Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage.

Von P. Konrad Lötscher, O. S. B.

Hierzu Tafel I und II.

Einleitung.

Die Antipoden oder Gegenfüfslerzellen erhielten seinerzeit diesen Namen von ihrer dem Eiapparat diametral entgegengesetzten Stellung im Embryosack der Angiospermen. Die inzwischen bekannt gewordenen, keineswegs seltenen Fälle, in welchen diese Zellen gerade zur Zeit ihrer stärksten Entwicklung nicht mehr diese Stellung einnehmen, könnten das Beibehalten dieses Namens als unberechtigt erscheinen lassen. In ihrer Entwicklungsgeschichte und in ihrem vegetativen Verhalten zeigen sie aber so allgemein eine dem Eiapparat entgegengesetzte Polarität, dafs dieser Name nicht blofs historisch, sondern auch sachlich begründet ist.

Seit Hofmeisters grundlegenden Untersuchungen sind die Antipoden morphologisch immer besser bekannt geworden, insbesondere hat Strasburger ihre Entwicklungsgeschichte klargelegt. Dagegen hat die Frage nach ihrer physiologischen Bedeutung, nachdem eine solche aus mehr theoretischen Gründen lange Zeit einfach abgelehnt wurde, erst durch Westermaier (31) eine erfolgreiche Behandlung erfahren. Seither haben verschiedene Autoren, die in ihren embryologischen Forschungen wieder mehr die Physiologie berücksichtigten, für eine Reihe von Fällen Westermaiers Anschauungen bestätigt. Von solchen Forschern erwähne ich: Osterwalder (23), Goldflus (9), Campbell (4,5), Rosenberg (25), Lloyd (22) und Ikeda (20) mit ihren Spezialarbeiten. Zusammenfassend nehmen Areschoug (1, pag. 4) und Goebel (8, pag. 804) die ernährungsphysiologische Bedeutung der Antipoden, wenigstens bei besonderer Ausbildung, als sicher an und äufsern auch über die Art der Funktion ihre Vermutungen.

Im allgemeinen mufste die anatomisch-physiologische Forschung zur Einsicht führen, dafs ein so konstant auftretender, oft sehr auffälliger und voluminöser Apparat in nächster Nähe des Embryo für diesen selbst nicht ohne Bedeutung sein könne. Ist eine solche für stark entwickelte Antipoden auch bereits vielfach nach-

gewiesen und anerkannt, so glaubte man mancherseits, z. B. Strasburger (27, pag. 310 f.), für wenig entwickelte Antipoden von einer physiologischen Betrachtungsweise absehen zu können. Wenn man aber auch mit Strasburger (l. c.) „die im Embryosack der Angiospermen sich abspielenden Vorgänge“ als „zertheilte (fraktionirte) Prothalliumbildung“ auffafst mit „Arbeitstheilung zwischen den wenigen Zellen, beziehungsweise Kernen der ersten Prothalliumanlage“, so ist doch, auch von diesem vergleichend morphologischen Standpunkte aus, zu vermuten, dafs diese Arbeitsteilung sich nicht nur auf die stark ausgebildeten, sondern auf alle Formen der Antipoden bezieht; denn eine Grenze, wo ihre rein morphologische Bedeutung aufhört und die ernährungsphysiologische anfängt, ist wohl schwer anzugeben. Daran knüpft sich der weitere Gedanke, dafs den verschiedenen Entwicklungsstufen der Antipoden auch eine verschiedene funktionelle Bedeutung zukommt.

Zur Lösung dieser Fragen will die vorliegende Arbeit einen Beitrag liefern. Sie behandelt auf Grund eigener Untersuchungen und mit Verwertung der erreichbaren Literatur die Antipoden im allgemeinen nach ihren verschiedenen Ausbildungsweisen und ihren Beziehungen zu den Verhältnissen und Vorgängen in- und aufserhalb des Embryosackes. Die Antipoden scheide ich nach dem Grade ihrer morphologischen Differenzierung in folgende drei Gruppen aus:

I. die Antipoden als nackte Protoplasten oder lose Zellen,
II. die Antipoden als rundlicher Zellkomplex,
III. die Antipoden als Einzelzellen oder Zellkomplex von langgestreckter Gestalt.

Darnach zerfällt die Arbeit in drei Teile; von diesen behandelt jeder:

A. die Struktur und Funktion des betreffenden Antipodentypus im allgemeinen,
B. die verschiedenen Modifikationen dieses Typus und seine Kombinationen mit den andern Typen,
C. die Beziehungen zwischen den Antipoden und den andern Organen der Samenanlage.

I. Die Antipoden als nackte Protoplasten oder lose Zellen.

A.

In diesen Typus fasse ich alle jene Fälle zusammen, in welchen die als Antipoden bezeichneten Teilungsprodukte des primären Embryosackinhaltes sich nicht zu einem bestimmt geformten Zellkomplex

differenziert haben. Mit dieser Einschränkung können die Antipodenkerne in einer Plasmaansammlung liegen, die sich um die Gesamtheit oder um jeden einzelnen derselben mehr der weniger abgrenzt, jedoch ohne Membranbildung, so dafs sie zusammen mit dem sie umgebenden Plasma als nackte Protoplasten zu bezeichnen sind. Auch jene Fälle, in welchen diese nackten Protoplasten Membranen bilden und somit zu geschlossenen Zellen werden, aber nicht zu einem einheitlichen Komplex sich zusammenfügen, gehören hieher als lose Zellen.

Die Betrachtung der mit dem eben abgegrenzten Antipodentypus auftretenden Verhältnisse und die Würdigung einiger allgemeinen Gesichtspunkte wird zu dem Schlusse führen, dafs wir es hier mit einem physiologisch eigentümlich tätigen Apparate zu tun haben. Der Mangel einer stärkeren Differenzierung der Antipoden selbst, die direkt auf eine bestimmte Tätigkeit derselben hinweisen würde, macht diesen indirekten Weg zur Ermittlung ihrer Funktion notwendig.

Als erstes Beispiel wähle ich die in anderer Beziehung schon oft und gründlich untersuchte *Capsella bursa pastoris*. Wie bereits Guignard (11, pag. 167, Fig. 90—101) dartut, erfolgt hier das Wachstum des Embryosackes schon sehr früh auf Kosten des umgebenden Nucellus. Wenn nach dem dritten Teilungsstadium des primären Embryosackkerns in jedem Ende des schon ziemlich gebogenen Embryosacks vier Kerne vorhanden sind, liegt dieser schon überall dem inneren Integumente an, mit Ausnahme seines unteren, dem Nucellusrest aufliegenden Endes. Der untere Teil dieses Nucellusrestes tritt schon in diesem Stadium durch stärkere und widerstandsfähigere Membranen hervor und bildet die Anlage jenes Gewebepfostens, der später eine Zeitlang, dem Chlorophyllgehalt und den grofsen Kernen nach zu schliefsen, assimilierend und stoffleitend tätig ist (Fig. 1). Beim Vorrücken des Embryos in diese Region wird er dann auch aufgezehrt. Das Wachstum des Embryosackes nimmt nach Konstituierung des Ei- und Antipodenapparates seinen Fortgang nach der Chalaza hin, bis der eben genannte Gewebepfosten erreicht ist (Fig. 2). Die Antipodenkerne befinden sich währenddessen als freie Kerne neben einander in der Plasmamasse und liegen dem Chalazaende des Embryosackes dicht an. Als kugelige Zellen mit irgendwie deutlicher Membran, wie Guignard (l. c.) sie abbildet, sah ich sie bei *Capsella* nie, wohl aber bei *Raphanus raphanistrum* (Fig. 4). Sie bleiben verschieden lang erhalten. In einem Falle (Fig. 2) zeigten sich über dem Gewebepfosten drei kugelige Plasmamassen mit Kernen, sicherlich die Antipoden, während bereits die Embryoanlage aus 4—5 hintereinander

liegenden Zellen bestand. Im allgemeinen scheinen sie bis zur Endospermbildung und bis zum Vorrücken des Embryosackes zum Gewebepfosten auszuhalten.

Jene Verhältnisse und Veränderungen nun, welche in dem geschilderten Entwicklungsgang für unsere Frage besonders in Betracht kommen und auch bei andern untersuchten *Cruciferen,* wie *Raphanus raphanistrum* (Fig. 3—5), *Alliaria officinalis,* einer *Arabis-* und *Iberis-*Spezies ohne Ausnahme auftreten, fasse ich in den Satz zusammen: Das Wachstum und die Inhaltsbereicherung des Embryosackes erfolgt hier durch Auflösung des Nucellus, anfangs während der bekannten ersten Teilungsstadien allseitig, später nur mehr am Chalazaende des Embryosackes, bis der Nucellus schliefslich bei der Endosperm- und Embryoentwicklung vollständig aufgezehrt ist.

Das erste Wachstum der Makrospore auf Kosten des Nucellus und die Auflösung des Nucellus selbst ist unbedingt der Tätigkeit des lebenden Protoplasten der Makrospore zuzuschreiben. Nimmt aber das Wachstum des Embryosackes nach Anlage des Ei- und Antipodenapparates seinen Fortgang und zwar hauptsächlich am Chalazaende des Embryosackes, so sind für diese Vorgänge in dieser Region während einer gewissen Periode keine anderen Agentien vorhanden als die Antipoden. Diese aber entsprechen durch ihre Lage und ihre Konstitution vollständig den Vorstellungen, die wir uns für eine aktive Beteiligung derselben bei derartigen Vorgängen machen müssen. Denn einerseits wissen wir, dafs das Wachstum einer Membran, das zudem noch ein so bedeutendes ist wie hier, nur im Kontakt mit dem lebenden Plasma erfolgt und dafs meistens, wie Haberlandt (16, pag. 104) nachgewiesen hat, „am Orte bevorzugten Wachstums eine gröfsere Plasmaansammlung zu beobachten ist und dafs in derselben der Kern sich befindet“. Bei dem fraglichen bedeutenden Wachstum des Embryosackes ist also die an dieser Stelle befindliche Plasmaansammlung mit ihren drei Kernen, d. h. der Antipodenapparat, sehr wahrscheinlich aktiv beteiligt. Für die Resorption des darunter liegenden Nucellus ist die Absonderung von auflösenden Enzymen nötig. Der Herd ihrer Bildung, die dem Plasma zukommt und wobei, wie Rosenberg (24, pag. 87) für die *Drosera*-Tentakel nachgewiesen hat, auch der Kern beteiligt ist, kann nur die Antipodenmasse sein; denn sie liegt der Resorptionszone unmittelbar an und weist an Kern- und Plasmamasse eine hinlängliche Menge auf.

Inwieweit die durch die Nucellusresorption frei gewordenen Stoffe durch die Antipoden verändert werden, ist nicht zu ermitteln;

wenigstens deuten keine Anzeichen, wie es bei anderen typischen Ausbildungen der Fall ist, auf eine verarbeitende Tätigkeit der Antipoden hin. Entweder geht dieses Material sofort oder erst später bei der Auflösung der Antipoden mit ihnen zusammen in den Embryosackinhalt über.

Was die Ursachen der schliefslichen Auflösung der Antipoden betrifft, so scheint mir aus den Verhältnissen bei *Capsella* und bei anderen Pflanzen hervorzugehen, dafs das sich entwickelnde Endosperm die Antipodenmasse resorbiert.

Von allmählichem Verschwinden der Antipoden zur Zeit der Befruchtung oder Endospermbildung ist in vielen hieher gehörigen Fällen die Rede in den Arbeiten von Balicka-Iwanowska (2, pag. 49, 59, 62), Billings (3, pag. 6, 19, 26, 28, 47, 55, 58), Guignard (10, pag. 141). Der Ansicht, dafs dieses Verhalten physiologisch bedeutungslos sei, kann ich aus zwei Gründen nicht zustimmen.

Erstens ist dieses Verschwinden der Antipoden keineswegs ein Aufgehen derselben in nichts, sondern ein Übergehen in den übrigen Embryosackinhalt, der dadurch einen gewissen Zuwachs erhält. Bei den in Betracht fallenden Stadien bilden aber die Antipoden durch ihren Kern- und Plasmagehalt im Vergleich zum sonstigen Embryosackinhalt einen sehr namhaften Teil desselben. Wenn demnach — was an sich denkbar und nicht ohne tatsächlichen Hintergrund ist — die Antipoden in bestimmten Fällen nur dazu da wären, um mit ihrem Material den für die Keimanlage im Embryosack aufgespeicherten Nahrungsvorrat zu vermehren, so ist ihre Funktion schon bedeutend genug, um ihre Bildung und zugleich ihr Stehenbleiben auf der untersten Differenzierungsstufe zu erklären.

Zweitens sind die Antipoden lebende Protoplasten, in denen immerhin, auch bei kleinster Dimension, ein gewisser Stoffwechsel und Stoffverbrauch stattfindet, wofür sie ihrer Nachbarschaft, d. h. dem Embryosack und seiner nächsten Umgebung, Stoffe entziehen und dadurch dem Zwecke der Embryoernährung entfremden; und das ist um so mehr der Fall, je gröfser und dauerhafter sie sind. Bei unserer Kenntnis vom Zusammenwirken der verschiedenen Einrichtungen für die Embryoernährung erscheint es als ausgeschlossen, dafs inmitten derselben ein Organ durch seine Schmarotzertätigkeit dem Zwecke der anderen entgegenwirke, dagegen als höchst wahrscheinlich, dafs auch dieses Organ mit seinem Inhalt und seiner schmarotzerähnlichen Tätigkeit irgendwie im Dienste der Embryoernährung stehe.

Dafs und wie letzteres der Fall ist, wird im folgenden noch weiter dargetan; dafs speziell bei *Capsella bursa pastoris* und den sich gleich verhaltenden übrigen *Cruciferen* die Tätigkeit der Antipoden für das Wachstum und die Bereicherung des Embryosackes von positiver Bedeutung ist, geht aus den obigen Darlegungen hervor.

Hauptsächlich tritt ihre resorbierende Wirkung, die Auflösung des Nucellus hervor, und diese auflösende Tätigkeit ist es, die ich, vorläufig für die behandelten Beispiele, als die diesem ersten Typus der Antipoden vorwiegend eigene Funktion bezeichne. In dieser Hinsicht finden die Antipoden ein physiologisches Analogon in gewissen animalischen Zellen, den sogenannten Osteophagen, unter deren Einwirkung z. B. schon angelegte Knochenbälkchen in der Markhöhle des wachsenden Knochens sich auflösen. An die auflösende Tätigkeit der Antipoden schliefst sich, weniger hervortretend, ihre Beteiligung beim Wachstum der Embryosackmembran, sowie bei der Aufnahme und eventuellen Verarbeitung der durch die Resorption gewonnenen Stoffe an.

Da diese Schlüsse zunächst nur für die untersuchten *Cruciferen* gelten, so erübrigt noch der Nachweis, dafs sie auch für ähnliche Ausbildungsformen der Antipoden zutreffen. Wie schon angedeutet wurde, zeigen die Antipoden nicht in allen hieher zu zählenden Fällen dieselbe Entwicklung. Ich gehe daher zur Besprechung einiger Modifikationen dieses Typus über.

B.

An der unteren Grenze der innerhalb dieses Typus möglichen Variation dürften sich jene Antipoden befinden, die alsbald nach den sie produzierenden Teilungsvorgängen der Auflösung anheim fallen, während an der oberen Grenze zweierlei Modifikationen möglich scheinen. Einerseits können die Antipoden, nachdem sie eine Zeitlang auf dem diesem Typus angehörigen Differenzierungsgrade aushielten, sich zu einem der anderen Typen weiter differenzieren, anderseits ist es denkbar, dafs sie in ihrer Ausgestaltung auch Merkmale anderer Typen aufweisen und so eine gleichzeitige Kombination mehrerer Typen darstellen. Zum gröfseren Teil waren es in der Literatur erwähnte Beispiele, welche die Aufstellung dieser Modifikationen veranlafsten.

Als Beispiel für eine kurze Lebensdauer und minimale Ausbildung der Antipoden können im allgemeinen diejenigen der *Orchideen* gelten, über welche sich in Strasburgers Schriften zerstreute Angaben finden. In der befruchtungsfähigen Samenanlage ist bei

dieser Familie der Nucellus gänzlich verschwunden; seine Resorption mufs auf die Tätigkeit des schon mehr oder weniger differenzierten Makrosporeninhaltes zurückgeführt werden. Zur Zeit der Befruchtung sind nach Strasburger (29, pag. 200) „die Gegenfüfslerzellen nicht mehr zu sehen, an ihrer Stelle findet sich stark lichtbrechende Substanz, in der drei schwer nachweisbare Kerne liegen". An der Auflösung der Antipoden dürfte der noch intakte sekundäre Embryosackkern beteiligt sein, mit dem sie durch Plasmastränge in Verbindung stehen und der ihnen mittelst derselben Nahrung entzieht, um bald ohne sich zu teilen selbst zu verschwinden. Bei der raschen, aber geringen Entwicklung, welche der *Orchideen*-Embryo innerhalb der Mutterpflanze durchmacht, „reichen die im Embryosack schon vorhandenen Stoffe für dessen Fertigstellung der Hauptsache nach aus" (27, pag. 296, vgl. oben pag. 217) und es kommt nicht zur Endospermbildung.

Ähnlich wie bei *Capsella bursa pastoris* erfolgt die Vergröfserung des Embryosackes durch Nucellusresorption bei der von Guignard untersuchten Familie der *Papilionaceen,* insbesondere bei der Gruppe der *Vicieen* (10, pag. 54). Es ist eine Bestätigung meiner Ansicht, dafs auch bei diesen wie bei *Capsella* mit der Auflösung des Nucellus eine Ausbildung der Antipoden in Form nackter Protoplasten oder loser Zellen zusammentrifft. Wenn auch bei manchen Spezies genauere Angaben über die Struktur der Antipoden fehlen, so müssen sie doch dem ersten Typus zugeteilt werden. Dazu nötigen sowohl die Abbildungen als auch die allgemeine Charakteristik derselben in den Conclusions Guignards (10, pag. 141). Dort hebt er besonders ihr Verschwinden vor der Befruchtung hervor und weist ihnen gegenüber auf die Gröfse, längere Dauer und stärkere Membran der Antipoden bei den *Mimosaceen* und *Caesalpiniaceen* hin. Diese letzteren zeigen aber auch in der Entwicklung des Embryosackes und des Nucellus ein anderes Verhalten.

Aufser diesem Analogieschlufs aus den ähnlichen Verhältnissen bei *Cruciferen* und *Papilionaceen* sprechen für die auflösende Tätigkeit der Antipoden noch andere von Guignard angeführte Tatsachen. Aus der von ihm in Text und Figuren gegebenen Entwicklungsgeschichte des Embryosackes hebe ich folgendes heraus. Vor der ersten Teilung des primären Kerns erreicht einerseits der Embryosack durch Verdrängung der anderen Descendenten des Archespors eine gewisse Gröfse und andererseits nimmt der Nucellus während dieser Zeit durch Wachstum besonders an der Basis an Länge zu [vgl. z. B. *Cy-*

tisus laburnum (10, pag. 74, Fig. 103), *Ononis* (10, pag. 87)]. Zur Zeit der Befruchtung ist aber der Nucellus ganz oder bis auf wenige Reste resorbiert. In die Zwischenzeit fällt das gröfste Wachstum des Embryosackes und ist am ergiebigsten in der Zeit von der Bildung der Antipoden bis zu ihrem Undeutlichwerden. Für *Cytisus laburnum* z. B. beträgt in dieser Zeit die Längenzunahme des Embryosackes $^{11}/_{31}$ seiner Gesamtlänge (10, Fig. 103—107), in ungefähr derselben Zeit bei *Lupinus polymorphus* $^{7}/_{26}$ (10, Fig. 147—150), bei *Lupinus pilosus* $^{7}/_{11}$ (10, Fig. 177—179), bei *Medicago arborea* $^{14}/_{27}$ (10, Fig. 193—194). Dafs dieses Wachstum zum gröfsten Teil auf die Resorption des Nucellus zurückzuführen ist, ergibt sich aus den Worten und Zeichnungen Guignards. Für *Cytisus laburnum* z. B. schreibt er: „L'agrandissement du sac embryonnaire se produit à la base au dépens du tissu du nucelle“ (10, pag. 75). Dasselbe gilt für *Anthyllis tetraphylla* (10, pag. 85), *Orobus angustifolius* (10, Fig. 70, 72), *Lupinus pilosus* (10, Fig. 177, 179).

Das Wachstum des Embryosackes vollzieht sich demnach hauptsächlich durch Resorption des Nucellus an der Basis und zwar während des Vorhandenseins der Antipoden an dieser Stelle. Ihnen mufs daher wie bei *Capsella* die Auflösung des Nucellus zugeschrieben werden.

