

VII.

Beeinflusst das Licht die Organanlage am
Farnembryo?

Von

Dr. E. Heinricher.

Mit drei Holzschnitten.

lösungen
abrik H.
alia aus-
Tropfen.
edünnten
nen Um-
be, mit
nen Prä-
gr. 250.)
Alcohol
ectträger
nscheibe
eführten
und in
ach der
äschens).

Einleitung

IV

VII

Bestandtheile des Lichtes die Organanlage am

Embryony

Dr. R. Heintze

Durch Versuche ist es bereits vielfach festgestellt, dass im Pflanzenreiche Schwere und Licht die Ausbildung schon angelegter Organe oder die Anlage solcher selbst beeinflussen und bestimmen. Wir brauchen hier nur auf die Arbeiten von VÖCHTING¹⁾ und SACHS²⁾ zu verweisen, welche uns eine ganze Reihe geeigneter Beispiele liefern. Bei consequenter Verfolgung der nach und nach gewonnenen Erfahrungen musste auch die Frage aufgeworfen werden, ob nicht schon die Differenzirung der Organe des Embryo unter der bestimmenden Einwirkung äusserer Kräfte sich vollziehe, ob nicht die Vertheilung der Organe am Embryo durch diese Kräfte bestimmt sei, ob daher bei veränderter Wirkungsrichtung der Kräfte nicht etwa eine Verlagerung der Organanlagen Platz greifen könne.

Diese Frage wurde in der That schon 1878 von LEITGEB³⁾ gestellt und durch Versuche, wenigstens bezüglich der Einwirkung der Schwerkraft, beantwortet. Der Embryo der Farne musste als ein besonders geeignetes Object erscheinen, da derselbe schon nach Bildung der Octanten seine Thallomnatur aufgibt und mit der Differenzirung der Organe beginnt. Diese zeigen bekanntlich unter normalen Verhältnissen eine ganz bestimmte Lage gegenüber dem Prothallium und dem Archegon. Es wird nicht überflüssig sein, der rascheren Orientirung wegen, diese Lage der Octanten und der daraus hervorgehenden

1) „Ueber Organbildung im Pflanzenreich“. Bonn, I. u. II. Theil, 1878 u. 1884.

2) „Stoff und Form der Pflanzenorgane“, I. u. II. Thl., in Arbeiten des botan. Instituts zu Würzburg, Bd. II.

3) „Zur Embryologie der Farne“, Sitzb. der k. Akad. der Wissensch. LXXVII. Bd., I. Abth., 1878, p. 3, und „Studien über Entwicklung der Farne“, Sitzb. der k. Akad. der Wissensch., LXXX. Bd., I. Abth., 1879.

Organe am Embryo der *Polypodiaceen* an der Hand des beigegebenen Holzschnittes kurz in Erinnerung zu bringen.

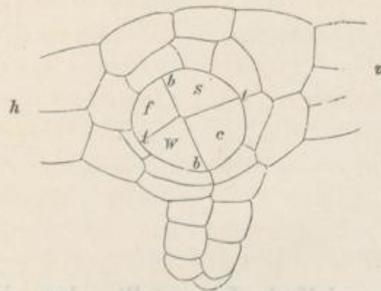


Fig. 1. Längsschnitt durch ein Polypodiaceenprothallium mit Archegon und Embryo, die Vertheilung der Organanlagen nach den Octanten zeigend.

v vorn; h hinten; tt Transversalwand; bb Basalwand; f Fuss; s Stamm; w Wurzel; c Cotyledo.

