Basidiomyceten die ursprünglich zur Anlage der Basidien wohl sicher notwendige Sexualität verloren ging.

Daß unter Umständen auch die Verschmelzung von Schwesterkernen ein Befruchtungsvorgang sein kann, stelle ich damit durchaus nicht in Abrede. Denn so fasse ich z. B. die Verschmelzung aufeinander folgender Protoplasten in demselben Zellfaden einer *Spirogyra* auf. Bei dieser Pflanze besteht das Bedürfnis der Befruchtung, welche ja auch eine Ergänzung der Kernsubstanz verlangt. Ist diese nicht anders zu erlangen, so wird der Notbehelf, die Kopulation der aufeinander folgenden Zellen ausgelöst, ähnlich wie bei Angiospermen etwa die Kleistogamie. Es ist das ein Aushilfsmittel, denn die fortschreitende Erkenntnis auf dem Gebiete phylogenetischer Entwicklung drängt mir immer mehr die Ueberzeugung auf, daß die Hauptaufgabe der Befruchtung in dem Ausgleich der fluktuierenden Variation liegt.

Anfang August 1903.

1) Für diese Vorgänge bei Basidiomyceten vergleiche besonders RENÉ MAIRE, *Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes*, Paris 1902.

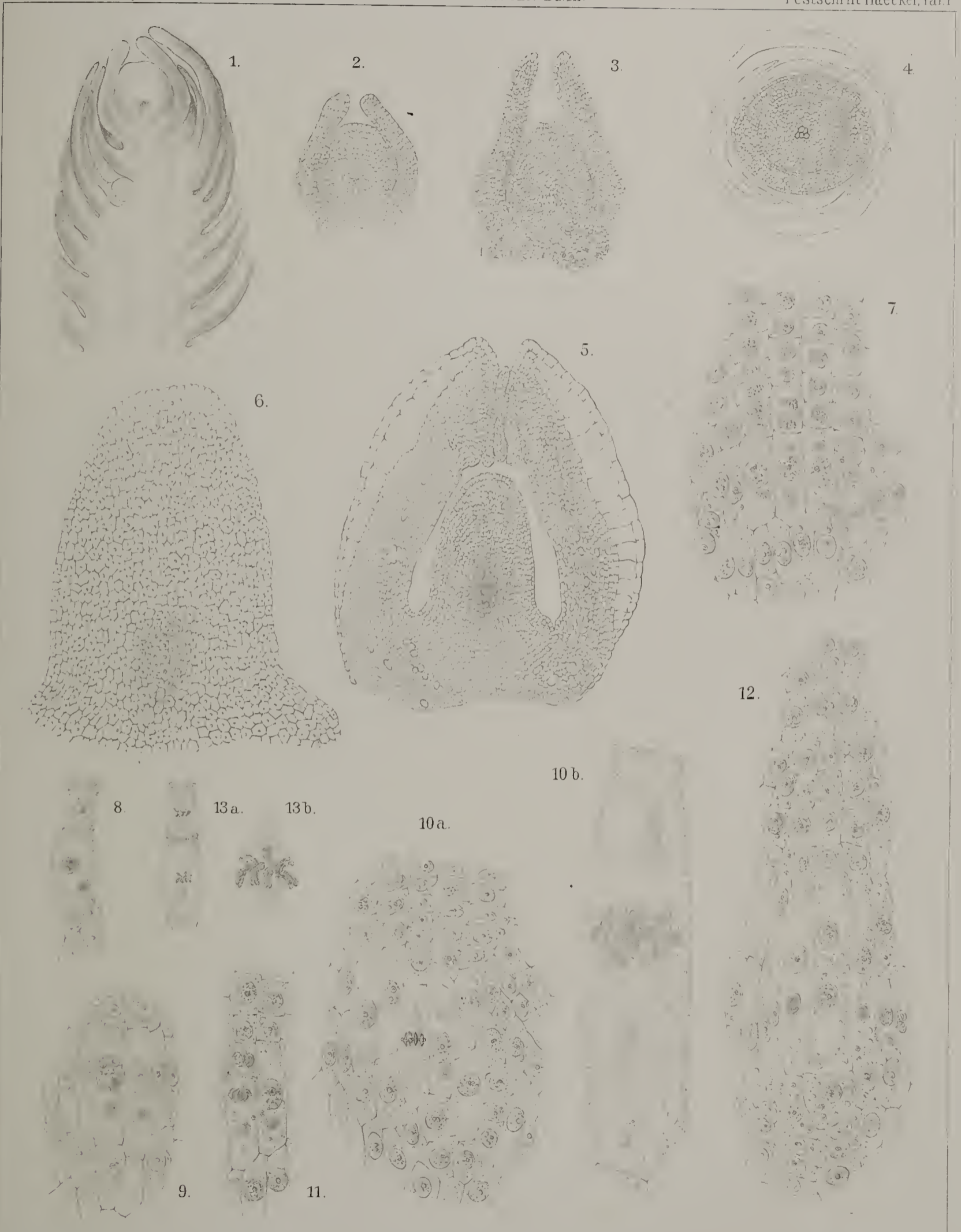
2) Besonders GUILLIERMOND, *Recherches cytologiques sur les Levûres*, *Revue générale de Botanique*, T. XV, 1903, p. 49 ff.