Das Verschwinden der Antipoden setzt Guignard an verschiedenen Orten (10, pag. 54, 75) zur vollständigen Resorption des Nucellus in Beziehung und macht es in einer anderen Arbeit (11, pag. 200) von letzterer abhängig. Was den Grund ihres Verschwindens betrifft, so ist schwer ersichtlich, wie die Resorption des Nucellus, die ihr Werk ist, dasselbe verursache. Bei *Lupinus polyphyllus* nehmen die Antipodenkerne an der Gröfsenzunahme der übrigen Schwesterkerne im Embryosack teil, fallen dann aber, wie Guignard (10, pag. 100) andeutet, unter dem Einflusse und jedenfalls zugunsten der in Vereinigung und im Wachstum begriffenen Polkerne der Auflösung anheim. In dieser Andeutung scheint auch für das Verschwinden der Antipodenkerne bei den übrigen *Papilionaceen* das Richtige getroffen zu sein.

Die bisherige Betrachtungsweise, auf die Untersuchungen von Billings (3) angewendet, führt zu einem ähnlichen Resultat bezüglich der hieher gehörigen Spezies aus den Reihen der *Gruinales, Primulinae, Contortae* und *Tubiflorae.* Im allgemeinen spricht für die resorbierende Funktion der Antipoden schon der Umstand, dafs auch hier durchgehends mit ihrer typischen Ausbildung als nackte

Protoplasten oder lose Zellen eine namhafte gleichzeitige Resorption des Nucellus zusammentrifft. Im einzelnen dürfte bereits die nähere Besprechung des ersten Beispiels an der Hand von Billings' eigenen Angaben die Rolle der Antipoden in einem anderen Lichte erscheinen lassen, als er sie (3, pag. 65) zusammenfassend darstellt. In der dort (3, pag. 6—10) gegebenen Entwicklungsgeschichte der Samenanlage von *Linum austriacum* lassen sich vier Stadien unterscheiden. Bis zur Befruchtung wird der Nucellus innerhalb des Tapetums fast ganz resorbiert. An der Resorptionsstelle, ziemlich weit vom sekundären Embryosackkern entfernt, befinden sich im Plasma eingebettet die Antipodenkerne. Nach der Befruchtung „löst die Basis des Embryosackes die darunter liegenden Zellen des Leitungsgewebes gegen die Basis des jungen Samens immer mehr auf" (3, pag. 7, Fig. 2). Wodurch wird diese Auflösung bewirkt? Die Basis des Embryosackes kann das, wie auch im vorigen Stadium, nur vermittelst aktiver Zellen. Als solche sind hier allein die Antipoden bis zur Endospermentwicklung zugegen. In einem dritten Stadium befinden sich einige freie Endospermkerne nahe der Basis des nunmehr durch eine Einschnürung ziemlich isolierten unteren Embryosackteiles. „Das durch die Auflösung der oberen Zellen des Leitungsgewebes bedingte Wachstum des Embryosackes hört aber mit der Abschnürung auf" (3, pag. 9). Dieses Leitungsgewebe wird schliefslich in einem letzten Stadium von dem normal ausgebildeten Endosperm des oberen Embryosackteiles erreicht und aufgelöst. Ähnlich verhalten sich die übrigen *Linum*-Arten, nur mit dem Unterschiede, dafs der Embryosack besonders im unteren Teile enger, mehr haustorienartig ist und dafs die vier Entwicklungsstadien sich nicht so deutlich voneinander abheben.

Die zahlreichen von Billings aus den oben angeführten Reihen untersuchten Spezies zeigen hauptsächlich zwei Modifikationen. Bei der Mehrzahl derselben ist der Nucellus zur Zeit der Befruchtung ganz oder bis auf einen kleinen Rest an der Basis aufgezehrt. Um diese Zeit oder bald nachher verschwinden auch die Antipoden. Es zeigen sich also wieder dieselben Beziehungen zwischen den Antipoden und der Nucellusresorption. Besonders deutlich treten diese zutage in dem sehr langgestreckten Embryosack von *Phlox Drummondi, Myoporum serratum, Globularia cordifolia*, *Scaevola attenuata*, bei denen die Entfernung der Antipoden an der Resorptionsstelle vom übrigen Sackinhalt eine recht beträchtliche ist. Bei der anderen Gruppe, den *Geraniaceae, Plumbaginaceae* und *Caprifoliaceae*, ist zur Befruchtungszeit noch ein Viertel bis über die Hälfte des Nucellus

erhalten. Aber auch bis dahin hat sich der Embryosack hauptsächlich an der Basis durch Resorption des Nucellus vergröfsert. Erst spät wird der Rest des Nucellus vollständig aufgelöst, wenn die anfänglich schwache Endospermbildung wieder stärker geworden ist.

Ein ungewöhnliches Vorkommen mehrerer Antipoden bleibt noch zu besprechen. Bei *Stackhousia monogyna* erfahren nämlich die drei Antipodenkerne weitere Teilungen, die zudem direkte zu sein scheinen. Die Antipoden bewahren jedoch ihren Charakter als lose Zellen und befinden sich zur Zeit der Befruchtung in einer Vertiefung an der Basis des Embryosackes. Was entgegen der Äufserung Billings' (3, pag. 26) auf eine physiologische Bedeutung derselben hinweist, ist folgendes: Auch hier wird der Nucellus vor der Befruchtung bis auf eine peripherische Schicht resorbiert und gerade die Vertiefung unter den Antipoden läfst sich nur als durch sie verursacht erklären. Ihre grofse Zahl dürfte in Beziehung stehen mit dem sehr starken Gefäfsstrang des Funiculus, durch dessen reichliche Nahrungszufuhr zum Embryosack die „vegetative" Vermehrung der Antipoden mitbedingt wäre. Auch der Umstand, dafs sie mit der Bildung des Endosperms absorbiert werden, während sonst keine besonderen Ernährungseinrichtungen vorhanden sind, läfst ihre gröfsere Zahl und ihren dadurch reicheren Stoffgehalt zweckmäfsig erscheinen.

In bezug auf Zahl und Ausbildung der Antipoden verhält sich die Gattung *Gunnera* ähnlich. Schnegg, der sie neuerdings untersuchte, vermutet selbst (26, pag. 205), dafs die Antipoden in irgend einer Beziehung zur Endospermbildung stehen, die hier ausschliefslich an der Basis des Embryosackes erfolgt.

Wenn gröfseren Anforderungen eine numerisch stärkere Ausbildung entspricht, wie dies in den genannten Fällen zutrifft, so erhebt sich die Frage: Gibt es nicht auch Fälle, in welchen beim Zurückgehen der Anforderungen an die Antipoden diese auch unter der Normalzahl zurückbleiben? Es wäre das möglich durch ein früheres Aufhören der Teilungen, aus denen sonst drei Antipoden hervorgehen, oder durch minimale Ausbildung oder baldige Auflösung einiger der Kerne. Die Untersuchung zweier Gattungen, *Potamogeton* und *Torenia,* ergab dafür Anhaltspunkte.

Die Teilungsvorgänge führen bei *Potamogeton foliosus* nach Wiegand (35) zu drei kleineren Antipodenkernen und einem vierten, viel gröfseren. Bei *Potamogeton natans* und *crispus* gelang es mir nicht, neben dem einen grofsen Antipodenkern noch andere, kleinere zu beobachten. Jener ist durch Plasmastränge mit dem Eiapparat in

Verbindung und erhält sich ziemlich lange. Für *Potamogeton,* wie für *Ruppia, Zanichellia* und *Zostera* gibt schon Hofmeister (19, pag. 692) die Verdrängung des Nucellus durch den Embryosack an. Bei *Zostera marina* schliefst Rosenberg (25, pag. 10) aus der Menge und Anordnung des Chromatins in den hier normal vorhandenen drei Antipodenkernen auf ihre ernährungsphysiologische Tätigkeit, ohne indes die Art derselben zu untersuchen. Die Verdrängung des Nucellus seitlich vom Embryosack, das starke Längenwachstum dieses letzteren und die in Fig. 25 daselbst dargestellte Beschaffenheit des Nucellus an der Basis des Embryosackes machen die resorbierende Tätigkeit der Antipoden wahrscheinlich, jedoch mit Hinneigung zu den folgenden Typen. Ohne auf Einzelheiten einzugehen, die vielfach der Nachuntersuchung bedürfen, führe ich noch von den *Monokotylen* als zum I. Antipodentypus gehörig an: *Alisma Plantago* und *Scheuchzeria palustris* (19), *Aloë ciliaris* (12, pag. 151), *Yucca gloriosa* (12, pag. 149), *Tulipa Gesneriana* (7).

Ein Beispiel für das Vorkommen einer Antipode und für die spätere Weiterdifferenzierung derselben bietet *Torenia.* Ich untersuchte zwei nicht bestimmte Spezies dieser Gattung von Java und gelangte bezüglich späterer Stadien zu Ergebnissen, die von denen Balicka-Iwanowskas (2) abweichen. Die jüngsten untersuchten Stadien zeigten den Nucellus schon aufgezehrt, den Embryosack zuerst gleichmäfsig schlauchförmig (Fig. 24), dann durch optisch deutlich hervortretende Tapetenzellen, die nur einen engen Durchgang offen lassen, in zwei Teile geschieden (Fig. 26). Bei der einen Spezies ragt der Embryosack über die Mikropyle hinaus (Fig. 25), bei der andern erreicht der sich zuspitzende Eiapparat nur selten die Mikropylenmündung. Der untere Teil des Embryosackes ist eng, stielförmig und unterhalb der Einschnürungszellen von ähnlichen, aber weniger deutlich hervorstechenden Tapetenzellen umgeben. Es ist dies die Anlage der Epithelzellen, die später den kugelig erweiterten unteren Embryosackteil umhüllen, während über denselben die Einschnürungszellen sich bis in die letzten Stadien unverändert erhalten (Fig. 27). In dem stielförmigen unteren Teil ist ein freier Antipodenkern in nicht immer gleicher Höhe zu sehen. Von einem zweiten und dritten Kern bemerkte ich nur selten und nur in jüngeren Samenanlagen undeutliche Spuren. In Übereinstimmung damit wird die Angabe: „Des trois cellules antipodiales une seule subsiste“ (2, pag. 54) dahin zu deuten sein, dafs die Einzahl der Antipoden auf die Degeneration der zwei andern, anfangs ebenfalls vorhandenen, zurückzuführen ist.

Physiologisch betrachtet dürfte diese eine Antipode für die Resorption des sehr schmächtigen Nucellus genügen, indes die andern nicht gebildet oder bald nach ihrem Entstehen dem übrigen Embryosackinhalt einverleibt werden. — Wie aus den Figuren 25—27 ersichtlich ist, wächst der Chalazateil der kampylotropen Samenanlage stark, das enge Ende des Embryosackes streckt sich in die Länge, erweitert sich unter den Einschnürungszellen und läuft nach unten wieder spitz in das Chalazagewebe zu. In diese trichterförmige Vertiefung zieht sich der Antipodenkern zurück. Bald zeigt sich das ihn begleitende Plasma nach oben mit einer Membran abgegrenzt, die dann später auch in der Verengerung deutlich wird. So ist die Antipode zu einem keulenförmigen Gebilde geworden, an dem sich die rundliche Blase und der stielförmige Fortsatz derselben unterscheiden lassen. Von den übrigen Verhältnissen an und neben dieser also differenzierten Antipode ist im III. Teil die Rede.

Auf eine nähere Besprechung der Kombinationen dieses Typus mit andern Typen der Antipoden kann ich vor der Behandlung dieser selbst nicht eingehen.

C.

Aus dem Bisherigen dürfte sich für die Antipodenforschung als Grundsatz ergeben, dafs die Antipoden zur Feststellung ihrer Bedeutung nicht ohne Berücksichtigung der übrigen Teile der Samenanlage betrachtet werden dürfen. Teils zur Zusammenfassung, teils des Zusammenhangs wegen sind hier noch einige Beziehungen der Antipoden zu andern Organen der Samenanlage zu erörtern.

Vorerst ist die Stellung der Antipoden in der Gesamtentwicklung des Embryosackes zu beachten. Mit dem zunehmenden Wachstum des Embryosackes machen sich immer höhere Anforderungen bezüglich der Nahrungszufuhr geltend. In den Einrichtungen hiezu läfst sich daher ein stufenweises Fortschreiten wahrnehmen. Als Beleg verweise ich auf *Capsella bursa pastoris*. In einer ersten Periode besorgen die Antipoden die Erweiterung und Ernährung des Embryosacks durch die Resorption des Nucellus; mit der Entwicklung der Keimanlage übergeben sie gewissermafsen ihre Tätigkeit mit ihrem Inhalt dem Endosperm, das seinerseits später dem mächtig entwickelten und in die Chalazagegend vorrückenden Embryo weicht, der nun stark genug ist, sich selbst seine Nahrung zu verschaffen. Eine ähnliche Stufenleiter zeigen, wie schon genügend ausgeführt wurde (pag. 221), die meisten von Billings untersuchten Pflanzen.

Neue Gesichtspunkte eröffnen jene Pflanzen, deren Embryosack sich nicht mit der Aufnahme der durch die Nucellusresorption gewonnenen oder durch andere Organe zugeführten Stoffe begnügt, sondern vorhandene, aber entferntere Nahrungsvorräte selbst aufsucht durch sogenannte Haustorienbildung. Beispiele dafür, dafs auf die resorbierende Tätigkeit der Antipoden endospermale Haustorien folgen, bieten schon *Linum, Myoporum, Lobelia* (3, pag. 10, 37, 55), besonders aber die *Scrofulariaceen* und *Plantaginaceen* (2). Balicka-Iwanowska schliefst zwar: „Les antipodes . . . semblent avoir une fonction transitoire“ (2, pag. 58), indessen erscheint die immerhin vorhandene Funktion bei näherem Zusehen nicht immer blofs vorübergehend und läfst sich bestimmter erfassen.

Für die resorbierende Tätigkeit der Antipoden von ihrem Entstehen an spricht im allgemeinen das Verschwinden des Nucellus, meistens schon vor der Befruchtung. In einzelnen Fällen tritt diese Funktion und ihre Beziehung zur ganzen Samenanlage noch deutlicher hervor. Bei *Pedicularis palustris* befindet sich unter der Basis des Embryosackes „une colonne cylindrique compacte servant de prolongement au sac embryonnaire“ (2, pag. 56). Die Antipoden sind während der Resorption dieser Nucellussäule an der Auflösungsstelle. Dafs sie die Resorption besorgen, lehrt überdies ein Blick auf die Figuren (2, Fig. 34, 35) sowie der Vergleich der zwei Textstellen: „Le sac se developpe dans la direction chalazienne au dépens du nucelle . . . pour former un haustorium“ (2, pag. 57) und: „Les antipodes sont très prononcées et persistent jusqu'à la formation complète du haustorium chalazien“ (2, pag. 59). Mit fast denselben Worten erwähnt die Autorin (2, pag. 50) auch für *Linaria cymbalaria* diese Ausdauer der Antipoden. Läfst schon dieser enge Anschlufs der Haustorien an die Antipoden mehr als ein zeitliches Nacheinander vermuten, so sind für einige Fälle bestimmte Beobachtungen vorhanden, welche zeigen, dafs die Antipoden nach der Nucellusresorption auch an der Bildung des Chalazahaustoriums sich beteiligen, was sich dann auch in ihrem vom I. Typus abweichenden Bau ausdrückt. Auf irgend eine „haustoriale“ Tätigkeit deutet schon die Übereinanderstellung der Antipoden im zugespitzten Embryosack hin, z. B. bei *Linaria cymbalaria* (2, Fig. 16), bei den verschiedenen *Plantago*-Spezies (2, Fig. 45—54), bei *Klugia Notoniana* (2, Fig. 38). Auch *Torenia* gehört hierher. Für *Martynia bicolor* und *Campanula rotundifolia* spricht dies die Autorin selbst aus (2, pag. 60, 64). Die letzten Beispiele verweisen bereits auf eine höhere Differenzierung

der Antipoden und auf Übernahme einer Funktion durch dieselben, die bei den meisten von Balicka-Iwanowska und Billings untersuchten Pflanzen durch Endospermhaustorien ausgeübt wird.

Angesichts dieser Erscheinung mufs schon jetzt die Frage aufgeworfen werden: Ist eine wechselseitige Beziehung zu erkennen zwischen dem Ausbildungsgrade und der Funktion der Antipoden einerseits und dem Auftreten und der Funktion anderer Organe anderseits? In Beziehung auf den ersten Antipodentypus lautet die Frage: Kommen mit ihm zusammen eigentümliche Ernährungseinrichtungen für den Embryo vor, die zu den höheren Antipodentypen Beziehungen zeigen? Es ist klar, dafs die Bejahung dieser Frage und die nähere Erforschung solcher korrelativen Einrichtungen für die Kenntnis der Embryoernährung überhaupt und der Bedeutung der Antipoden im Organismus derselben von Wichtigkeit ist. Denn dann würde sich ergeben, dafs im Dienste des Embryos immer gewisse Funktionen und Apparate nötig sind, die bald von den einen, bald von den anderen morphologischen Gliedern besorgt werden. Für die Antipoden müfste man, wenn sie mit solchen analogen Organen in funktionell bedeutsamen Merkmalen übereinstimmen, auf eine gleiche Funktion schliefsen. Der Vergleich der Vertreter des I. Antipodentypus mit denen der zwei folgenden Typen spricht entschieden für die Bejahung der obigen Frage.

Welche Organe bei den von Balicka-Iwanowska und Billings untersuchten Pflanzen neben und nach den Antipoden die Ernährung des Embryo besorgen, haben wir oben (pag. 225) zum Teil gesehen. Bei anderen Pflanzen des I. Typus erfährt der Suspensor eine besondere Ausbildung, z. B. bei den *Geraniaceen,* bei denen ihm Billings (3, pag. 21) die doppelte Funktion eines Saug- und Leitorgans und eines Nährgewebes zuschreibt, dann auch bei *Potamogeton*, *Alisma, Capsella* und den *Papilionaceen.*

Umgekehrt sind bei den Hauptvertretern des II. Antipodentypus, den *Ranunculaceen, Gramineen, Mimosaceen,* solche beim I. Typus gewöhnliche Einrichtungen nicht vorhanden, und mit den Antipoden des III. Typus treten sie vielfach in Kombinationen und unter Verhältnissen auf, die wieder auf die Bedeutung der Antipoden hinweisen.

Diese weit verbreiteten Wechselbeziehungen im Vorhandensein und in der eigentümlichen Beschaffenheit der Antipoden und der anderen Ernährungsorgane werden in den folgenden Teilen jeweilen noch näher behandelt werden.

II. Die Antipoden als rundlicher Zellkomplex.

A.

Was den II. Antipodentypus vom ersten unterscheidet, ist der innige Zusammenhang der mit deutlicher Membran versehenen und untereinander verwachsenen Zellen. So bilden sie einen Zellkomplex. Indem die einzelnen Zellen gleichmäfsig ohne Bevorzugung einer bestimmten Richtung sich entwickeln und aneinander lagern, bildet das Ganze einen rundlichen Komplex ebensolcher Zellen. Hierin liegt der Hauptunterschied gegenüber dem III. Antipodentypus. Es fragt sich nun, ob dem so abgegrenzten Typus auch eine besondere physiologische Bedeutung zukommt und welcher Art diese ist.

Dafür, dafs den Antipoden auch bei dieser Ausbildung eine wirkliche Funktion im Dienste des Embryos obliegt, gelten fürs erste dieselben Gründe allgemeiner Art, wie sie für den I. Typus angegeben wurden (pag. 217). Das Gewicht dieser Gründe wird um so gröfser, da bei der stärkeren Entwicklung der Antipoden auch ihre Tätigkeit und damit ihre nützliche oder schädliche Einwirkung auf ihre Umgebung nachhaltiger und von längerer Dauer ist. Zunächst mufs zur Begründung dieses Typus der Beweis erbracht werden, dafs seine Funktion von derjenigen des I. Typus verschieden ist.

Abgesehen davon, dafs schon die morphologische Verschiedenheit auf eine verschiedene Funktion hinweist, ergibt sich der Beweis nach der negativen Seite hin aus dem Vergleich der beiderseitigen Verhältnisse. Diese lassen sich für den II. Typus in den Satz zusammenfassen: Der Embryosack vergröfsert sich, besonders so lange die Antipoden aktiv hervortreten, nicht durch Resorption des Nucellus, sondern fast ausschliefslich nur durch Wachstumsvorgänge im umgebenden Nucellus, der im wesentlichen immer erhalten bleibt. Am klarsten fand ich diese Verhältnisse bei den *Ranunculus*-Arten.

Zur Zeit der Anlage des Antipodenapparates nimmt der Embryosack das obere Dritteil des Nucellus ein und ist seitlich von 2—3, an der Kernwarze von 3—4 Zellagen bekleidet (Fig. 7). Eine axiale Gruppe Nucelluszellen, auf der das untere Ende des Embryosackes aufliegt, hebt sich bereits in diesem Stadium durch die Zellwände optisch scharf von der Umgebung ab und ist jetzt schon gegen lösende Reagentien widerstandsfähiger. Die Ausdehnung des Embryosackes in die Länge und Breite erfolgt nun keineswegs unter Auflösung der anliegenden Nucellusschichten, sondern unter allgemeinem starken Wachstum durch Zellvermehrung und Streckung in der Längsrichtung der Samenanlage. Eine resorbierende Tätigkeit der Antipoden ist

auch später, wenn sie ihre höchste Entwicklung erreicht haben, durch den Ort und die Art ihrer Anheftung ausgeschlossen. Das Wachstum des Embryosackes und der Samenanlage ist nämlich nicht überall ein gleichmäfsiges, besonders nicht bei *Ranunculus acer* und *bulbosus*. Zuerst erhebt sich die direkt unter den Antipoden befindliche Zellgruppe, postamentartig die Antipoden tragend, in den Embryosackraum hinein. Nahe liegt es, die Ursache davon in der Resorption des Nucellus um dieses Postament herum zu suchen. Ausgesprochene Anzeichen liegen aber dafür nicht vor; das Emporheben des Postaments scheint vielmehr durch Zellvermehrung unterhalb desselben in der Chalaza verursacht, wofür auch das Aussehen des Postamentes und die gestreckten an dasselbe seitwärts ansetzenden Nucelluszellen sprechen. Bei *Ranunculus acer* erweitert sich nun der Embryosack derart einseitig auf der der Raphe gegenüberliegenden Seite, dafs die Antipoden auf ihrem Postamente bald eine vollständig seitliche Stellung einnehmen (Fig. 9, 10). Der Nucellus verschwindet dabei nicht, sondern ist ringsum, auch um die bauchige Vertiefung des Embryosackes, vorhanden, nur erscheint er im Verhältnis zum Durchmesser der Embryosackhöhle viel dünner als früher. Das Postament mit den blasigen Antipoden kommt, der Mikropyle zugeneigt, im weiteren Verlauf des Wachstums an die Grenze des oberen, verschmälerten Drittels des Embryosackes zu stehen. Bei *Ranunculus auricomus* ist das Wachstum des Embryosackes etwas gleichmäfsiger, daher bleiben die Antipoden auf ihrem hohen kegelförmigen Postament ziemlich mitten im Grunde des Embryosackes (Fig. 8). In diesem Stadium ist derselbe schon mit Endosperm gefüllt, und diesem ist, wenn überhaupt vorhanden, eine Resorption des Nucellus um das Postament zuzuschreiben.

Die gleichen Wachstumsverhältnisse wiederholen sich bei den unter B dieses Teiles zu behandelnden *Gramineen* und ebenso bei den von Guignard geschilderten *Mimosaceen* und *Caesalpiniaceen*. Den Gegensatz der letzteren zu den *Papilionaceen* machen die dortigen schematisierten Figuren klar, z. B. von *Acacia* (10, Fig. 11), *Cercis* (10, Fig. 50), *Cassia* (10, Fig. 51). In früheren Stadien, während der Entwicklung des Embryosackes vor und kurz nach der Befruchtung, umgibt der Nucellus denselben noch überall, ermöglicht dessen Vergröfserung durch eigenes Wachstum und verschwindet erst sehr spät (vgl. 10, pag. 28, 37, 45, 47). Während der Dauer der Antipoden findet also nicht Resorption, sondern Wachstum des Nucellus statt.

Ich gehe nun zur positiven Ermittelung der Funktion dieses Antipodentypus über an Hand desselben Beispiels, der *Ranunculaceen*. Der Embryosack derselben erreicht, bevor es zur Bildung des fertigen Endosperms kommt, eine bedeutende Gröfse. Es mufs also in demselben für dieses Wachstum und für das zu bildende Endosperm ein reicher Vorrat an Bildungsstoffen teils zum voraus angehäuft, teils während der Anlage des Endospermgewebes neu beschafft werden. Da eine entsprechende Stoffgewinnung durch Resorption ausgeschlossen ist, wird der Bezug dieser Stoffe von aufsen notwendig. Nach den Verhältnissen, welche die Samenanlagen hier zeigen, mufs dieser bedeutende Nahrungsstrom zum gröfsten Teil durch die Antipoden gehen. Da der Nucellus bei sämtlichen untersuchten *Ranunculaceen*, wie für diese und andere Pflanzen bereits von Westermaier (31) und Osterwalder (23) nachgewiesen wurde, schon frühe überall von cuticularisierter Membran überzogen ist, kann der Nahrungsstrom nur von der Chalaza her in denselben gelangen. Über der Endverzweigung des starken Raphegefäfsstranges in der Chalaza sind die Zellen vielfach sehr inhaltreich, können daher nach dem Vorgange Billings' (3, pag. 4) als Nährgewebe bezeichnet werden. In jüngeren Stadien kommt die später zum Postament entwickelte Zellgruppe der Abgangsstelle des Integumentes nahe (Fig. 7), nimmt infolge dessen den von der Chalaza aufsteigenden Nahrungsstrom auf und leitet ihn der Basis des Embryosackes zu, die hier noch ganz von den Antipoden eingenommen wird. In älteren Stadien kommt auch ein Ring des übrigen Nucellus mit der Basis des Embryosackes in Berührung (Fig. 8, 9), es deuten aber keine Anzeichen darauf hin, dafs dem Embryosack von hier aus Nahrung zugeführt werde. Die Natur der Postamentzellen stimmt immer mit ihrer Aufgabe überein, insofern die scharf konturierten Zellmembranen zwar widerstandsfähiger, aber nicht cuticularisiert sind, da sie sich in konz. H_2SO_4 lösen. Überdies scheinen nur die am Aufsenrand des freien Postamentes befindlichen Zellen stärkere Membranen zu besitzen, ihrem mechanischen Zwecke entsprechend, während die mehr zentralen zarter sind.

Es liegen auch im Embryosack selbst Merkmale vor, die auf die Antipoden als Vermittler der Nährstoffe hinweisen. Schon in jungen Embryosäcken steht der Eiapparat und Embryosackkern mit dem Antipodenapparat durch eine breite Plasmabrücke in Verbindung. Damit ist eine ununterbrochene Leitungsbahn von der Chalaza bis zur Embryoanlage hergestellt. In der Nähe der Antipoden kommen

auch häufig zur Zeit der Endospermbildung gröfsere Stoffansammlungen vor, darin fand ich öfter bei *Anemone* und *Ranunculus* und anderwärts den Embryosackkern, was Hegelmaier auch bei *Caltha palustris* (18, pag. 21) und Guignard bei *Nigella damascena* (15) gesehen hatte. Mitunter erfolgen auch die ersten Teilungen des Endospermkerns in dieser Gegend, z. B. bei *Eranthis hiemalis* (18, pag. 71), *Aconitum napellus* (23, pag. 27).

Dafs die im Endosperm aufgespeicherten Stoffe hauptsächlich durch die Antipoden hineingelangt sind, beweist auch eine Erscheinung im fertigen Endosperm von *Ranunculus acer*. In diesem Stadium befindet sich die Chalaza seitlich im oberen Drittel der Samenanlage und stellt zwischen den cutinisierten Integumenten die einzige enge Durchlafsstelle dar. Von dem Antipodenpostamente aus laufen die Zellen des festen Endospermgewebes in Kurven sowohl gegen den Embryo an der Mikropyle als gegen den weiten Grund des Embryosackes fächerförmig auseinander (Fig. 10). Die Antipoden selbst sind gleichzeitig nicht mehr zu sehen, wohl aber in etwas früheren Stadien. Diese fächerartige Anordnung der Endospermzellen geht also von jener Stelle aus, welche die im Innern abgelagerten Stoffe notwendig passieren müssen und entspricht selbst den Bahnen des im Embryosack sich verteilenden Nahrungsstromes. Dieser geht also bis in die letzten Stadien durch die Antipoden.

Ist aber mit dieser Einschiebung der Antipoden in den Nahrungsstrom nicht eine Hemmung und zeitweilige zweckwidrige Verwendung desselben gegeben? Gewifs, wenn die Antipoden nichts anderes als nur Durchgangspunkte der Stoffe sind. Diese Konsequenz, verbunden mit positiven Merkmalen, führte mich zur bestimmten Überzeugung, dafs den Antipoden nicht blofs die Übermittlung, sondern auch die letzte Verarbeitung und Zubereitung der Nahrungsstoffe für den Embryosack zukommt. Daraufhin versuchte ich es auch, die Art und Weise dieser verarbeitenden Tätigkeit zu ermitteln. Die diesbezüglichen Untersuchungen nahmen zwar ihren Ausgang von *Anemone nemorosa* und *hepatica,* die durch ihre gestielten Antipoden nicht mehr dem reinen II. Typus angehören; im Blasenteil der Antipoden aber stimmen sie nach Bau und Funktion ganz mit dem II. Typus überein, so dafs die beiderseitigen Beobachtungen sich ergänzen und bestätigen. Während frühere Autoren für die untersuchten Antipoden nur im allgemeinen eine ernährungsphysiologische Bedeutung ermittelten, kam ich im Verlaufe der Arbeit zu folgendem Ergebnis: Die Antipoden dieses II. Typus nehmen das

ihnen von der Chalaza zugeleitete Nährmaterial als Rohstoffe — meist Kohlenhydrate — auf, verarbeiten und verwandeln sie in ihrem Innern in eine besondere, für die Embryo- und Endospermentwicklung unmittelbar brauchbare Form — wahrscheinlich eiweifsartige Stoffe — und geben sie so verändert in das Innere des Embryosackes ab.

In bezug auf die drei Phasen: Aufnahme, Verarbeitung und Weitergabe, stimmt dieses Ergebnis mit den von Schniewind-Thies für die Septalnektarien und von Ikeda (20) für die Antipoden von *Tricyrtis hirta* gewonnenen Resultate überein. Dabei besteht die Hauptaufgabe der Antipoden in der Umwandlung der Stoffe. Dagegen ist die Bestimmung dieser Verarbeitung mit Kohlenhydraten und den nötigen stickstoffhaltigen Verbindungen als Ausgangspunkt und eiweifsartigen Stoffen als Endpunkt ein neues, wenn auch nur hypothetisches Resultat. Diese Hypothese würde freilich der von Schimper vertretenen Ansicht vom Orte der Eiweifsbereitung widersprechen. Da aber nach anderer Ansicht Eiweifsbildung eventuell in jeder Zelle möglich ist, so sind Anzeichen für eine solche in den Antipoden nicht von vornherein abzuweisen.

Kohlenhydrate sind in löslicher Form und als Stärkekörner nach meinen und fremden Untersuchungen an den Zufuhrstellen zu den Antipoden reichlich vorhanden. Bei *Ranunculus bulbosus* z. B. zeigte die Jod-Jodkaliumreaktion an frischen jungen Samenanlagen eine allgemeine bläuliche Färbung des ganzen Nucellus; in einem anderen Präparat wies dieselbe Reaktion neben Stärkekörnern im Integument deutlich einen bläulichen Streifen direkt unter den Antipoden nach; bei *Anemone nemorosa* und *hepatica* war körnige Stärke in der Chalaza reichlich vorhanden und wurde gegen die Antipoden hin feinkörniger. Im Postament, wenn ein solches vorhanden, und in den Antipoden selbst habe ich nie Stärke gefunden. Für das Vorhandensein stickstoffhaltiger Stoffe mufs ich mangels diesbezüglicher Reaktionen darauf verweisen, dafs der starke, aus Gefäfsen und Tracheïden gebildete Gefäfsteil des Funiculusbündels die Zufuhr reichlicher Mengen Wassers ermöglicht, das gewifs an Nährsalzen, also auch Nitraten, reich sein wird. Dazu kommt noch, dafs die in grofser Menge im Embryosack sich anhäufenden Eiweifsstoffe sich als solche aufserhalb desselben nicht entsprechend reichlich nachweisen lassen. Ebenso fehlen dort die ihrer Leitung eigenen Elemente, die Siebröhren.

Der Entwicklungsgang und das chemische Verhalten des Endosperms macht das Vorwiegen der Eiweifsstoffe im Embryosack erklärlich. Wie Hegelmaier (18) bei anderen *Ranunculaceen* dargelegt hat, so ist auch bei den untersuchten *Ranunculus*- und *Anemone*-Arten die Entwicklung des Endosperms eine allseitig peripherische. Bei der fast definitiven Gröfse, die der Embryosack erreicht, bevor noch in dessen wandständigen Beleg zwischen den zahlreichen Kernen Membranbildung eintritt, mufs eine unverhältnismäfsig grofse Menge von Kern- und Plasmamasse, also von Eiweifsstoffen, darin angehäuft werden. Während der Ruheperiode, die auf die Bildung einer einfachen Schicht peripherer Endospermzellen folgt, mufs in diesen Zellen von neuem ein starker Vorrat an Baustoffen für die nachher in rascher Folge sich vollziehenden radialen Teilungen angesammelt werden. Bei solchen ebenso raschen als intensiven Wachstums- und Teilungsvorgängen bietet die Anwesenheit einer grofsen Menge unmittelbar brauchbarer Bildungsstoffe in Eiweifsform gegenüber anderen erst zu verarbeitenden Reservestoffen, wie Kohlenhydraten, entschiedene Vorteile.

Das tatsächliche Verhalten des Embryosackinhalts ergab nun wirklich bei allen Vertretern des II. Typus, die diese starken Antipoden ohne gleichzeitig oder später auftretende besondere Ernährungseinrichtungen zeigen, dafs der Inhalt des Embryosackes während der Dauer der Antipoden aus eiweifsartigen Stoffen bestehe mit Ausschlufs von Stärke. Immer fand ich, speziell bei den *Ranunculaceen*, den reichen plasmatischen Inhalt mit oder ohne Membranbildung durch Jod-Jodkalium tief gelb gefärbt. Stärke in körniger oder löslicher Form sah ich während der Anwesenheit der Antipoden nie im Embryosack. Auch Osterwalder nahm bei *Aconitum napellus* im Embryosack nie Stärke oder ähnliche Stoffe wahr und erhielt bei den Endospermmembranen nie die Cellulosereaktion (23, pag. 33, 36). Diese letztere Erscheinung begegnete mir überall im jungen Endosperm. Ebenso verhalten sich auch Membranen und Zellinhalt der Keimanlage. Erst in späteren Stadien, in denen das Endospermgewebe schon ganz vollendet und von den Antipoden keine Spur mehr vorhanden ist, zeigen die Endospermmembranen öfter Cellulosereaktion und neben dem plasmatischen Zellinhalt treten auch andere Reservestoffe auf, wie Stärke und Öltropfen. Beobachtungen von Guignard, Balicka-Iwanowska, Lloyd, die im Embryosack oder auch in den Antipoden Stärke wahrnahmen, beziehen sich entweder auf Spezies mit anderen Antipoden- und Endospermverhältnissen oder auf Stadien vor oder nach der Tätigkeit der Antipoden.

Die Umgebung des Embryosackes ist also stärkereich, sein Inneres stärkefrei, aber eiweifsreich, an der Grenze beider und im engen Anschluſs an beide stehen die Antipoden als notwendige Durchgangsstelle dieser Stoffe: das beweist nach meiner Ansicht, daſs die Antipoden auch die Stätte und das Werkzeug der Umwandlung dieser Stoffe sind.

Dieselben weisen nun auch selbst Eigentümlichkeiten auf, die mit ihrer Tätigkeit zusammenhängen und sie als stark entwickelte Drüsenzellen charakterisieren. An Umfang übertreffen sie alle anderen Zellen in- und aufserhalb des Embryosackes weit, besonders bei den *Ranunculaceen* und *Gramineen*, so daſs sie oft makroskopisch wahrnehmbar sind. In jungen frischen Samenanlagen von *Ranunculus bulbosus* nehmen sie die Hälfte des Embryosacklumens ein und schwellen in Wasser bis über zwei Drittel desselben an. Später behalten sie bei den verschiedenen Spezies eine ziemlich konstante Gröfse bei. Ebenso bewahren sie stets dieselbe Form turgescenter Blasen. Diese pralle Form und der Umstand, daſs sie diese noch zeigen, wenn sie im Endospermgewebe wie eingemauert sind, werden offenbar durch den Turgor bedingt, der demnach trotz der starken Diosmose ein sehr andauernder und gleichmäſsiger ist, und zum Teil auch durch die Festigkeit ihrer Membran. Der Zellinhalt ist plasmareich, aber stärkefrei; auch Osterwalder gelang es nie, Stoffe wie Stärke oder Zucker darin zu entdecken (23, pag. 36). Dagegen beobachtete Westermaier einmal körnige Stärke in den Antipoden von *Helleborus viridis* (31, pag. 9). Die Stärke, die auch nach meinen Präparaten bis an die Antipoden in der Chalaza vorkommt, muſs in gelöstem Zustande in dieselben hineingelangen. Bei dem schroffen Temperaturwechsel, dem diese Pflanze zur Blütezeit ausgesetzt ist, kann ein momentaner Niederschlag dieser Stärke in den Antipoden vor der Verarbeitung nicht unwahrscheinlich sein. In jungen und mittleren Stadien sind die Antipoden von Inhalt vollgepfropft. Bei *Ranunculus auricomus* und *acer* sah ich oft in nahezu reifen Samen die Antipoden ihrer Membran und Form nach noch deutlich, dagegen sozusagen inhaltsleer. Viel markanter als in ihrem plasmatischen Inhalt tritt ihre Drüsentätigkeit in den Eigenschaften ihrer Zellkerne hervor. Die eingehenden Untersuchungen von Osterwalder, Rosenberg und Ikeda führen zu interessanten Vergleichen mit ähnlichen Erscheinungen im Pflanzen- und Tierreich. Die Vergleichsobjekte sind die Septalnektarien einzelner Pflanzen und die Drüsenzellen der *Drosera*-Tentakel sowie animalische Drüsenzellen, besonders

Darmepithelzellen. Die Vergleichspunkte beziehen sich auf Gröfse, Gestalt, Chromatingehalt und diesbezügliche Veränderungen der Zellkerne im Laufe ihrer Tätigkeit. Bei diesen Vergleichen sind aber zwei Vorgänge wohl auseinander zu halten. Der eine besteht darin, dafs eine Drüsenzelle irgend ein Sekret nach aufsen absondert; damit ist z. B. bei *Drosera* (24, pag. 86) und auch bei tierischen Sekretionszellen (24, pag. 114) eine Verminderung des Plasmagehaltes verbunden. Davon zu unterscheiden ist die Aufnahme und Verarbeitung der durch das Sekret gelösten oder sonst zugeleiteten Stoffe, die sich allgemein bei diesen Drüsenzellen in der Steigerung des Chromatingehaltes ihrer Zellkerne zeigt. In der Tatsache, dafs ein solcher rein vegetativer Vorgang in der Menge und Anordnung des Chromatins sich offenbart, sahen die Autoren einerseits eine Bereicherung unserer Kenntnisse von den Funktionen des Zellkerns und anderseits einen Beweis für die intensive Umwandlung, welche die Stoffe im Zellinnern erfahren. Für die entsprechenden Verhältnisse bei den Antipoden verweise ich vor allem auf die Detailuntersuchungen Ikedas, auf Grund deren er zum Schlusse gelangt: „That the chromatin-aggregation in the nuclei of antipodals of *Tricyrtis* is also the expression of their metabolic activity“ (20, pag. 49). Dieselben Chromatinveränderungen in den Antipodenkernen hat schon vorher Osterwalder bei *Aconitum napellus* (23, pag. 37, 40) und Rosenberg bei *Zostera marina* (25, pag. 10) konstatiert, und beide folgerten daraus die ernährungsphysiologische Tätigkeit der Antipoden. Sie kommen auch in weiterem Umfange und bei den Antipoden des II. Typus allgemein vor. Dafür sprechen schon die erwähnten Beispiele sowie andere Literaturangaben. Es finden sich in den blasigen Antipoden mit oder ohne Stielbildung immer grofse und, wie öfter angegeben wird, stark färbbare Kerne vor. Für die *Ranunculaceen*, *Gramineen*, *Borraginaceen*, *Papaveraceen* kann ich das aus eigener Anschauung bestätigen. Auf diesen Befund hin darf der von Ikeda oben gezogene Schlufs für diesen II. Antipodentypus allgemein gelten. Nachdem der Kern seine Aufgabe erfüllt hat, „degeneriert“ er, wie sein Verhalten dann vielfach bezeichnet wird. Bei dieser Degeneration des Kerns und der Antipodenzellen zeigen sich Erscheinungen, die mit denjenigen anderer bekannter Drüsenzellen übereinstimmen und die für gewisse vorausgegangene Verhältnisse bezeichnend sind. Zur Zeit der Membranbildung im Endosperm wird der Inhalt der Antipoden nach Masse und Aussehen verändert. Er füllt nicht mehr den ganzen Raum aus und wird grobkörniger. Die sonst rundlichen Umrifsformen der Kerne gehen in

unregelmäfsig eckige über. Die Kerne scheinen an Masse zu verlieren, sie werden blasser und durchsichtiger. Am deutlichsten sind diese Anzeichen der Degeneration, wenn die Kerne zugleich einer Art Fragmentationsprozefs verfallen. In Antipodenzellen, die sonst regelmäfsig nur je einen Kern besitzen, wie bei *Ranunculus bulbosus,* sind in der Degenerationszeit mehrere Kerne vorhanden, die sich durch ihre Gestalt und ihr Aussehen deutlich als Zerfallstücke bekunden. Ich erblicke in diesem Vorgang ein Gegenstück zu dem später zu erörternden Vorkommen mehrerer lebenskräftiger Kerne in einer Antipode. Wie dort durch die Kernvermehrung eine gröfsere gleichzeitige Wirksamkeit ermöglicht wird, so wird hier durch den Zerfall des hypertrophisch grofsen Kerns in mehrere Stücke eine raschere Ausnutzung und anderweitige Verwendung seiner Stoffe befördert. Ähnliche Vorgänge in den Antipoden schildert Osterwalder (23, pag. 38) und Ikeda (20, pag. 49), und Rosenberg (24, pag. 74) für die Drüsenzellen von *Drosera*. Ikeda hebt auch noch (20, pag. 50) das analoge Verhalten der degenerierenden Antipoden zu den sezernierenden Pankreaszellen der Amphibien in der fibrillären Struktur des Cytoplasma hervor.