3) Im besonderen in *Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes*, *Le Botaniste*, Série V, und *La sexualité dans le genre Monascus*, *Comptes rendus*, Paris, T. CXXXVI, 1903, p. 1281; *Sur le Pyronema confluens*, p. 1335.

Tafel I.

Sämtliche Bilder beziehen sich auf *Taxus baccata*. Sie wurden nach Mikrotomschnitten ausgeführt, die mit Safranin-Gentianaviolett-Orange gefärbt waren.

- Fig. 1. Medianer Längsschnitt durch den fertilen Sproß. Mitte Februar. Links der Vegetationspunkt des Primansprößchens, rechts das in der Samenanlage endende Sekundansprößchen. Vergr. 28.
- „ 2. Die Samenanlage desselben Sprosses, 35mal vergrößert.
- „ 3. Medianer Längsschnitt durch eine etwas ältere Samenanlage. Vom 22. Februar. Vergr. 35.
- „ 4. Querschnitt durch einen ähnlichen Entwicklungszustand, wie in Fig. 3, in der Höhe der Embryosackmutterzellen. Vergr. 35.
- „ 5. Medianer Längsschnitt durch eine Samenanlage mit bereits geteilter Embryosackmutterzelle. Vom 28. Februar. Vergr. 35.
- „ 6. Der Nucellus der vorhergehenden Figur, 90mal vergrößert.
- „ 7. Embryosackmutterzellen mit umgebendem Nucellargewebe im medianen Längsschnitt. Vergr. 375.
- „ 8 u. 9. Embryosackmutterzellen im Längsschnitt. Prophase der Teilung. Vergr. 375.
- „ 10. In a Embryosackmutterzellen mit umgebendem Nucellargewebe. Die eine mit der heterotypischen Kernspindel. Vergr. 375. In b dieselbe Embryosackmutterzelle mit Kernspindel, 1500mal vergrößert.
- „ 11. Teilung einer Embryosackmutterzelle. Vergr. 375.
- „ 12. Die eine Embryosackmutterzelle in 2 Tochterzellen zerlegt, die andere ungeteilt. Vergr. 375.
- „ 13. In a die beiden Tochterzellen mit homöotypischen Kernspindeln. Vergr. 375. In b die eine dieser Kernspindeln 1500mal vergrößert.
-