Eine Besonderheit der Membran kann nach dem bereits über die Antipoden Gesagten nicht auffallend sein, indessen führten meine Untersuchungen zu Ergebnissen, die von der gewohnten Auffassung abweichen. Über die chemische Beschaffenheit der Antipodenmembran findet man in der Literatur wenig Angaben. Man scheint sie als gewöhnliche Cellulosemembran zu betrachten. Von den Membranen der Antipoden bei *Aconitum napellus* sagt Osterwalder: „Wie die Reaktion ergibt, bestehen sie aus Cellulose.“ (23, pag. 36.) Diese Spezies habe ich darauf nicht nachgeprüft; bei allen untersuchten Spezies aus verschiedenen Familien der *Mono-* und *Dikotylen* erhielt ich in keinem einzigen Fall an der Antipodenmembran mit Jod-Jodkalium und H_2SO_4 die Cellulosereaktion, so deutlich dieselbe auch im übrigen Gewebe eintrat. Immer stellte sich an frischem wie an durch Alkohol konserviertem Material mit Jod-Jodkalium allein mehr oder weniger deutlich Gelbfärbung ein, die bei Zusatz von H_2SO_4 tiefgelb wurde, auch nach vorheriger Behandlung mit Kalilauge und Salzsäure oder nach Isolierung mit dem Schultze'schen Macerationsgemisch. Dieses Verhalten zeigten die Membranen sowohl in jüngern wie in älteren und ältesten Stadien. Als Beispiele greife ich heraus: *Ranunculus acer, Anemone hepatica, Caltha palustris, Fumaria officinalis, Pulmonaria officinalis, Torenia, Costus, Elettaria, Pinanga,*

Triticum repens. Ein etwas abweichendes Verhalten fand ich einzig bei *Anemone nemorosa*, dessen Antipoden einer Kombination des II. und III. Typus angehören. Wie bei keiner anderen Spezies gelang es hier leicht, die drei gestielten, miteinander verwachsenen Antipoden aus der rundlichen Grube des Chalazagewebes herauszureifsen und durch Druck von einander zu isolieren (Fig. 11, 12). Die isolierten Zellen zeigten nach Behandlung mit Jod-Jodkalium einen dichten, tief gelb gefärbten Inhalt, die Membran des Blasenteils weniger, aber deutlich gelb und die Membran des Stielteils nur ganz schwach oder gar nicht gelb gefärbt. Bei Zusatz von verdünnter H_2SO_4 wurde die Gelbfärbung des Blasenteils an Inhalt und Membran noch intensiver, dagegen färbte sich der Stielteil in der (Fig. 11 und 12) angegebenen Ausdehnung undurchsichtig tiefblau. Dieser blau gefärbte Teil hebt sich schroff vom gelbgefärbten Blasenteil ab und umfafst augenscheinlich den in der Grube mit dem umgebenden Gewebe verbundenen Teil der Antipoden. Dafs es wirklich die Membranen des Antipodenstieles sind, nicht etwa von mitgerissenen Zellen, ergaben klar verschiedene Kontrollversuche an Längs- und Querschnitten durch den Stiel und an durch Maceration isolierten Antipoden. Abweichend war bei dieser Reaktion von jener der gewöhnlichen Cellulose das Opakblau derselben. Im übrigen stimmt das Verhalten der Antipodenmembran von *Anemone nemorosa* mit demjenigen bei den andern *Ranunculaceen* überein, besonders was ihre Stärke und Dauerhaftigkeit betrifft.

In welcher Beziehung stehen diese chemischen und physikalischen Eigentümlichkeiten der Membran zur Funktion der Antipoden? Bei aller Widerstandsfähigkeit sind die Membranen weder verholzt noch cutinisiert, denn sie zeigen nach Phloroglucinbehandlung keine Spur der Holzreaktion und lösen sich in konz. H_2SO_4 und noch rascher in Chromsäure auf. Da sie auch nach Auswaschen mit Salzsäure und Kalilauge, wodurch die zu vermutenden Pektinstoffe gelöst würden, nicht auf Cellulose reagieren, so bleibt meiner Ansicht nach nichts übrig als die Annahme, dafs die Cellulosemembran der Antipoden mit andern Stoffen imprägniert ist. Diese, im Innern der Antipoden umgearbeitet und aus ihnen in den Embryosack diosmierend, werden in der Membran momentan fixiert und können deren chemisches Verhalten beeinflussen. Nach dem Vorhergehenden sind es eiweifsartige Stoffe. Darauf weist auch positiv die Gelbfärbung der Membran durch Jod-Jodkalium hin. Diese Reaktion zeigt sich an ihnen überall, soweit sie frei in den Embryosack ragen. Das abweichende Verhalten

der Membran von *Anemone nemorosa* spricht für meine Vermutung: an dem Blasenteil der Antipode, wo die Diosmose der verarbeiteten Stoffe erfolgt, tritt Gelbfärbung ein, dagegen zeigt die Membran des Stieles, durch welchen die Antipoden das Rohmaterial von der Chalaza her beziehen, die ungestörte Cellulosereaktion. Damit stimmt des weitern das chemische Verhalten der zu den Antipoden hinführenden Leitungs- oder Postamentzellen überein. Ihre Membranen nehmen mit Jod-Jodkalium und H_2SO_4 eine grünlich-blaue Färbung an.

Die Erscheinungen, welche mir die verarbeitende Tätigkeit der Antipoden zu beweisen scheinen, sind demnach kurz folgende: die Herkunft und die Bahn der im Embryosack befindlichen Stoffe, deren Beschaffenheit aufser- und innerhalb des Embryosackes in ihrer Beziehung zur Endospermbildung und die besondern Eigenschaften der Antipoden und ihrer nächsten Umgebung.

B.

Aufgabe dieses Abschnittes ist es, an den Vertretern des II. Antipodentypus das Vorhandensein derselben physiologisch bedeutsamen Verhältnisse nachzuweisen, sowie den Beweis zu liefern, dafs gerade die Verschiedenheiten in ihrer typischen Ausbildung mit ihrer Funktion zusammenhängen.

Eine Stufe wenig entwickelter Antipoden dieses Typus bieten die *Mimosaceen* und *Caesalpiniaceen*. Ihre Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei den *Ranunculaceen* ist bereits (pag. 228) gezeigt worden. Die anfangs in der Embryosackmutterzelle vorhandene Stärke verschwindet bald (10, pag. 25, 26). Die Antipoden selbst sind gegenüber denen der *Papilionaceen* ziemlich grofs, „elles s'y montrent comme des cellules à membrane assez épaisse“ (10, pag. 141), auch ihre Kerne sind nach den Zeichnungen von entsprechender Gröfse. Von den Antipoden der *Ranunculaceen* unterscheiden sie sich jedoch durch ihre kürzere Dauer und die Zartheit der Membran. Dies stimmt mit der überhaupt geringeren Gröfse der Samenanlagen wie auch damit überein, dafs bei ihnen das Endosperm schwächer entwickelt ist als bei den *Ranunculaceen*.

Ich untersuchte auch einige *Palmen*-Spezies, deren aus Java stammende Samenanlagen mir Prof. Westermaier gütigst zur Verfügung stellte. Die Verhältnisse sind bei den untersuchten Samenanlagen von *Loxococcus rupicola, Pinanga molucana* und *patella* ziemlich dieselben. Bei *Pinanga molucana* (Fig. 16) liegen die drei Antipoden mit nicht gerade festen Membranen und mittelstarken Kernen dem Eiapparat

gegenüber in einer ziemlich seichten Ausbuchtung des Embryosackes. Das Gewebe unter ihnen zeigt keine besondere Orientierung seiner Zellen, die grofse Kerne besitzen. Das von der Placenta herkommende Leitbündel verzweigt sich über das ganze äufsere Integument, ein besonders starker Strang geht unter den Antipoden hin und gibt einen Ast gegen dieselben ab. Diese Verzweigung des Leitbündels ist noch reicher bei *Loxococcus rupicola* (Fig. 15). Bei dieser Spezies sitzen die drei rundlichen Antipoden der Mikropyle gegenüber auf einem postamentartigen Vorsprung eines tellerförmigen Zellkomplexes, der mit dem Chalazagewebe in nur loser Verbindung steht und sich leicht losreifsen läfst. Die ganze Gruppe ist von einem Schleier feinkörnigen Endosperms übersponnen. Von den an sich kleinen Antipoden enthält fast jede zwei bis drei Kerne. Der Struktur und Stellung nach gehören sie dem II. Typus an. Die Verzweigung des Funiculusbündels über die ganze Samenanlage weist aber darauf hin, dafs hier andere Ernährungsverhältnisse herrschen, als bei den sonstigen typischen Vertretern; eine nähere Untersuchung war mir aber wegen Mangel an Material nicht möglich.

Unter den *Ranunculaceen* sind, was Dauerhaftigkeit der Antipoden und Festigkeit ihrer Membran betrifft, am wenigsten ausgebildet diejenigen von *Ranunculus ficaria*. Sie sind ganz rund und liegen über der Endigung des Chalazabündels etwas seitlich im breiten Ende des Embryosackes. Jede Antipode enthält nur einen Kern, der aber sehr grofs ist. Ähnlich sind die Antipoden der vorübergehend untersuchten *Ranunculus aconitifolius, alpestris* und *montanus*. Bei den anderen schon behandelten Spezies mit kräftigen Antipoden fällt vor allem die verschiedene Stellung derselben im Embryosack auf (pag. 228, Fig. 8, 9). Hängt dies irgendwie mit anderen Verhältnissen zusammen? Ich gebe folgender Vermutung Ausdruck. Bei *Ranunculus acer* (Fig. 9) ist die der Reife nahe Samenanlage sehr grofs und füllt die ganze Fruchtknotenhöhle aus. Das hiefür erforderliche Wachstum vollzieht sich aber nur auf der dem Funiculus abgewandten Seite. Dadurch wird das Raphebündel vor einer nachträglichen übergrofsen Streckung bewahrt und seine Endverzweigung bleibt mit der Chalaza und den Antipoden in der oberen Hälfte des Embryosackes immer in der Nähe des Embryos. Bei *Ranunculus auricomus* dagegen bleibt die Samenanlage ziemlich klein und füllt die Höhlung des Fruchtknotens lange nicht aus. Die Antipoden nehmen auch in sehr späten Stadien über einer starken Nucelluspartie an der Chalaza immer noch eine fast zentrale Stellung in der Samenanlage ein.

Die stufenweise stärkere Entwicklung und Tätigkeit der Antipoden läfst sich innerhalb dieser Familie noch weiter verfolgen. Vereinzelt fand ich einmal bei *Ranunculus auricomus* in den Antipoden mehr als je einen Kern, lange bevor deren Degeneration eintritt. Zahlreich sind solche Beispiele mehrkerniger Antipoden aus den übrigen Gruppen der *Ranunculaceen* bekannt und schon so eingehend beschrieben worden, dafs deren Nichtbeachtung in physiologischer Hinsicht auffallen mufs. Nach der ausführlichen Schilderung Guignards schliefst der wiederholte Verdopplungsvorgang der Antipodenkerne bei *Anemone hepatica* mit einer mehr oder weniger vollständigen Trennung der Teilkerne (12, pag. 166). Nach neueren Untersuchungen desselben Verfassers besitzt jede der grofsen Antipodenzellen von *Anemone nemorosa* vor der Befruchtung mehrere, oft vier Kerne, die sich hypertrophieren und während der Endospermbildung resorbieren (15). Mehrkernige Antipoden wurden auch beobachtet bei *Clematis cirrhosa* (12, pag. 165), bei *Trollius europaeus, Aconitum lycoctonum* (31, pag. 11) — bei *Aconitum napellus* dagegen nie (23, pag. 37) —, wieder bei *Caltha palustris* und *Eranthis hiemalis* (18, pag. 21, 70) und aufserhalb der *Ranunculaceen*-Familie bei *Anoda hastata* (12, pag. 177), *Cornucopiae* und *Alopecurus pratensis* (12, pag. 147). Im allgemeinen ist man geneigt, solche Kernteilungen als Zerfallserscheinungen alternder Kerne ohne physiologische Bedeutung zu betrachten. Für die vorliegenden Beispiele stehen sichere Merkmale dieser Auffassung entgegen.

Die erste Teilung des einen Antipodenkerns erfolgt nach den ausdrücklichen Angaben Guignards (10, pag. 63, 12, pag. 177) und Hegelmaiers (18, pag. 70) lange vor der Befruchtung, und es geht derselben ein bedeutendes Wachstum des Kernes voraus. Die beiden Hälften vergröfsern sich wieder und teilen sich nochmals mit oder ohne Trennung der Teilstücke. Währenddessen treten keine Anzeichen des Zerfalls auf; dieser erfolgt überhaupt erst längere Zeit nach der Befruchtung sowohl bei *Ranunculaceen* als *Gramineen*. Auf die richtige Deutung dürften darum eher ähnliche Erscheinungen in zweifellos ernährungsphysiologischen Organen führen. Solche sind der mächtige Suspensor und das junge Endosperm der *Papilionaceen* (10, pag. 61), das Endosperm von *Eranthis hiemalis* (18, pag. 72). Auf solche Analogien bezieht sich auch Lloyd für seine Auffassung der mehrkernigen Integumentzellen und Makrosporen von *Crucianella* (22, pag. 46). Jene Fälle, in welchen die Teilkerne sich nicht trennen, sondern zusammen einen gelappten Kern bilden, gleichen jenen von

Korschelt untersuchten und physiologisch gedeuteten Kernformen in den Nährzellen des Insektenovariums (vgl. 16, pag. 123; 24, pag. 106). Den inneren Zusammenhang zwischen dem Nahrungsgehalt der Zellen und den Kernverhältnissen weist Rosenberg in den Tapetenzellen der *Drosera*-Antheren und durch Fütterungsversuche an Wurzelzellen derselben Pflanze nach (24, pag. 106, 108). Wenn man überdies erwägt, dafs auf direkte Kernteilung Zellteilung nicht folgt, dafs aber bei nahe verwandten Pflanzen mehrkernige und mehrzellige Antipoden vorkommen, so wird man zur Vermutung gedrängt, es möchten die Teilungen der Antipodenkerne, seien sie von Zellteilung gefolgt oder nicht, nicht sehr voneinander verschieden sein, weder dem Vorgange noch der physiologischen Bedeutnng nach. Vielzellige Antipoden sind häufig bei den *Gramineen*, während Guignard bei *Cornucopiae* und *Alopecurus* auf Kernteilung nie Zellteilung folgen sah (12, pag. 147). In *Nigella sativa,* die wie *Nigella damascena* gewöhnlich drei einkernige Antipoden besitzt, sah Westermaier einmal „mit ziemlicher Sicherheit eine gröfsere Anzahl Antipoden, mindestens sechs nebeneinander“ (31, pag. 8). Gerade bei den *Ranunculaceen* ist die Menge der von den Antipoden zu verarbeitenden Stoffe sehr grofs, daher ist eine Vergröfserung oder Vervielfältigung des dabei nahe beteiligten Kerns angezeigt. Bei *Anemone nemorosa* und *hepatica*, bei welchen die Mehrkernigkeit am häufigsten vorkommt, geht dieser auch ein starkes Wachstum des an sich grofsen Embryosackes und die Bildung von kurzen dicken Saugstielen der Antipoden zur Seite.

Den *Ranunculaceen* schliefsen sich als Hauptvertreter eines mehrzelligen Antipodenkörpers die *Gramineen* an. Die ersten gründlichen Untersuchungen derselben nach Struktur und Funktion der Antipoden stammen von Westermaier, der sie darnach in zwei Gruppen scheidet (31, pag. 14). Zur ersten Gruppe rechnet er *Zea Mais, Coix lacryma* und *Panicum crus galli* und betrachtet das antipodiale Zellgewebe derselben als „Erstlingsendosperm“, an welches sich nach der Befruchtung das aus dem sekundären Embryosackkern hervorgehende Endosperm anschliefst. *Gramineen* dieser Gruppe habe ich keine untersucht. Nachdem die Funktion der Antipoden besonders als Stoffvermittler für die Endospermbildung, sowie die Tatsache festgestellt ist, dafs die drei Antipoden in vielen Fällen schon vor der Befruchtung sich vermehren, ist die Möglichkeit einer Ausbildung dieses Antipodenkörpers als zeitweiliges Nährgewebe nicht ausgeschlossen. Dies genügte, um dasselbe dem eigentlichen Endosperm, das oft auch eine geringe Differenzierung und Dauer zeigt, als physiologisches

Äquivalent an die Seite zu stellen und, weil vor jenem entstanden, „Erstlingsendosperm“ zu nennen. In diesem Sinne ist Westermaier zu verstehen und diese Ansicht kann nicht schlechthin als „erreur“ (9, pag. 33) bezeichnet werden, sondern es mufs Fall für Fall untersucht werden. Bei *Zea Mais* nun scheint es nicht zur dauernden Angliederung dieses Antipodengewebes an das Endosperm zu kommen, weil nach dem erkannten Zusammenhang der Xenienbildung mit der doppelten Befruchtung das Samenendosperm wohl ausschliefslich vom sekundären Embryosackkern stammt (6; 30), während das Antipodengewebe allmählich aufgezehrt wird (14, pag. 9). Daher würden sich die Antipoden von *Zea Mais* aufser durch ihre diametrale Stellung wenig von denen der zweiten Gruppe Westermaiers unterscheiden.

Für diese sieht Westermaier die Antipoden als „die letzten Vermittler und Apparate der Endospermbereitung“ (31, pag. 15) an. Tatsächlich sind nun die Antipoden bei den hiezu gezählten Arten *Hordeum sativum* und *Secale cereale* so stark und zahlreich, dafs sie ganz gut als Nährgewebe für das zu bildende oder sich bildende Endosperm bezeichnet werden können. Von solchen *Gramineen* untersuchte ich einige, um die Verhältnisse aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Die Wachstums- und Ernährungsweise der Samenanlage entspricht ganz derjenigen der *Ranunculaceen*. Das einseitige Wachstum des Embryosackes und die seitliche Stellung der Antipoden ist noch stärker und allgemeiner. Der Nucellus ist noch spät reichlich vorhanden, wie auch Guignard für *Zea Mais* bestätigt (14, pag. 8). Die Cuticulahülle des Nucellus, die vermittelnde Stellung der Antipoden zwischen der äufseren Nahrungsquelle und dem endospermreichen Embryosack, ihr eigener Reichtum an Plasma- und Kernmasse beweisen ebenso ihre Funktion. In jüngern Stadien von *Anthoxanthum odoratum* (Fig. 19), *Triticum repens* (Fig. 20), *Avena pubescens* (Fig. 17), *Secale cereale, Lolium perenne* sind die Antipoden in dem verengten Ende des Embryosackes birnenförmig. Bei *Avena pubescens* erreichen sie, später mit breiter Fläche der Embryosackwand aufsitzend, eine enorme Gröfse und besitzen entsprechend grofse Kerne, die bald hypertrophisch noch gröfser werden mit 4—5 Nucleoli (Fig. 18). Teilung der drei einkernigen Antipoden oder ihrer Kerne sah ich bei dieser Spezies nie. In *Triticum repens* beobachtete ich in einer Antipode zur Zeit der Befruchtung zwei Kerne (Fig. 20), in einem späteren Stadium liefsen sich im Antipodenkomplex drei Gruppen unterscheiden, von denen jede 2—3 Kernmassen mit mehreren Nucleoli

und eine undeutliche Zellwand zeigte (Fig. 21). Dafs bei *Triticum repens* auch Zellteilung vorkommt, beweist ein Präparat mit einem zehnzelligen Antipodenkörper (Fig. 22). Auch bei *Hordeum murinum* waren bis 15 Antipoden vorhanden.

Das Auftreten eines vielzelligen Antipodenapparates bei diesen den angebauten Getreidegräsern nahestehenden Arten läfst bei jenen selbst einen besonders stark ausgebildeten Antipodenkörper erwarten. Die anfängliche Vermutung, es möchte bei den wilden Arten dieser Gattungen die Dreizahl, bei den kultivierten Arten die Vielzahl der Antipoden vorwiegen, hat sich nicht bestätigt. Indessen ist schon die stärkere Entwicklung der Antipoden bei diesen wilden Getreidegräsern geeignet, auf einen wirklichen Zusammenhang zwischen Antipoden- und Endospermentwicklung hinzuweisen; denn gerade die Neigung und die Eigenheit, viel Endosperm zu bilden, haben die Auswahl dieser wilden Gräser zur Kultur mit sich geführt. Dieser Hinweis wird bestätigt und verstärkt durch die Tatsache, dafs bei den angebauten Getreidegräsern, deren Endospermbildung durch die Kultur noch gesteigert wurde, auch die Antipoden in noch viel stärkerer Ausbildung vorkommen: *Triticum vulgare* hat über 20, *Secale cereale, Hordeum vulgare* (19, Taf. XII, Fig. 1), *Hordeum sativum distichon* (31, pag. 18, Fig. 9), *Zea Mais* (14, pag. 8) haben ebensoviele und mehr. Zur Zeit, wenn reichliche Endospermmasse noch ohne Gewebebildung in dicker Schicht die Wand des Embryosackes auskleidet, erscheint der Antipodenkörper bei *Triticum vulgare* an der Chalazaseite des Embryosackes als eine linsenförmige Masse, in der zahlreiche Kerne in verschiedenen Stadien der Auflösung liegen. Demnach reihen sich die Antipoden nicht etwa dem Endosperm als Gewebeteil an, sondern tragen nur indirekt zu dessen Bildung bei.

Die *Gramineen* sind nicht die einzige Familie, in welcher die Antipoden in grofser Zahl auftreten. Bei allen von Campbell (5) untersuchten *Araceen*-Gattungen sind die Antipoden sehr grofs, ihre Zahl ist sehr bedeutend und steigt bei *Lysichiton* bis auf 50. Derselbe Autor zählte bei *Sparganium simplex* (4) nicht weniger als 150 Antipodenzellen und kam schon auf diese aufserordentliche Vermehrung der Antipoden hin zu dem Schlusse, dafs sie bei der Ernährung des Embryosackes eine wichtige Rolle spielen (cit. 20, pag. 54). Weil nach Campbell „das Endosperm sehr früh als ein den Embryosack gleichmäfsig ausfüllendes Gewebe“ angelegt wird, so dürfte die aufserordentlich grofse Zahl der Antipoden nicht ohne Beziehung zu dieser „schnellen Entwicklung eines soliden Endosperms“ sein (5, Referat).

Auf die Kombinationen des II. Antipodentypus mit den beiden andern Typen dehnte ich meine Untersuchungen nicht aus; ich begnüge mich daher mit dem Hinweis auf einige Beispiele aus der Literatur, zunächst für die Kombination des I. und II. Typus. Schon bei *Zostera marina* ist in der Gröfse der Kerne und in der oft birnenförmigen Gestalt der Antipoden (25, Fig. 18) ihre Annäherung an den II. bezw. III. Typus nicht zu verkennen. Auch das eigenartige Verhalten der Antipoden von *Globularia cordifolia* (3, pag. 41) dürfte sich als eine Kombination des I. und II. Typus erklären lassen. Nachdem der Nucellus schon früh vollständig resorbiert ist, liegen die Antipoden als „grofse blasenförmige, mit Zellwänden abgegrenzte Zellen“ unten im langgestreckten Embryosack und bleiben während der Endospermbildung lange erhalten.

Bei derartigen Fällen ist nicht nur der Charakter der Antipoden selbst, sondern auch ihre Stellung im Embryosack in Beziehung zum Ort und zur Zeit, wo und wann Resorption stattfindet, zu betrachten. Während sie z. B. bei den *Ranunculaceen* und *Gramineen* seitlich frei im Embryosack stehen, sind sie anderwärts diametral in dem verengten Ende des Embryosackes, der sich gegen die Chalaza hin verlängert, eingezwängt, weisen aber im übrigen deutlich höhere Entwicklung auf. Als ein solches Beispiel führe ich *Richardsonia pilosa* an, deren drei gleichartige Antipoden schon als nackte Zellen grofse Kerne besitzen und sich später noch mit Membranen umgeben. Lloyd bemerkt von ihnen: „They present the appearance of certain glandular cells“ (22, pag. 55). Da sich ihre Umgebung als in Resorption begriffen zeigt, deutet alles zusammen auf eine kombinierte auflösende und verarbeitende Tätigkeit der Antipoden hin.

Ähnliche Antipoden hat auch das von Klercker (21) und Strasburger (28) untersuchte *Ceratophyllum submersum*. Wahrscheinlich überwiegt hier die verarbeitende Tätigkeit, da der Nucellus noch an der Bildung der Samenhülle beteiligt ist, also nicht bedeutend resorbiert wird, während die Nahrungsstoffe über die Antipoden in den Embryosack gelangen. Dafs aber die Antipoden dennoch relativ klein sind, stimmt auffällig mit der eigentümlichen ärmlichen Endospermbildung nur im oberen Teil des Embryosackes überein.

C.

Die Beziehungen, welche bei den Vertretern des II. Typus zwischen den Wachstums- und Ernährungsverhältnissen der Samenanlage und den Antipoden bestehen, fasse ich im folgenden zusammen.

Die von aufsen bezogenen Nahrungsstoffe des Embryosackes erfahren vor ihrer definitiven Verwendung eine Umwandlung durch die Antipoden, die als Gebilde des Embryosackes jene Stelle einnehmen, auf welche die Zufuhr von aufsen lokalisiert ist. Der innige und ungestörte Anschlufs dieses Apparates an das Zuleitungssystem wird durch das Ausbleiben der Resorption eigentlich ermöglicht und weiterhin befördert bald durch Bildung eines eigenen Postamentes, bald durch die seitliche Stellung überdies; er wird am meisten gesichert, wenn sich die Antipoden mit einem Stiele in das angrenzende Gewebe mehr oder weniger einsenken. Mit dem vollständigen Nahrungsbezug von aufsen hängt auch das allgemeine Auftreten eines starken Funiculusgefäfsbündels und eines Leitgewebes zwischen dessen Endverzweigung und den Antipoden zusammen.

Ein Gegenstück zu dieser Ernährungsweise bieten die *Scrofulariaceen* und *Plantaginaceen*. Balicka-Iwanowska führt bei diesen zwei interessante Wechselbeziehungen an: starke Haustorien treten zusammen mit dicken Integumenten auf und umgekehrt dünne Integumente mit schwachen Haustorien; bei Gegenwart eines starken Chalazahaustoriums fehlt ein Gefäfsstrang im Funiculus (9, pag. 67). Bei den Pflanzen des II. Antipodentypus sind haustorienartige Organe nicht vorhanden.

Ein Vergleich der Vertreter dieses Typus zeigt weiter, dafs mit diesen starken Antipoden stets eine langsame Embryo-, aber eine rasche und reiche Endospermentwicklung zusammentrifft. Dafs zwischen Embryo und Endosperm solche Beziehungen bestehen, ist von Guignard für sämtliche von ihm untersuchten *Ranunculaceen* (13, pag. 6) und für einzelne *Gramineen* (14, pag. 9 f.) hervorgehoben worden. Dasselbe gilt für die *Mimosaceen* und *Caesalpiniaceen* (10, pag. 150), nur mit dem Unterschiede, dafs die Endospermbildung, parallel den Antipoden, nicht so stark und für die Dauer berechnet ist. Wie die starke Endosperm- und Antipodenentwicklung ihrerseits zusammenhängen, zeigen die früher behandelten *Ranunculaceen*, *Gramineen* und *Araceen* (pag. 232 f., 242 f.). Das hauptsächlichste Wachstum des Embryos findet erst kurz vor der Samenreife statt, wird dann aber durch das reichlich vorhandene Endosperm erleichtert und beschleunigt. Einen Gegensatz zu diesem Verhalten bildet die geringe Endosperm- und rasche Embryoentwicklung von *Capsella bursa pastoris*.

Bei allen angeführten Familien des II. Antipodentypus fehlt dem Embryo ein Suspensor ganz oder er ist nur schwach ausgebildet.

Diese Tatsache ist an sich erklärlich, indem der unbedeutend wachsende Keimling während dieser Zeit eines besonderen Ernährungsorgans nicht bedarf, als welches oft ein starker Suspensor dient. Auf der anderen Seite sind aber bei den Vertretern des I. Antipodentypus, wo die Antipoden zurücktreten, andere Ernährungseinrichtungen, vor allem Suspensor und Embryosackepithel, vorhanden. Den Suspensor fand ich, sofern er zum Vergleich mit dem II. Antipodentypus herangezogen werden mufs, in zwei Modifikationen vor. Jede derselben zeigt auffallende Übereinstimmung mit den Antipoden.

Bei der einen Gruppe bildet der Suspensor eine blasenförmige, gegenüber dem Embryo sehr grofse Zelle, die entweder die einzige Suspensorzelle ist, wie bei den *Potamogetonaceen,* oder die äufserste des mehrzelligen Suspensors, wie bei *Alisma Plantago* und *Capsella bursa pastoris.* Die Suspensorblase von *Potamogeton natans* und *crispus,* die ich untersuchte, ist ganz ähnlich derjenigen von *Zostera marina,* die Rosenberg beschreibt (25, pag. 11). Eine birnenförmige Verjüngung derselben gegen die Mikropyle nahm ich jedoch nicht wahr. Früh schon liegt ihr Endosperm mit freien Kernen dicht an, später ist sie nach dem Embryosackinnern hin von weitmaschigem Endospermgewebe umgeben. Was dieses Gebilde als ein kräftiges Ernährungsorgan (25, pag. 12) charakterisiert und zugleich den Antipoden vergleichbar macht, ist seine Gröfse, sein Plasmagehalt, der grofse Kern und der reiche Gehalt an Stärke. Letztere fand ich in einem Fall reichlich in Körnerform auf dem plasmatischen Netzwerk. Auf Jod-Jodkalium allein und mit H_2SO_4 zusammen reagierten sonst Inhalt und Membran durch Gelbfärbung. Dadurch unterscheidet sich diese Suspensorausbildung von jener bei *Alisma* und *Capsella*, während sonst Plasmareichtum und Gröfse des Kernes die gleichen sind. Bei diesen färbt sich nämlich die Suspensorblase, nicht aber die übrige Keimanlage mit Jod-Jodkalium und H_2SO_4 blau bis grünblau; sie ist zwischen die Integumentwülste eingezwängt und reifst sich leicht von den übrigen Suspensorzellen los. Bei *Alisma Plantago* ist sie birnenförmig, aber am Ende wie gerade abgeschnitten. Diese Stelle der Membran ist sehr zart und pafst auf eine gleich grofse Stelle der sonst überall cuticularisierten Embryosackwand. Da die Integumente um die Mikropyle mit körniger Stärke versehen sind, bildet diese Membranstelle offenbar einen Durchgang für die Nahrungsstoffe (Fig. 6). In der Suspensorblase sah ich bei diesen zwei Gattungen nie Stärke.

Bei den angeführten Beispielen ist das Endosperm zwar auch nur schwach entwickelt, der Suspensor zeigt aber doch keine so massige Ausbildung, dafs er als dessen Stellvertreter betrachtet werden könnte. Eher ist dies der Fall bei den *Papilionaceen* durch die ihnen eigene Suspensorbildung. Dem Verhalten der *Ranunculaceen* etc., dafs bei fehlendem Suspensor das Endosperm frühzeitig zum Gewebe sich konstituiert, steht dasjenige der *Papilionaceen* gegenüber: „Où le suspenseur est très développé, l'albumen ne se montre qu'à une période plus reculée“ (10, pag. 150). Die Eigentümlichkeiten, welche die physiologische Gleichwertigkeit ihres Suspensors mit dem Endosperm begründen, zählt Guignard (10, pag. 151) auf. Mit dieser Wechselbeziehung zwischen Endosperm und Suspensor trifft auch diejenige der Antipoden zusammen. Bei den meisten *Papilionaceen* verschwinden die Antipoden, nachdem sie ihre Aufgabe bei der Resorption des Nucellus besorgt haben. Der durch sie vermehrte endospermale Embryosackinhalt entwickelt sich einstweilen nicht weiter; unterdessen übernimmt der Suspensor die im Dienste des Embryo nötigen Funktionen, die bei den entgegengesetzten Verhältnissen der *Mimosaceen* etc. von den Antipoden und dem Endosperm vereint ausgeübt werden. Die sonderbaren Suspensoren besonders der *Vicieen* tragen wirklich Merkmale an sich, die sie nicht blofs dem Endosperm, sondern auch den Antipoden ähnlich machen. Für letzteres verweise ich auf die Gröfse der Suspensorkerne, deren Teilungs- und Fraktionserscheinungen, auf den Inhalt, die Gestalt und Anordnung der Zellen. Man vergleiche die Suspensorzellen von *Cytisus laburnum* (10, Fig. 123, 124), *Lupinus polyphyllus* (10, Fig. 154) mit dem vielzelligen Antipodenkörper der *Gramineen* und *Araceen;* den Suspensor von *Pisum sativum* (10, Fig. 85), *Vicia narbonensis* (10, Fig. 92) mit den mehrkernigen Antipoden der *Ranunculaceen.* — Neben den zwei behandelten Suspensormodifikationen gibt es noch andere, aber mit vorwiegend haustorialem Charakter.

Eine andere Einrichtung im Dienste der Embryoernährung ist die tapeten- oder epithelartige Ausbildung der an den Embryosack angrenzenden Zellage, die daher als Embryosackepithel bezeichnet wird. Dessen Aufgabe besteht nach Goebels Darstellung (8, pag. 807) darin, zur Erweiterung und Ernährung des Embryosackes das angrenzende Gewebe einzuschmelzen und die gewonnenen Baustoffe demselben zuzuführen. Hierin dürfte auch die Erklärung liegen, warum es bei den Vertretern des II. Antipodentypus nicht vorkommt. Da der Nucellus hier nicht aufgelöst wird, die Integumente also dem

Embryosack nicht unmittelbar anliegen und nicht massig entwickelt sind, fehlen für das Vorhandensein eines solchen Organs die Vorbedingungen. Anderseits ist bei jenen Familien, die dasselbe haben, besonders sind es *Compositen* und andere *Sympetalen,* aber auch *Choripetalen,* der Nucellus schon früh resorbiert, zum Teil mit Hilfe der Antipoden des I. Typus. Die Resorption der oft sehr dicken Integumente wird dann, teilweise wenigstens, von der innersten Schicht derselben übernommen. Wie die Funktion des Epithels derjenigen des I. und II. Antipodentypus ähnlich ist, so läfst sich auch in den histologischen Merkmalen eine gewisse Übereinstimmung nicht verkennen. Diese bezieht sich auf die Gröfse und drüsenähnliche Form der Epithelzellen, ihren reichen Plasmagehalt und grofsen Kern (vgl. 9, pag. 9), die eigenartige Beschaffenheit der Membran dem Embryosack entlang, die in Aussehen und Verhalten sehr derjenigen mancher Antipodenblasen, z. B. der *Ranunculaceen,* ähnelt.

III. Die Antipoden als Einzelzellen oder Zellkomplex von langgestreckter Gestalt.

A.

Als sich im Verlaufe der Untersuchungen die Möglichkeit und die Notwendigkeit herausstellte, die Antipoden nach ihrer anatomisch-physiologischen Gestaltung in drei Gruppen zu scheiden, glaubte ich zuerst, die blasenförmigen, mit einem Stielfortsatz versehenen Antipoden, z. B. von *Anemone,* als III. Typus aufstellen zu sollen. Eine eingehende Vergleichung der gewonnenen Resulate und der Literaturangaben führte aber dazu, ein Vorkommen der Antipoden als III. Typus anzunehmen, von dem ich zwar kein Beispiel näher untersucht hatte, das aber in der Literatur schon mehrfach hinreichend geschildert worden war. Die anfangs für typisch angesehenen Beispiele ergaben sich dann als eine Kombination des II. und III. Typus und werden gegebenen Orts besprochen werden, während ich mich für diesen allgemeinen Abschnitt auf die Untersuchungen von Goldflus (9) und Lloyd (22) stütze.

Der Hauptunterschied des III. vom II. Typus besteht darin, dafs der ganze Antipodenapparat eine ausgesprochene Streckung in einer Richtung zeigt. Die längsgestreckte Gestalt des Ganzen ist bedingt durch die meist längliche Form schon der einzelnen Zellen und die gegenseitige Anordnung derselben, kann aber im übrigen auf verschiedene Weise erreicht werden. Geradezu typisch ist die Anordnung der an sich gestreckten Antipoden in ihrer Längsrichtung hintereinander z. B.

bei *Gaillardia bicolor* (9, Fig. 7), *Telekia speciosa* (9, Fig. 11), *Chrysanthemum leucanthemum* (9, Fig. 15). Das Verhältnis des Quer- und Längsdurchmessers bewegt sich dabei innerhalb sehr weiter Grenzen, es kann 1:3 sein, aber auch 1:15, z. B. bei *Gaillardia,* ja ein noch viel ungleicheres wie bei *Galium triflorum* (22, Pl. 7, Fig. 7, 9).

Ich gebe hier kurz die hauptsächlichsten Merkmale und Verhältnisse an, die neben der langgestreckten Gestalt für die Bestimmung der Funktion wichtig sind, um nachher auf deren Interpretation zurückzukommen.

Der Inhalt der Antipoden ist nach Goldflus (9, pag. 34) bei den *Compositen* allgemein reich an Proteinstoffen, für einzelne Spezies wird ausdrücklich das dichte Plasma und der grofse Kern anderen Zellen gegenüber hervorgehoben. Stärkekörner verzeichnet Goldflus nie in den Antipoden der *Compositen,* Lloyd fand dagegen bei den einen *Rubiaceen*, z. B. *Callipeltis, Galium, Diodia,* viel Stärke in den Antipoden, bei den anderen, z. B. *Sherardia, Asperula, Rubia,* nur dichtes, körniges Plasma und einen grofsen Kern. Er sieht gerade in diesem Wechsel des Nährstoffgehaltes einen Beweis ihrer physiologischen Bedeutung (22, pag. 65).

Bei den *Compositen* sind die Antipoden allgemein seitlich von dem Embryosackepithel umgeben, welches das anliegende Gewebe resorbiert. Nur bei *Chrysanthemum leucanthemum* (9, pag. 30, Fig. 15) schliefst die Epithelhülle auch unter den Antipoden den Embryosack rund ab. Sonst stehen die Antipoden an ihrem unteren Ende unmittelbar mit der von Goldflus „Pseudochalaze“ benannten, ausgesprochen als Leitgewebe ausgebildeten Nucelluspartie in Verbindung, die unten in das eigentliche Chalazagewebe übergeht, nahe der Endigung des Funiculusbündels (vgl. 9, pag. 10, 13, Fig. 4, 7, 13, 17, 20).

Wenn nun Goldflus in ihrem Schlufssatz (9, pag. 35) die Antipoden in diesem Zusammenhang als eine Art „suçoir“ auffafst, so kommt sie damit der Wirklichkeit jedenfalls näher als wenn sie anderwärts die Antipoden mit den Epithelzellen zusammen als „cellules digestives“ (9, pag. 34) bezeichnet mit einer Funktion, „qui est evidemment celle de digérer les couches internes de l'ovule“ (9, pag. 35). Die Antipoden sind seitlich bis zu unterst vom Epithel umgeben, das sicher eine „fonction digestive“ auf das aufserhalb liegende Gewebe ausübt, dagegen selbst so lange als die Antipoden erhalten bleibt, also von diesen keineswegs eine auflösende Wirkung erfährt. Eine solche Einwirkung der Antipoden auf das unten an sie herantretende Leitgewebe ist zwar nicht ganz ausgeschlossen, sie kann aber nur

unbedeutend sein, schon weil die Antipoden dasselbe nur mit schmaler Fläche berühren. Überdies bleibt das Leitgewebe seiner Funktion entsprechend auch länger erhalten und von der Resorption unberührt, wie Goldflus neben anderen besonders für *Dracopis amplexicaulis* (9, pag. 20) ausdrücklich angibt.