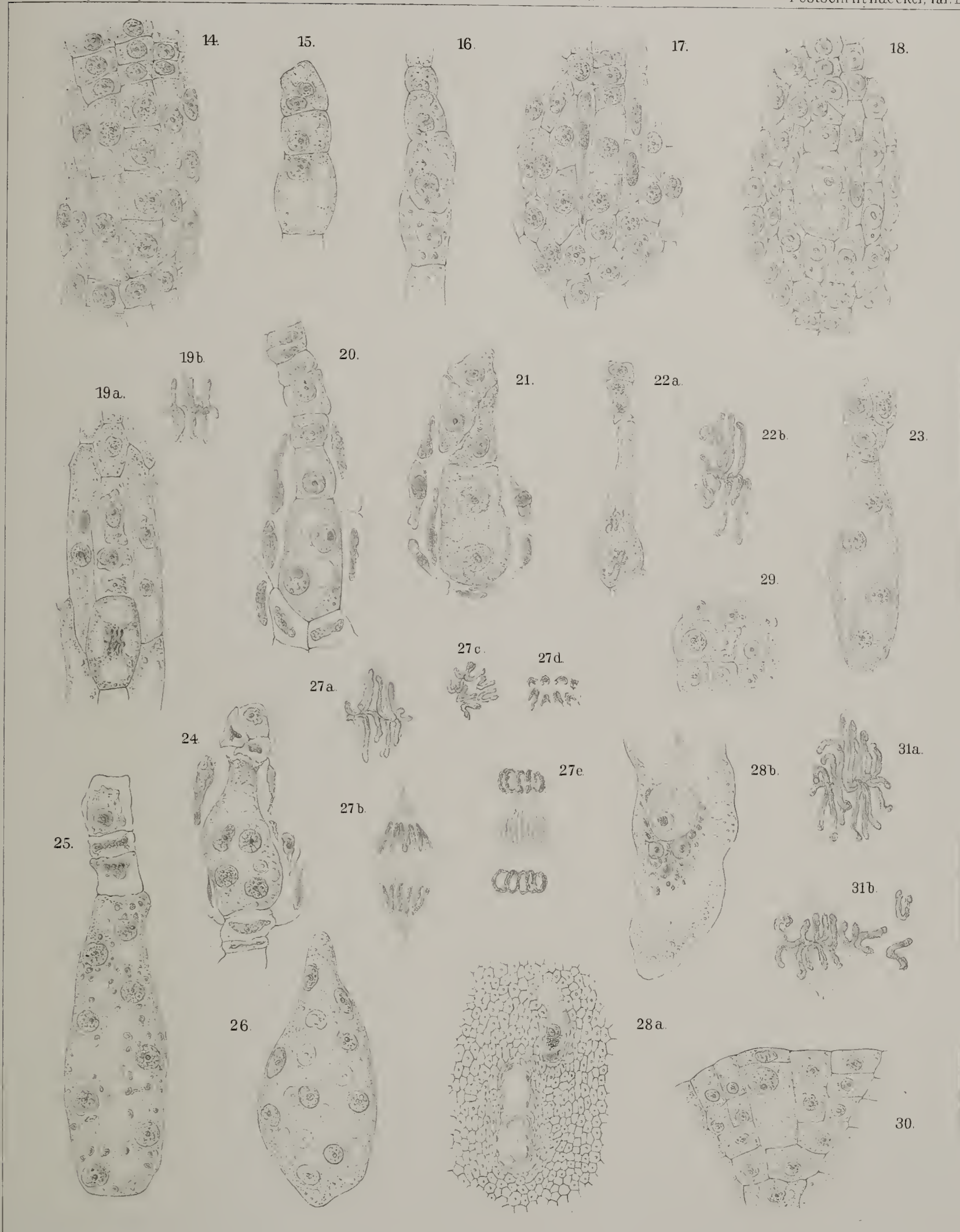


Tafel II.

Tafel II.

Sämtliche Bilder beziehen sich auf *Taxus baccata*. Sie wurden nach Mikrotomschnitten ausgeführt, die mit Safranin-Gentianaviolett-Orange gefärbt waren.

- Fig. 14. Die eine Embryosackmutterzelle in 4, die andere in 2 Tochterzellen zerlegt. Vergr. 375.
„ 15, 16 u. 17. Die Embryosackmutterzellen in 4 Zellen zerlegt. Vergr. 375.
„ 18. Die unterste Zelle als Embryosackanlage angeschwollen. Kern in Ruhe. Vergr. 375.
„ 19. In a der Kern der Embryosackanlage im Spindelstadium. Vergr. 375. In b die Kernspindel 1500mal vergrößert.
„ 20 u. 21. Die Embryosackanlage zweikernig. Vergr. 375.
„ 22. In a zweikernige Embryosackanlage, die Kerne im Spindelstadium. Vergr. 375. In b eine Kernspindel 1500mal vergrößert.
„ 23 u. 24. Vierkernige Embryosackanlage. Vergr. 375.
„ 25. Achtkernige Embryosackanlage. Vergr. 375.
„ 26. Sechszehnkernige Embryosackanlage. Vergr. 375.
„ 27. Teilungsstadien von Kernen aus sechszehnkernigen und noch mehr Kerne enthaltenden Embryosackanlagen. a Kernspindel; b Auseinanderweichen der Tochterchromosomen; c und d Tochterkernanlage in schräger Polansicht, in d ein zarter Schnitt aus solcher Anlage; e nächstfolgender Zustand der Tochterkerne. Vergr. 1500.
„ 28. In a zwei Embryosäcke in demselben Nucellargewebe. Medianer Längsschnitt. Vergr. 75. In b der Pollenschlauch aus diesem Nucellus 1500mal vergrößert.
„ 29. Anlage des Archegoniums im Prothalliumgewebe. Vergr. 375.
„ 30. Archegoniumanlage nach Abtrennung des Halses. Vergr. 375.
„ 31. Teilungszustände vegetativer Zellkerne. a fast fertige, b fertige Kernspindel. Aus letzterer einige Chromosomen durch das Messer herausgerissen. Vergr. 1500.
-



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denkschriften der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [11](#)

Autor(en)/Author(s): Strasburger Eduard

Artikel/Article: [Anlage des Embryosackes und Prothalliumbildung bei der Eibe nebst anschliessenden Erörterungen. 1-16](#)