Dagegen ist die Hauptbedeutung der Antipoden durch ihre Gestalt, ihre Anordnung in einer Linie und durch ihren engen Anschlufs an das Leitgewebe und die Zuleitungsorgane überhaupt, sowie durch ihre Stellung im Embryosack, dem Endziele der Stoffleitung, deutlich gekennzeichnet. Ich bezeichne daher ihre Funktion als eine haustoriale, glaube aber darin mehrere Momente unterscheiden zu müssen. Am meisten tritt ihre Anpassung für die Stoffleitung hervor, einmal durch die gestreckte Gestalt und seriale Anordnung der Zellen, dann durch ihre Eingliederung in die Leitungsbahn zum Embryosack. Dafs aber die Antipoden nicht blofs passive Leitungsröhren sind, sondern auch die Stoffe aktiv in sich auf- und weiter saugen, bekundet ihr Gehalt an Plasma- und Kernmasse. Die häufige kolbenförmige Anschwellung der untersten Antipode dürfte als eine Oberflächenvergröfserung des Saugteiles zu betrachten sein. In diesen zwei Funktionen, der Aufsaugung und Weiterleitung der Nahrungsstoffe, besteht die Hauptarbeit dieses Antipodentypus, der dadurch zum haustorialen wird. Damit sind verwandte Funktionen nicht ausgeschlossen. Ich meine vor allem die Auflösung von benachbarten Gewebeteilen, um sie dadurch der Absorption fähig zu machen. Eine solche Tätigkeit steht zur Gesamtfunktion in naher Beziehung und ist als untergeordnete Nebenfunktion wohl möglich in manchen sonst typischen Fällen. Sobald sie aber stärker wird und daher in ihrer Umgebung leichter erkennbare Spuren zurückläfst, weichen die Antipoden auch von der typischen Ausbildung ab, ein Umstand, der für die Regel spricht. Als Beispiele hiefür nenne ich jetzt schon *Centaurea crocodylium* und *Dahlia gracilis* (9, pag. 13, 16).

Darin liegt schon eine Modifikation dieses Typus, der, wie ich aus allem den Eindruck gewinne, bei nahe stehenden Pflanzen vielerlei Abwechslung zeigt. Diese Mannigfaltigkeit, für welche im nächsten Abschnitt neue Beispiele beigebracht werden, hängt sicher auch mit der Natur der typischen Funktion zusammen, die selbst aus mehreren Teilfunktionen besteht.

B.

Ein vergleichender Blick auf die von Goldflus und Lloyd in ihren Arbeiten gebotenen Figuren zeigt uns schon eine reiche Aus-

wahl von Verschiedenheiten in der Ausbildung des III. Antipodentypus. Es ist nur nötig, dieselben nach bestimmten Gesichtspunkten zu ordnen, um sogleich Belege für die hauptsächlichsten Modifikationen und Kombinationen zu haben. Dieser orientierenden Zusammenstellung füge ich zugleich meine eigenen Untersuchungen ein.

Zunächst kann der Antipodenapparat nach Gestalt, Zahl und Anordnung der einzelnen Zellen Verschiedenheiten aufweisen, ohne dafs dadurch der Gesamtapparat vom Typus abweicht. Sehr selten scheinen alle drei Antipoden nach Gröfse und Gestalt gleich entwickelt in einer Reihe hintereinander zu liegen. Am ehesten ist dies noch der Fall bei *Telekia speciosa* (9, Fig. 11) und *Cacalia hastata* (9, Fig. 10). Gewöhnlich nimmt eine besonders gestrecke Antipode fast die ganze Länge ein, z. B. die mittlere der drei Zellen bei *Gaillardia bicolor* (9, Fig. 7), oder die unterste bei *Callipeltis cucullaria* (22, Pl. 6, Fig. 3—5), *Galium triflorum* (22, Pl. 7, Fig. 7, 9). Die beiden andern Antipoden sind entweder weniger gestreckt (*Gaillardia*) oder beinahe kubisch (*Galium*) oder liegen nicht hinter, sondern nebeneinander (*Callipeltis*). Wenn diese Antipoden sich verbreitern, deutet das schon eine Kombination mit dem II. Typus an.

Der Tendenz, eine längere Leitungsbahn herzustellen, entspricht die Aneinanderreihung vieler, oft kleiner und mitunter sogar in der Leitungsrichtung abgeplatteter Zellen. Dadurch kommt eine mehrgliederige Leitungsröhre zustande, die bei *Centaurea dealbata* und *macrocephala* (9, Fig. 3, 4) aus vier Zellen, bei *Senecio Doria* (9, Fig. 8), *Cineraria maritima* (9, Fig. 14) aus 8—11 Zellen besteht. Bei *Gaillardia* und *Cineraria* wird dasselbe Resultat erreicht; im letzteren Falle erfolgt die Stoffleitung in den Antipoden mehr schrittweise von Zelle zu Zelle, im ersteren erscheint die ununterbrochene Wanderung der Stoffe begünstigt. Das Vorkommen nur einer Antipode in rein typischer Ausbildung ist bis jetzt nicht bekannt.

Die eben angeführten Spezies mit sehr langem, drei- oder mehrgliederigen Antipodenapparat liefern Beispiele für jene Modifikation der Funktion, bei der es besonders auf den Weitertransport, die Stoffleitung ankommt. Bei einer Reihe anderer Pflanzen tritt hinwieder in dem Anschwellen des unteren Endes des Antipodenkörpers die Tätigkeit als Saugorgan mehr in den Vordergrund, z. B. bei *Leucanthemum palustre* (9, Fig. 23, 25), *Galium tinctorum, aparine* (22, Pl. 7, Fig. 10, 14). Einen aus 20—25 Zellen bestehenden, deutlich als „suçoir“ entwickelten Antipodenapparat besitzt *Galatella rigida* (9, pag. 19, Fig. 19), ebenso *Morina longifolia* (2, pag. 66,

Fig. 62—64), nur stechen bei letzterer zwei Begleiterscheinungen besser hervor: die innige Verbindung der Antipoden mit einem Strang langgestreckter Zellen und das Zurücktreten einer Resorptionswirkung, indem zwischen den Antipoden und dem Epithel noch lange eine Nucellusschicht erhalten bleibt.

Da die resorbierende Tätigkeit vorwiegend dem I. Antipodentypus eigen ist, wie die verarbeitende dem II., so mufs man jene Fälle, in welchen diese Funktionen mit derjenigen des III. Typus vorkommen, als Kombinationen auffassen. Hieher gehören die schon (pag. 249) erwähnten *Centaurea crocodylium* und *Dahlia gracilis*. Für letztere mufs besonders der Mangel eines „cordon conducteur" unter den Antipoden und die Anordnung der zwei- bis mehrkernigen drei Antipoden in zwei Etagen auffallen (9, pag. 16). Auf die nahen Beziehungen, in welchen die Antipoden des I. Typus vielfach zu den Haustorien stehen, ist schon (pag. 225) hingewiesen worden. Bei den *Plantago*-Spezies finden sich verschiedene „haustoriale" Anordnungen der Antipoden neben einander vor (2, Fig. 45—54).

Neues Interesse bietet eine Reihe von Kombinationen des III. mit dem II. Typus, für die meine Untersuchungen die meisten Beispiele lieferten. Bei der Vereinigung der haustorialen und verarbeitenden Funktion in einem Apparat treten diese verschieden stark hervor. So haben wir einerseits Antipoden des II. Typus mit geringer Abweichung nach dem III. Typus hin wie bei den *Ranunculeen,* anderseits Antipoden des III. Typus, deren oberster Teil, einer oder mehreren Zellen angehörend, durch eine stärkere Entwicklung in die Breite sich dem II. Typus nähert, z. B. *Scorzonera alpina* (9, Fig. 20), *Diodia Teres* (22, Pl. 13, Fig. 5, 6). In gewissem Sinne in der Mitte zwischen beiden Typen stehen die im folgenden beschriebenen Kombinationen, unter denen wieder eine grofse Mannigfaltigkeit herrscht nach der Zahl der Antipoden und der Art ihrer Beteiligung an der Kombination.

An erster Stelle ist das Vorkommen einer einzigen Antipode in dieser kombinierten Ausbildung zu behandeln, und zwar bei *Torenia* in Weiterführung des bereits (pag. 223 f.) über deren Entwicklungsgang Gesagten. In welchem Stadium die Antipode ihre bleibende Gestalt erlangt, konnte nicht genau festgestellt werden; es scheint bald nach der Befruchtung der Fall zu sein. Von da an bleibt sich die Antipode bis in die ältesten Stadien ziemlich gleich. Sie ist überall von einer festen Membran umgeben, die sich mit Jod-Jodkalium allein und mit H_2SO_4 dazu tief gelb färbt. In ihrem reichen

plasmatischen, mit einem Kern versehenen Inhalt fand ich nie Stärke Die vermittelnde Stellung dieser Antipode bekundet sich durch ihren Zusammenhang mit dem Inhalt des Embryosackes und mit dem Leitstrang der Raphe. Letzterer besteht aus einem bis 10 Zellen breiten Streifen gestreckter parenchymatischer Zellen mit Cellulosewänden. In der Chalaza laufen diese Leitzellen ausschliefslich auf den Antipodenstiel zu, der sich seinerseits ihnen zukrümmt (Fig. 27—29). Der reiche Inhalt und der enge Anschlufs des Antipodenstieles an dieses Leitgewebe lassen über seine Bedeutung als haustorialen Teil der Antipode keinen Zweifel zu, umsoweniger als die Funktion dieses Organs von Balicka-Iwanowska (2, pag. 54) unter dem Namen eines Endospermhaustoriums erkannt wurde. An die frei in den Embryosackraum hineinragende Antipodenblase schliefst sich das Endosperm so eng an, dafs es beim Isolieren der Antipode daran hängen bleibt, während es sich von der Embryosackwand bzw. dem Epithel leicht loslöst (Fig. 27). Inhalt und Membranen des Endosperms verhalten sich chemisch wie die der Antipode. Das Endosperm bildet zuerst ein wenigzelliges lockeres Gewebe mit spärlichem Inhalt. Später, wenn das Epithel nicht mehr unterscheidbar ist, füllt es als weitmaschiges Gewebe den kugeligen Teil des Embryosackes aus. Das Embryokügelchen, dessen langer dünner Suspensor sich zwischen den Einschnürungszellen hindurch weiter verfolgen läfst, liegt in der Mitte des Endosperms (Fig. 28). Die Antipode ist auch in diesen Stadien deutlich sichtbar und, selbst während der Embryo schon Anfänge der Kotyledonen zeigt, noch inhaltsreich. Zwischen den beiden *Torenia*-Spezies fand ich aufser dem Mikropylenhaustorium der einen in diesen späteren Stadien keinen Unterschied. Auffallend ist das durchweg lockere Endosperm. Offenbart sich darin vielleicht eine Abhängigkeit desselben von der quantitativ geringen Leistungsfähigkeit der einen Antipode und von dem Mangel eines eigentlichen Gefäfsstranges im Funiculus?

Einen Fingerzeig zur Bejahung dieser Frage finde ich in dem Auftreten ebenfalls nur einer Antipode bei verschiedenen *Zingiberaceen,* die ein starkes Perisperm, aber nur ein schwaches Endosperm besitzen. Von diesen untersuchte ich eine *Costus*- und zwei *Elettaria*-Spezies von Java. Bei *Elettaria* (Fig. 33) steckt die verhältnismäfsig kleine Antipode mit ihrem kurzen dicken Stiel in einem Postament direkt über der Endverzweigung des Funiculusgefäfsbündels in der Chalaza, auch wenn die Samenanlage durch den Druck ihrer Nachbarinnen sehr unsymmetrisch entwickelt ist. Der Inhalt der Antipode

ist sehr dicht und in den meisten Fällen, wohl infolge der Konservierung, kontrahiert. Die Reaktionen ergaben die gleichen Resultate wie bei *Torenia;* die Postamentzellen färbten sich mit Jod-Jodkalium und H_2SO_4 grünlichblau wie bei den *Ranunculaceen.* Bei *Costus,* dessen Antipode sich ähnlich verhält (Fig. 34), laufen die Zellen zwischen der Chalaza und dem Antipodenpostament zwar ohne besondere Streckung in dieser Richtung, aber doch deutlich auf das letztere zu und sind reich an Stärke, die hingegen im Embryosack fehlt. Bei *Elettaria* gehen die Zellreihen in der Chalazagegend seitwärts in das Perisperm über und sind unmittelbar unter dem Antipodenpostament eher senkrecht als parallel zur Verbindungslinie zwischen Chalaza und Antipode orientiert. Demnach würde die Antipode wegen ihrer Stellung von dem Chalazastrom zwar nicht unversorgt bleiben, aber doch nicht die Hauptmasse desselben erhalten, da demselben im Interesse der stärkeren Perispermbildung eine andere Richtung gewiesen ist.

Ein drittes Beispiel einer einzelnen Antipode fand ich bei *Tofieldia calyculata* (Fig. 30—32). Sehr wahrscheinlich rührt hier die Einzahl der Antipoden von der frühen Auflösung der zwei andern Antipodenkerne her; denn schon sehr bald, vor der Membranbildung um die Antipode, sind im spitzen Embryosackende die zwei untern Antipodenkerne nur undeutlich sichtbar, der dritte, oberste Kern ist dagegen grofs und deutlich (Fig. 30). Auch nach Entstehen der Membran waren oft innerhalb derselben 2—3 Kerne zu sehen, meistens aber nur einer. Die Antipode reicht mit ihrem Stiel, an dessen Seiten sich die epithelartig den Embryosack umgebenden Nucelluszellen fortsetzen, bis zur Insertionshöhe des innern Integumentes hinab. Wie bei *Torenia* besteht hier das Raphebündel aus gestreckten Parenchymzellen, es enthält in keinem Stadium Gefäfse. Zur Zeit des 2—4-zelligen Embryos ist die Antipode oben stark verbreitert und von dem Endosperm bedeckt, das in einem dünnen Beleg, mit etwa 4 Kernen im Längsschnitt, den Embryosack auskleidet (Fig. 32). Die Reaktion ergab Stärke in den Integumenten und in der Chalaza. Diese Verhältnisse entsprechen im allgemeinen denen von *Torenia* und wären ebenso zu deuten. Von Hofmeister wird die Einzahl der Antipoden als Regel angegeben bei *Najas major, Hippeastrum aulicum, Bonapartea juncea* (19, pag. 676).

Der Gestalt nach unterscheiden sich von dieser einzelnen Antipode nicht wesentlich die in der Dreizahl vorhandenen gestielten Antipoden, die sehr häufig sind. Von den *Ranunculaceen* gehören

hierher: *Anemone nemorosa* und *hepatica* (Fig. 11—14), *Caltha palustris, Aconitum lycoctonum* und *napellus*. Bei *Anemone nemorosa* sind die Stiele kurz und stumpf, bei den andern laufen sie spitzig zu. Von *Anemone hepatica* bot eine anormal atrop ausgebildete Samenanlage ein interessantes Bild (Fig. 14). Integument und Eiapparat sind zurückgeblieben, die Antipoden sind sehr grofs, mit durch Jod-Jodkalium stark gelb gefärbtem Inhalt ganz gefüllt und mit mehreren Kernen ausgestattet, ihre Stiele sind zugespitzt und in das Chalazagewebe eingekeilt, das weiter unten eine fächerige Orientierung der Zellen zeigt. — Die von Osterwalder (23, pag. 39) bei *Aconitum napellus* ausführlich geschilderten Erscheinungen, die er als Beweise für die ernährungsphysiologische Rolle der Antipoden betrachtet (vgl. 34), sprechen, näher besehen, speziell für eine kombinierte haustoriale-verarbeitende Funktion derselben.

Ähnliche Antipoden kommen in starker Ausbildung bei den *Borraginaceen* und *Solanaceen* vor. Am gröfsten und denen von *Anemone* am ähnlichsten sind die Antipoden von *Symphytum officinale* (Fig. 35—38). Während sie in jüngern Stadien seitwärts unten im Embryosack stecken, rücken sie später wie bei *Ranunculus acer* durch das einseitige Wachstum der Samenanlage weiter hinauf, immer so, dafs sie direkt über der Einmündung des Funiculusbündels stehen. Schliefslich befinden sie sich im obern Drittel des Embryosackes (Fig. 38). Der gefäfsreiche Leitstrang des Funiculus verzweigt sich sogleich nach dem Eintritt in die Samenanlage über ihre ganze Oberfläche, so dafs die Antipoden mit dem angrenzenden Gewebe mitten in den unter ihnen auseinandergehenden Gefäfsbündelstrahlen sitzen. Die Antipoden sind immer noch ohne Spuren des Zerfalles vorhanden, wenn der grofse, ovale Embryo schon Anfänge der Samenlappen zeigt. Später, wenn der Embryo nach der raschen Entwicklung der mächtigen Kotyledonen den ganzen Embryosack ausfüllte, konnte ich die Antipoden nicht mehr finden. — Bei *Pulmonaria officinalis* liegen die mehr allmählich als plötzlich in den stumpfen Stiel zulaufenden Antipoden in dem schmalen Teil des Embryosackes, unter welchem das Gefäfsbündel eintritt (Fig. 39). Diese dem Embryo diametral gegenüberliegende Anheftungsstelle behalten sie bei, da der Embryosack nicht einseitig herabwächst.

Die grofsblasigen Antipoden von *Hyoscyamus niger* sitzen, nach der Befestigungsstelle hin verjüngt, etwas seitwärts einer optisch scharf hervortretenden Zellgruppe auf (Fig. 40). Diese Zellgruppe kommt auch hei *Atropa belladonna* und *Solanum dulcamara* (Figur 41) unter

gleichen Verhältnissen vor. Ihre Membranen zeigen bei der letzteren Spezies eine feine körnige Zeichnung, die nach genaueren Untersuchungen sehr wahrscheinlich von den feinen Tüpfeln der sonst cutinähnlichen Membran herrührt. Physiologisch ist diese Tüpfelung nicht mifsverständlich, zumal bei all diesen *Solanaceen* zwischen dem Ende des Raphebündels und dieser Zellgruppe ein Leitungsgewebe besteht. In Stadien mit einem vielzelligen Embryo waren diese Zellen noch deutlich, die Antipoden waren aber nicht mehr vorhanden.

Um auch aus dem Kreise der *Monokotylen* einige Beispiele zu erwähnen, sei hingewiesen auf die Untersuchungen Westermaiers über *Crocus vernus* (31, pag. 21). Aus dem chemischen und anatomischen Verhalten der Samenanlage geht hervor, dafs die birnenförmigen Antipoden „wahrscheinlich die alleinige Eintrittsstelle für einwandernde Stärke etc. darstellen". Im Embryosack selbst wurde keine Stärke nachgewiesen. Ganz gleiche Verhältnisse fand ich bei *Scilla bifolia*. Überhaupt scheint diese Kombination der Antipoden bei den *Liliaceen*, aus der Literatur (z. B. 32, pag. 268 ff.) und gelegentlichen Beobachtungen zu schliefsen, häufig zu sein.

Nimmt bei diesen Beispielen jede Antipode an der Bildung der Kombination ganz und in gleicher Weise teil, so tragen bei andern Pflanzen die einzelnen Zellen in verschiedener Weise zur Herstellung des kombinierten Antipodenapparates bei, indem die einen nur den gestreckten Saugstiel, die andern allein oder mit einem Teil der ersteren zusammen den Blasenteil bilden. Dies geschieht meist bei Vermehrung der Antipoden über die Normalzahl, z. B. bei *Inula Helenium* (9, Fig. 1, 13), wo von den vier Antipoden die zwei unteren übereinander den Stiel, die zwei oberen nebeneinander die Blase ausmachen. Die *Rubiaceen* bieten Beispiele für die verschiedensten Arten der Anordnung zu dieser Kombination. So zeigt *Houstonia coerulea* (22, Pl. 14, Fig. 9) drei gleiche birnenförmige Antipoden nebeneinander, bei *Callipeltis cucullata* (22, Pl. 5, Fig. 9), *Rubia tinctoria* (22, Pl. 10, Fig. 5) bildet die unterste Antipode allein den sehr langen Stiel und ihr oberes, etwas verdicktes Ende mit den beiden anderen kubischen Antipoden den Blasenteil. *Asperula azurea* weicht von diesen Gattungen und den anderen *Asperula*-Arten dadurch ab, dafs die zwei oberen Antipoden zu sehr grofsen kugeligen Blasen werden. Während ihres Wachstums verschaffen sie sich Raum und Nahrung durch die Auflösung des benachbarten Gewebes (22, pag. 41). Bei den anderen *Asperula*-Arten schwankt die Zahl der Antipoden zwischen drei und sieben und ihr Verhalten ist sehr verschieden. Oft bilden mehrere

zusammen den Blasenteil, oft sind sie schlank und in zwei Reihen angeordnet. Bei *Diodia Virginiana* und *teres* (22, Pl. 12, Fig. 6, 7, 11, 12; Pl. 13, Fig. 5, 6) sind 4—10 Antipoden vorhanden, entweder alle länglich und in Reihen geordnet als Leitzellen, oder es lagern sich über einer langen haustorialen Zelle mehrere kleinere Zellen zu einem massigen Kolben zusammen. Dafs die Betrachtung der *Rubiaceen*-Antipoden unter diesen Gesichtspunkten als Kombinationen richtig ist und mit den Resultaten des Autors übereinstimmt, geht aus dessen Schlufssätzen hervor (22, pag. 64 f. a, b, c), in denen sie als Leit-, Nähr- und Absorptionszellen aufgeführt werden.

Es erübrigt noch ein ähnlicher Nachweis für die Arbeit von Ikeda über *Tricyrtis hirta*. Dieselben Vorgänge, aus welchen die resorbierende Tätigkeit der Antipoden erschlossen wurde, wiederholen sich hier: „The nucellar cells surrounding the conducting passage degenerate probably on account of enzymes secreted by the antipodals“ (20, pag. 66). Mit den Antipoden des I. Typus zeigen die von *Tricyrtis* Ähnlichkeit durch den Mangel oder die Zartheit der Membran, soviel aus den Figuren ersichtlich ist; im Text vermisse ich jede Angabe hierüber. Der haustorialen Funktion sind sie durch ihre Birnenform und ihre Einkeilung in das Leitgewebe angepafst. Die Beweismomente hiefür und besonders für die verarbeitende Tätigkeit derselben zusammenfassend, schliefst Ikeda: „All justify the conclusion that the antipodals in *Tricyrtis hirta* are the centre of absorption of raw materials, their elaboration into the proper form and the means of the transmission of food to the proper place“ (20, pag. 66). Damit erweist sich *Tricyrtis hirta* als Beispiel einer Kombination aller drei Antipodentypen und zeigt zugleich, wie deren Funktionen zusammenwirken.

Im allgemeinen folgt aus dieser Darlegung die Berechtigung, eine Ausbildungsweise der Antipoden als einen anatomisch-physiologischen Typus derselben zu betrachten, wenn die anatomisch-physiologischen Merkmale nach einer der drei Richtungen hin vorwiegen.

C.

Die Verhältnisse der Samenanlage, zu welchen die haustorialen Antipoden Beziehungen erkennen lassen, sind bei den Hauptvertretern dieses Typus, den *Compositen* und *Rubiaceen* etwas verschieden, stellen aber die gleichen physiologischen Forderungen in der Antipodengegend.

Für die *Compositen* vergleicht bereits Goldflus die Gröfse des Embryosackes und der ganzen Samenanlage (9, pag. 7). Der gegen-

über dem ganzen Samen sehr kleine Embryosack ist wegen seiner apikalen Lage an der Mikropyle von dem Chalazaende weit entfernt. Das Rapheleitbündel steigt aber bis zu unterst in die Chalaza hinab (vgl. 9, pag. 13; *Centaurea alpina*). Die nötige Verbindung zwischen dem nahrungsbedürftigen Embryosack und dem in die Chalaza geleiteten Nahrungsstrom wird nun hergestellt einerseits durch das Leitgewebe („tissu conducteur, pseudochalaze“) über der Chalaza und anderseits durch den raketenförmig zugespitzten und an dieses Leitgewebe anschliefsenden Embryosack selbst. In der Spitze des letzteren stecken die serial entwickelten Antipoden als Haustorialapparat.

Bei den *Rubiaceen* zeigt der fertige Embryosack eine ähnliche Lage und Gröfse, aber infolge eines besonderen Entwicklungsganges (22, pag. 63). Bei den *Galieen* und bei *Diodia* bricht die zum Embryosack bestimmte Makrospore, die nahe der Chalaza entsteht, die Kernwarze durch und wandert in die Spitze der Mikropyle, so dafs sie mit ihrem Hauptteil von der Chalaza weit abliegt. Die Verbindung mit dem in der Chalaza endenden Leitbündel wird nun dadurch hergestellt, dafs der Antipodenapparat mit einer oder mehreren seiner Zellen schlauchförmig abwärts wächst, bis er mit seinem Saugende der Chalaza nahe kommt. Welche Entfernungen dabei überbrückt werden müssen, zeigen die Figuren von *Galium triflorum* (22, Pl. 7, Fig. 9) und *Diodia Virginiana* (22, Pl. 12, Fig. 6, 8, 9). Aus denselben ist zugleich zu ersehen, wie die Verbindung hergestellt wird, bei *Galium* durch die aufserordentliche Länge der untersten Antipode allein, bei *Diodia* dadurch, dafs sich an den mehrzelligen gestreckten Antipodenkomplex die Archesporzellen anschliefsen, von denen aus hinwieder die gestreckten Chalazazellen bis zum Gefäfsbündelende gehen (22, pag. 50 f.). Deutlicher kann das Bestreben, die weitentfernte Nahrungsquelle aufzusuchen und mit der Verbrauchsstelle zu verbinden, nicht zum Ausdruck kommen. Die in der Gestaltung der Antipoden von den vorigen verschiedenen *Houstonia* und *Richardsonia* weichen auch durch die Entwicklung des Embryosackes „in situ“ von den übrigen *Rubiaceen* ab (22, pag. 63).

In bezug auf das Embryosackepithel verhalten sich die beiden Hauptvertreter des III. Antipodentypus ganz verschieden. Bei den *Compositen* macht das allgemein und stark entwickelte Epithel seine Tätigkeit durch die Auflösung der angrenzenden Integumentzellen bemerkbar. Den *Rubiaceen* fehlt ein solches Epithel vollständig. Treten andere Organe an dessen Stelle stärker entwickelt auf? Schon die Antipoden allein sind mächtiger und durch den meist direkten

Anschlufs an das Chalazagewebe leistungsfähiger. Der Reichtum und die Beschaffenheit ihres Inhaltes und desjenigen des Embryosackes — es findet sich häufig Stärke — beweisen, dafs die Tätigkeit der Antipoden im Transport unverarbeiteter Nahrung beinahe aufgeht.

Im ganzen läfst sich bei den *Rubiaceen* eine Stufenleiter von Ernährungseinrichtungen, die einander der Reihe nach ablösen, erkennen. Zuerst sind es die nicht zur Weiterentwicklung gelangenden Archesporzellen, die entweder schon bald vom Embryosack aufgezehrt werden oder ihm eine Zeitlang als Haustorien dienen wie bei *Diodia;* an sie schliefsen sich örtlich und zeitlich die Antipoden an; mit der Bildung des Endosperms übernimmt eine periphere Schicht seiner Zellen (22, pag. 66) die Auflösung und Absorption des benachbarten Integumentes; der rasch wachsende Embryo besitzt einen stark entwickelten Suspensor, dessen Zellen seitwärts zwischen die Endospermzellen eindringen. Eine Ausnahme bildet teilweise *Diodia,* deren Suspensor fadenartig dünn bleibt (22, pag. 52). Wie zur Bestätigung der Regel geht hier das Wachstum des Embryo in den jüngeren Stadien auffallend langsam, und erst später, wenn die Kotyledonen sich bilden, rascher vor sich.

Werfen wir noch einen Blick auf die Pflanzen des I. und II. Antipodentypus, um ihre eventuellen stellvertretenden haustorialen Apparate mit dem III. Typus zu vergleichen. Schon bei *Anemone, Aconitum, Symphytum, Scilla, Elettaria,* die neben dem überwiegenden Blasenteil noch einen Saug- oder Stielteil der Antipoden haben, tritt das Bedürfnis eines langgestreckten Saugorgans stark zurück, indem die Antipoden ohnedies der Endverzweigung des Funiculusbündels nahe sind. Der kurze Zwischenraum wird von einem Leitgewebe eingenommen. Oft, wie bei *Symphytum,* scheint der kurze, dicke Stiel der Antipoden fast ebenso sehr der dauernden Befestigung in der Nähe der Nahrungsquelle als der Herstellung eines Haustoriums zu dienen. Bei den übrigen *Ranunculaceen* und bei den *Gramineen* sind die Antipoden der Chalaza mit ihren Gefäfsen von Anfang an nahe und bleiben es bei dem weiteren Wachstum des Embryosackes. Stielbildung ist daher selten oder nur andeutungsweise vorhanden. Auch im Endosperm und an der Keimanlage treten bei der langsamen Entwicklung der letzteren keine haustorialen Einrichtungen auf.

Mannigfaltiger sind die Verhältnisse bei den Pflanzen des I. Antipodentypus. Bei einem Teile derselben, den *Cruciferen* und *Papilionaceen,* rückt durch die Resorption des Nucellus die Basis des

Embryosackes der Chalaza und ihrem Gefäfsbündel immer näher; es fehlen da haustoriale Organe. Bei dem gröfsten Teil der von Balická-Iwanowska und Billings untersuchten Pflanzen kommt es in der Chalazaregion zur Bildung von Endospermhaustorien. Diese sind durch ihre Gestalt und Inhaltsbeschaffenheit den haustorialen Antipoden recht ähnlich. Man vergleiche diesbezüglich *Bartsia alpina* (2, Fig. 30) mit *Leucanthemum lacustre* (9, Fig. 25), *Rhinanthus minor* (2, Fig. 37) mit *Galium tinctorum* (22, Pl. 7, Fig. 10). Da die Tätigkeit der Endospermhaustorien im allgemeinen in eine spätere Zeit fällt als die der Antipoden und daher auch quantitativ mehr zu leisten hat, sind diese auch reicher und stärker entwickelt als die Antipodenhaustorien. Auf andere Wechselbeziehungen ist schon früher (pag. 225, 244) hingewiesen worden. Mit den Chalazahaustorien treten bei diesen Pflanzen oft auch Mikropylenhaustorien auf. An ihrer Bildung beteiligen sich: das Endosperm (vgl. 2, pag. 55; 3, pag. 58) oder der Suspensor (vgl. 1, pag. 16) oder selbst die Synergiden (vgl. 1, pag. 2; 3, pag. 60).

In manchen Fällen eines mehrzelligen Archespors nehmen die Archesporzellen als Haustorien an der Ernährung des Embryosackes teil, z. B. bei *Diodia Virginiana* und *Houstonia*. Bei diesen liegen sie direkt unter den Antipoden und besitzen mit ihnen dasselbe Aussehen und dieselbe Funktion (vgl. pag. 257).

Als letztes, geradezu frappantes Beispiel für die Wechselbeziehung zwischen den Antipoden und analogen Organen kann ich, auf die Auffassung Goebels gestützt, *Casuarina* anführen, bei der Antipoden bekanntlich fehlen. „Die Makrosporialhaustorien treten an ihre Stelle“ (8, pag. 802).

Schlufs.

Durch die vergleichende Betrachtung der Antipoden an sich und im Zusammenhange mit den Einrichtungen und Verhältnissen der Samenanlage überhaupt gelang es, neue und umfassendere Beweise für die ernährungsphysiologische Bedeutung der Antipoden und eine klarere Einsicht in die Art ihrer Funktion zu gewinnen. Dabei ergab sich, dafs folgende drei anatomisch-physiologische Antipodentypen zu unterscheiden sind:

I. Typus. Die Antipoden bleiben auf dem untersten Differenzierungsgrade stehen als nackte Protoplasten oder lose Zellen. Ihre Funktion besteht vorwiegend in der Auflösung oder Resorption des Nucellus. Hieher gehören besonders die Antipoden

der *Orchideen*, *Cruciferen*, *Geraniaceen*, *Linaceen*, *Papilionaceen*, *Primulaceen*, *Polemoniaceen* und *Scrofulariaceen*.

II. Typus. Die wohldifferenzierten Antipodenzellen schliefsen sich zu einem rundlichen Zellkomplex zusammen, der die Verarbeitung oder Umwandlung der dem Embryosack zugeführten Stoffe zur Hauptaufgabe hat. Dieser Typus ist vertreten durch die *Gramineen*, *Araceen*, *Ranunculaceen*, *Mimosaceen*, *Caesalpiniaceen* und überwiegt auch in der Kombination mit dem III. Typus bei den *Liliaceen*, *Iridaceen*, *Zingiberaceen*, *Borraginaceen*, *Solanaceen*.

III. Typus. Die Antipodenzellen sind einzeln oder insgesamt von langgestreckter Gestalt und dienen dem Embryosack vorwiegend als Haustorien. Diesen Typus zeigen meistens die Antipoden der *Rubiaceen* und *Compositen*.

In diese drei Typen, deren Modifikationen und Kombinationen können, so weit ich das Gebiet überblicke, alle bekannten Fälle eingereiht werden.

Der jeweilige Ausbildungsgrad der Antipoden erweist sich als ein Glied im Gesamtorganismus der embryonalen Ernährungseinrichtungen. In diesem Organismus teilen sich die Antipoden und die übrigen morphologischen Glieder der Samenanlage bei den systematischen Pflanzengruppen in verschiedener Weise in die Aufgaben desselben, immer stehen sie nach Bau und Funktion untereinander und mit der ganzen Ernährungsweise in wechselseitiger Beziehung.

Die Untersuchungen zu der vorliegenden Arbeit wurden im botanischen Institut der Universität Freiburg in der Schweiz unter der Leitung des Herrn Professor Dr. M. Westermaier ausgeführt. Meinem hochverehrten, leider allzu früh verstorbenen Lehrer bleibe ich zu innigem Danke verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

1. Areschoug, F. W. C., Det fanerogama embryots nutrition. Lunds Univ. Arsskrift, Tom. XXX, 1894.
2. Balicka-Iwanowska, G., Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certain Gamopetales. Flora, Bd. 86, 1899.
3. Billings, H. F., Beiträge zur Kenntniss der Samenentwicklung. Flora, Bd. 88, 1901.
4. Campbell, D. H., Notes on the structure of the Embryosack in Sparganium and Lysichiton. Bot. Gaz., tom. 27, 1899.
5. — Studies on the Araceae. Ann. of Bot., vol. XIV, 1900.

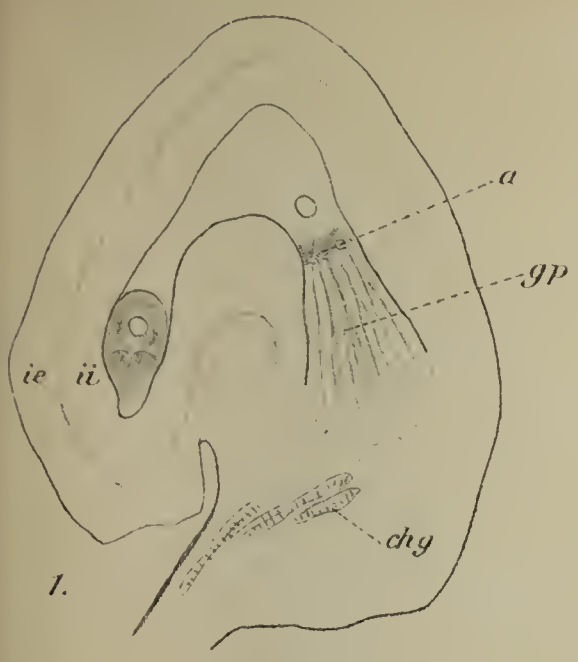
6. Correns, C., Untersuchungen über die Xenien bei Zea Mais. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 17, 1899.
7. Ernst, A., Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von Tulipa Gesneriana L. Flora, Bd. 88, 1901.
8. Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.
9. Goldflus, M., Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées. Journ. de Bot., tom. XII—XIII, 1898—99.
10. Guignard, M. L., Recherches d'embryogénie végétale comparée: Légumineuses. Ann. d. scienc. nat. 6. Sér. Bot., Tom. XII, 1881.
11. — Sur l'origine du sac embryonnaire et le rôle des antipodes. Bull. d. l. soc. bot. d. France, tom. 28, 1881.
12. — Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. Ann. d. scienc. nat. 6. Sér. Bot., Tom. XIII, 1882.
13. — Nouvelles recherches sur la double fécondation chez les Végétaux angiospermes. Extr. d. Compt. rend. des séances de l'Acad. d. Sc., tom. CXXXI, 1900.
14. — La double fécondation dans le Maïs. Extr. du Journ. de Bot., tom. XV, 1901.
15. — La double fécondation chez les Renoncolacées. Journ. de Bot. tom. XV, 1901. Referat: Bot. Centralbl., Bd. 89, 1902.
16. Haberlandt, G., Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887.
17. — Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1896.
18. Hegelmaier, Untersuchungen über die Morphologie des Dikotyledonen-Endosperms. Nova Acta d. ksl. leop. carol. D. Akad. d. Naturf., Bd. XLIX, 1885.
19. Hofmeister, W., Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. Leipzig 1861.
20. Ikeda, T., Studies in the Physiological Functions of Antipodals and the Phenomena of Fertilization in Liliaceae. I. Tricyrtis hirta. Bull. of the Agric. College, Vol. V. Tokyo 1902.
21. Klercker, J. E. F., Sur l'anatomie et le developpement de Ceratophyllum. Stockholm 1885.
22. Lloyd, F. E., The comparative Embryologic of the Rubiaceae. II. Part. Memoirs of the Torrey Bot. Club, Vol. VIII, 1902.
23. Osterwalder, A., Beiträge zur Embryologie von Aconitum Napellus L. Flora, Bd. 85, 1898.
24. Rosenberg, O., Physiologisch-cytologische Untersuchungen über Drosera rotundifolia L. Upsala 1899.
25. — Über die Embryologie von Zostera marina L. Stockholm 1901.
26. Schnegg, Beiträge zur Kenntnis von Gunnera. Flora, Bd. 89, 1902.
27. Strasburger, E., Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung" bei den Angiospermen. Bot. Ztg., 1900.
28. — Ein Beitrag zur Kenntnis von Ceratophyllum submersum und phylogenetische Erörterungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 37, 1902.
29. — Das kleine botanische Praktikum. Jena 1902.
30. Vries, H. de, Sur la fécondation hybride de l'endosperme chez le Maïs. Rev. gén. de Bot., 1900. Referat: Bot. Ztg., 1900.
31. Westermaier, M., Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden. Nova Acta d. kls. leop. carol. D. Akad. der Naturf., Bd. LVII, 1890.
32. — Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe. Beiträge zur wissensch. Bot. von Fünfstück, Bd. I, Abt. 2, 1896.
33. — Berichtigung zu meiner Arbeit „Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe." Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XIV, 1896.
34. — Historische Bemerkungen zur Lehre von der Bedeutung der Antipodenzellen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XVI, 1898.
35. Wiegand, K. M., The development of the Embryosac in some Monocotyledonous Plants. Bot. Gaz., vol. 30, 1900. Referat: Bot. Ztg., 1900.

Erklärung der Figuren.

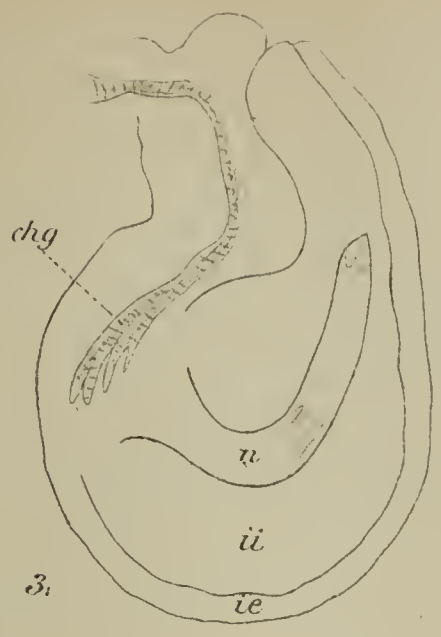
Tafel I und II.

a Antipoden, *ap* Antipodenpostament, *bs* blaugefärbter Antipodenstiel, *ch* Chalaza, *chg* Endverzweigung des Chalazagefäfsbündels, *e* Embryo, *ed* Endosperm, *eis* Einschnürungszellen, *ep* Embryosackepithel, *es* Embryosack, *gb* gelbgefärbter Blasenteil der Antipoden, *gp* Gewebepfosten, *i* Integument, *ie* äufseres, *ii* inneres Integument, *l* Leitgewebe zu den Antipoden, *n* Nucellus, *rl* Rapheleitstrang (gefäfsfrei), *rg* Raphegefäfsbündel, *s* Suspensor, *sb* Suspensorblase.

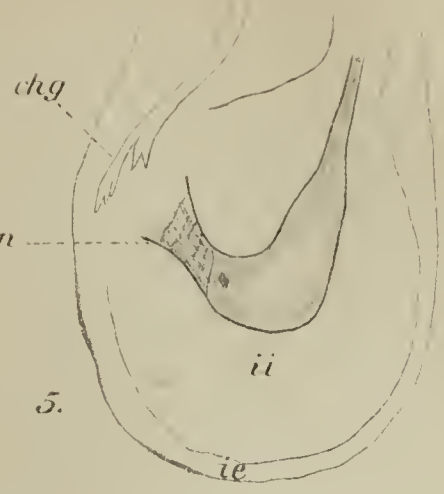
Fig. 1. *Capsella bursa pastoris.* Schnitt durch die Samenanlage zur Befruchtungszeit. Vergr. 130.
„ 2. — Nucellusresorption bei *gp* angelangt. Vergr. 100.
„ 3—5. *Raphanus raphanistrum.* Samenanlage. Fortschreitende Resorption des Nucellus. Vergr. 90, 160, 70.
„ 6. *Alisma Plantago.* Embryo. *d* dünne Stelle der *sb.* Vergr. 200.
„ 7. *Ranunculus bulbosus.* Samenanlage vor der Befruchtung. Vergr. 30.
„ 8. *Ranunculus auricomus.* Samenanlage mit Endospermgewebe. Vergr. 20.
„ 9. *Ranunculus acer.* Samenanlage kurz vor der Gewebebildung im Endosperm. Vergr. 25.
„ 10. — Die Orientierung der Endospermzellen. Vergr. 10.
„ 11. *Anemone nemorosa.* Die drei Antipoden isoliert. Vergr. 110.
„ 12. — Eine Antipode isoliert. Vergr. 110.
„ 13. *Anemone hepatica.* Normale Samenanlage nach der Befruchtung. Vergr. 25.
„ 14. — Anormal atrope Samenanlage. Vergr. 55.
„ 15. *Loxococcus rupicola.* Samenanlage. Die Antipoden auf dem Gewebeteller. Vergr. 20.
„ 16. *Pinanga molucana.* Samenanlage. Vergr. 15.
„ 17. *Avena pubescens.* Samenanlage kurz nach der Befruchtung. Vergr. 90.
„ 18. — Embryosack etwas später als Fig. 17. Vergr. 70.
„ 19. *Anthoxanthum odoratum.* Samenanlage. Vergr. 70.
„ 20. *Triticum repens.* Samenanlage vor der Befruchtung. Vergr. 130.
„ 21. — Embryosack einige Zeit nach der Befruchtung. Vergr. 60.
„ 22. — Vielzellige Antipoden. Vergr. 110.
„ 23. *Hordeum murinum.* Samenanlage mit dreizelligem Embryo. Vergr. 15.
„ 24—28. *Torenia.* Die fortlaufenden Stadien der Samenanlage. Vergr. 235, 125, 165, 130, 115.
„ 25. — Species mit dem Mikropylenhaustorium. Vergr. 125.
„ 29. — Die Antipode von Fig. 28 in der Chalaza. Vergr. 170.
„ 30—32. *Tofieldia calyculata.* Drei Stadien der Samenanlage nacheinander. Vergr. 155, 120, 80.
„ 33. *Elettaria* spec. Die Antipode auf dem Postament mit kontrahiertem Inhalt. Vergr. 220.
„ 34. *Costus* spec. Die Antipode von Endosperm überzogen. Vergr. 220.
„ 35. *Symphytum officinale.* Samenanlage mit mehrzelligem Embryo. Vergr. 20.
„ 36. — Die Antipoden von Fig. 35. Die punktierte in tieferer Einstellung. Vergr. 70.
„ 37. — Samenanlage mit lockerem Endospermgewebe. Vergr. 35.
„ 38. — Samenanlage kurz vor Entwicklung der Kotyledonen. Vergr. 15.
„ 39. *Pulmonaria officinalis.* Samenanlage mit vielzelligem Embryo. Vergr. 25.
„ 40. *Hyoscyamus niger.* Embryosack nach der Befruchtung. Vergr. 110.
„ 41. *Solanum dulcamara.* Zellen mit Tüpfeln an der Chalazaspitze des Embryosackes. ⟶ Richtung des Leitgewebes. Vergr. 370.



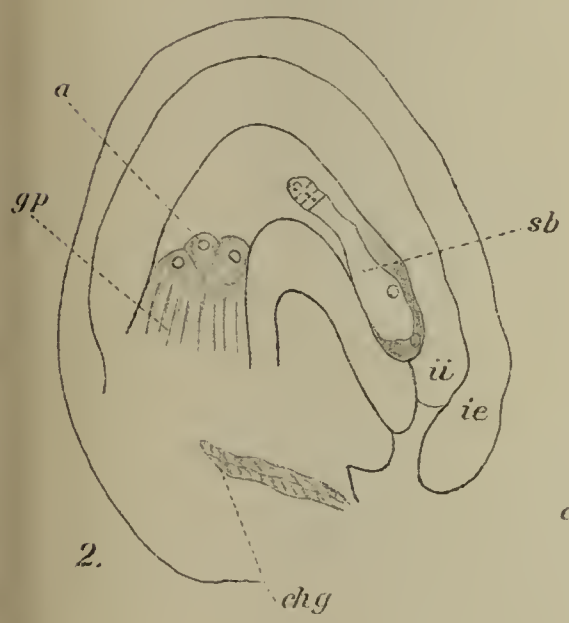
1.



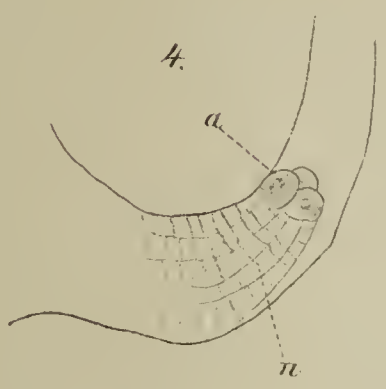
3.



5.

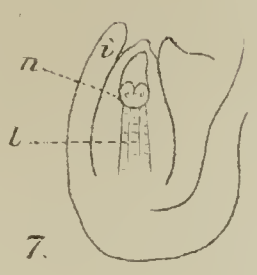


2.

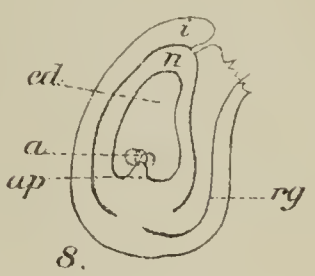


4.

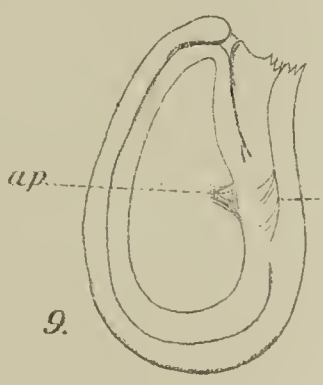
6.



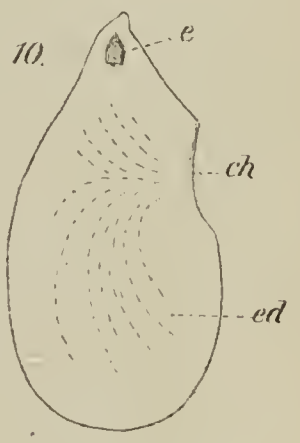
7.



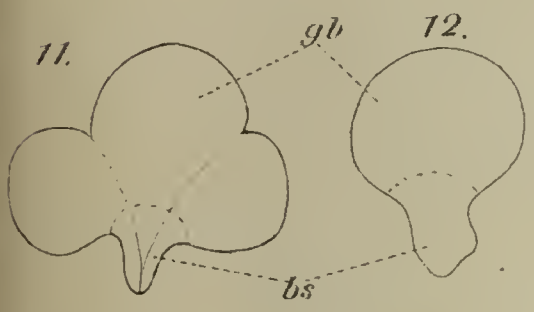
8.



9.

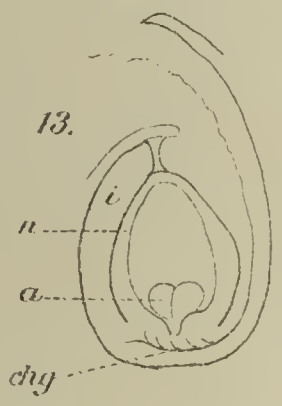


10.

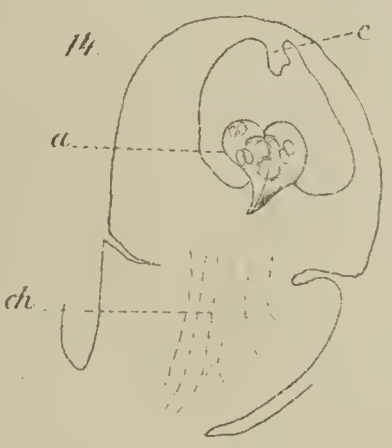


11.

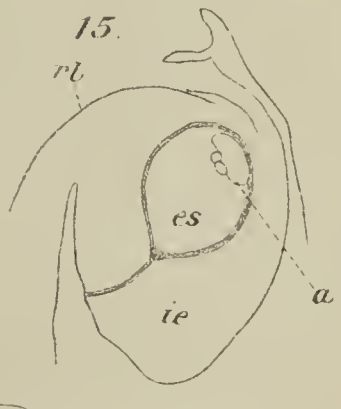
12.



13.

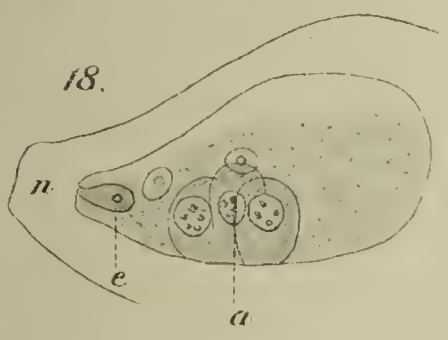


14.

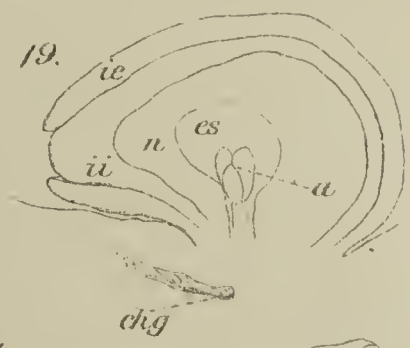


15.

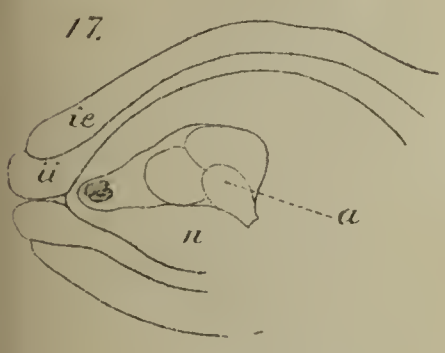
16.



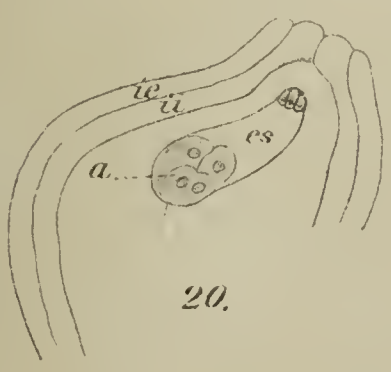
18.



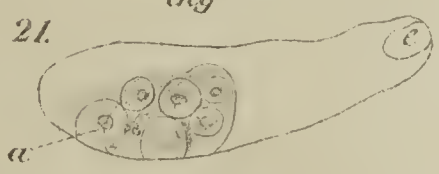
19.



17.

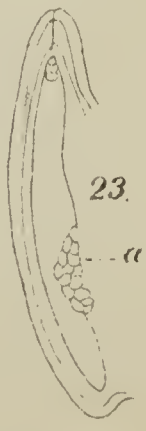


20.



21.

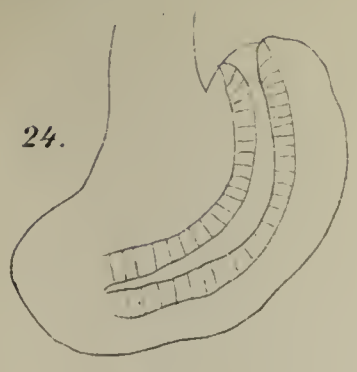
22.

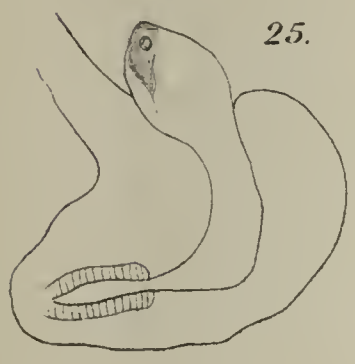


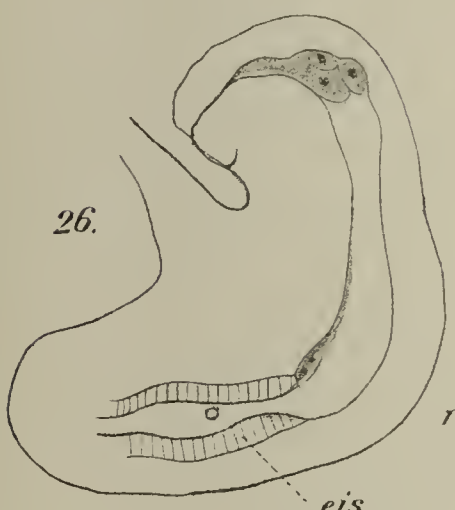
23.

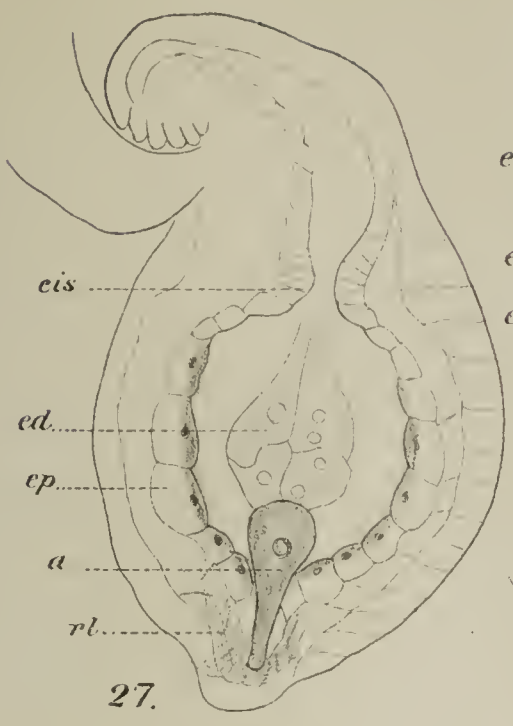
Autor del

L. J. Thomas, lith. Inst. Berlin S.S.

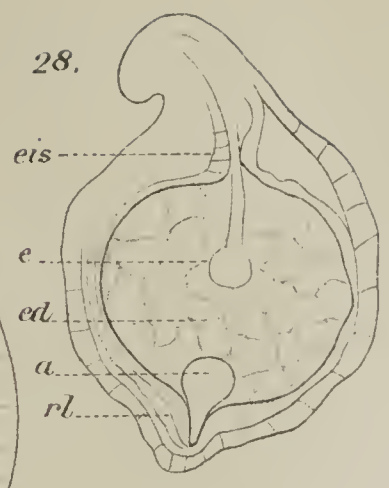

24.


25.

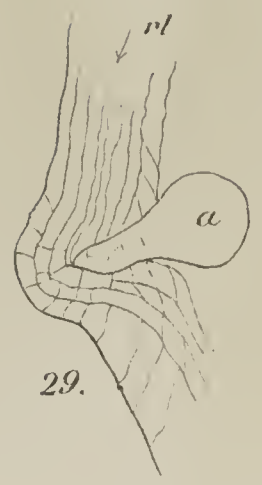

26.



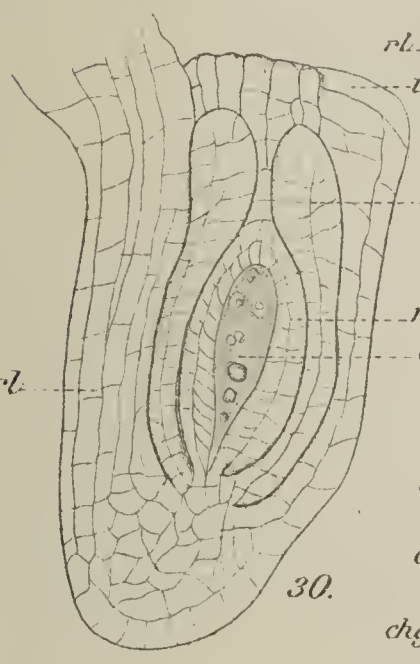
27.



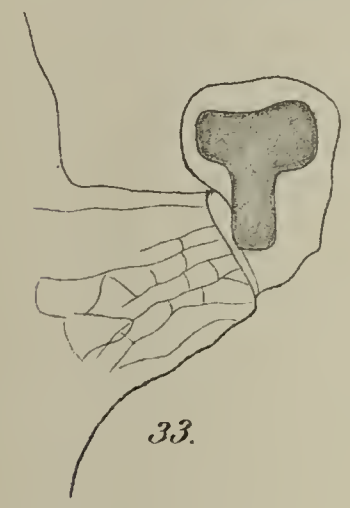
28.



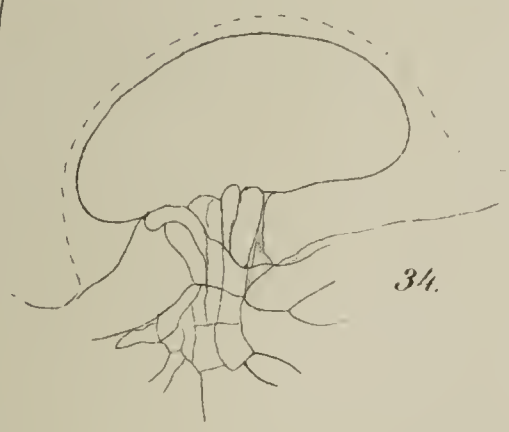
29.

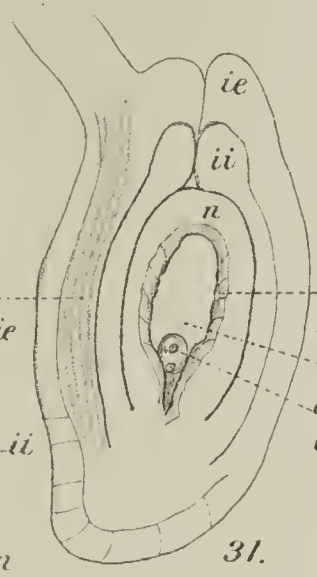


30.

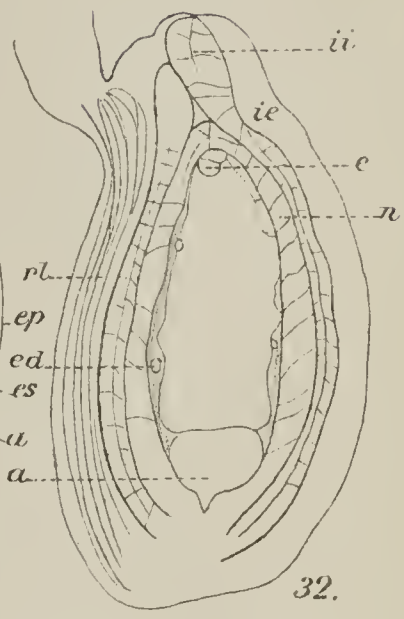


33.

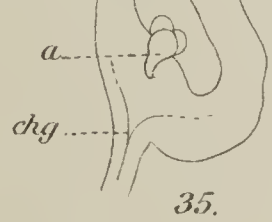

34.



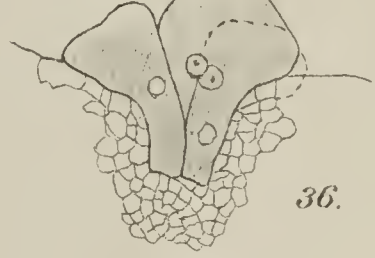
31.

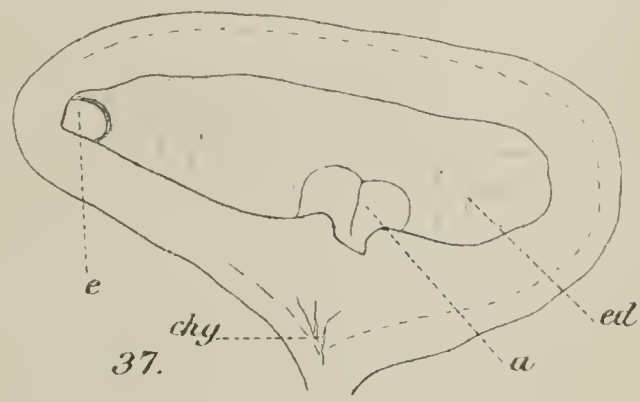


32.

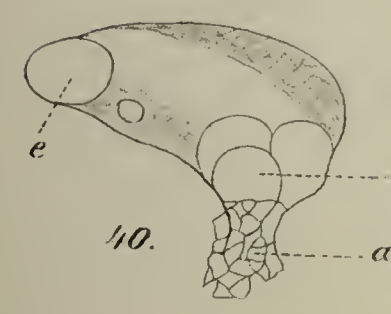


35.


36.



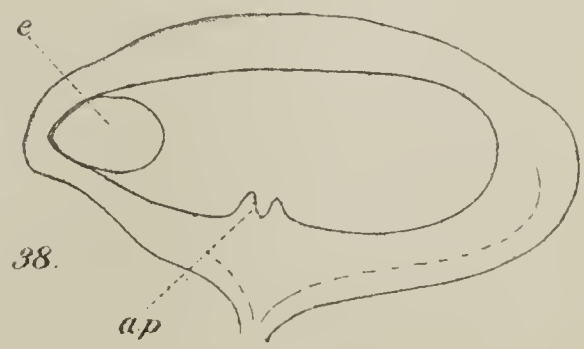
37.



39.

41.

40.



38.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 94

Autor(en)/Author(s): Lötscher P.Konrad

Artikel/Article: Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage 213-262