Die Lage der ersten Theilungswand (Basalwand) des Embryo ist insofern eine bestimmte, als sie annähernd mit der Archegonaxe zusammenfällt und den Embryo, in Beziehung auf seine Lage im Prothallium, stets in eine etwas grössere vordere, Stamm und Cotyledo bildende und in eine kleinere hintere, Fuss und Wurzel bildende zerlegt. Die beiden folgenden Wände, welche den Embryo in Octanten zerfallen, stehen auf der Basalwand und unter einander senkrecht und werden als Transversalwand und Medianwand bezeichnet. Ihre Aufeinanderfolge ist keine regelmässige, bald wird die eine, bald die andere früher gebildet. Die Transversalwand scheidet den Embryo in eine untere und eine obere, die Medianwand in eine rechte und linke Hälfte. Die Differenzirung der Organe aus den Octanten erfolgt nun bei normaler Prothalliumlage stets so, dass der Cotyledo aus den beiden unteren vorderen, der Stammscheitel aus einem der oberen vorderen, der Fuss aus den beiden hinteren oberen und die Wurzel endlich aus einem der hinteren unteren Octanten hervorgehen. Der zweite obere, vordere Octant, welcher neben dem den Stammscheitel bildenden liegt, geht bei den *Polypodiaceen* in der Bildung von Trichomen auf; der zweite hintere, untere, neben dem Wurzeloctanten stehende erfährt nur eine geringe Ausbildung und wird von jenem mehr oder weniger unterdrückt. Diese Vertheilung der Organanlagen, welche an Embryonen der unter normalen Verhältnissen gewachsenen Prothallien sich als constant erwies, konnte besonders deshalb als eine vielleicht durch äussere Kräfte, insbesondere die Schwerkraft, bedingte angesehen werden, als die Wurzel des Embryo immer dem Archegonhalse, also dem Erdcentrum zugekehrt ist und sonach eine Lage einnimmt, welche für die in der Regel stark positiv geotropische Wurzel als äusserst zweckmässig erscheinen musste. In der That hat auch schon

Wurzel, welche der in der Regel stark positiv geotropische Wurzel als äusserst zweckmässig erscheinen musste. In der That hat auch schon

SADEBECK¹⁾ der Annahme Ausdruck gegeben, dass die Lage der Wurzel an normalen Prothallien der Farne und Equiseten im terrestrisch unteren Theil des jungen Embryo durch die Schwerkraft bedingt sei, „dass unter dem Einflusse der Schwerkraft eine Sonderung der geotropisch ungleichwerthigen Protoplasmamolecüle stattfindet“.

Von vornherein war man aber nicht berechtigt, diese Lage der Wurzel als durch die Schwerkraft bewirkt anzusehen, weil LETTGEB²⁾ und bald darauf PRANTL³⁾ gezeigt hatten, dass die Archegonien, welche bei normaler Prothalliumlage auch stets an der Unterseite, also erdwärts sich entwickeln, diese Stellung nicht in Folge einer Wirkung der Schwerkraft, sondern einzig in Folge des Einflusses, welchen das Licht auf die Archegonanlage ausübt, erhalten. Ein gleiches Bewandniss konnte es also eventuell auch mit der constanten Orientirung der Wurzel an Prothallien von normaler Lage haben. Nachdem es nun gelungen war, durch Cultur der Prothallien in Nährlösungen und Beleuchtung derselben von unten die Archegonbildung auf der Oberseite der Prothallien zu veranlassen, war auch die Entscheidung der Frage, ob die Lage der Wurzel am Farnembryo durch die Schwerkraft bestimmt werde, eine leichte. Die Aufgabe war einfach die, in von unten beleuchteten Prothallien mit oberseits stehenden Archegonien die Bildung von Embryonen zu erzielen und an diesen festzustellen, ob auch bei dieser, der Wirkung der Schwerkraft im entgegengesetzten Sinne ausgesetzten Lage die Organe in Bezug auf das Archegon in gleicher Weise gelagert seien wie an normalen Prothallien; oder ob nunmehr vielleicht eine Verlagerung eingetreten sei, in der Weise etwa, dass die Wurzel am Embryo erdwärts, z. B. in einem der sonst den Fuss bildenden Octanten, und der Fuss in einem der dem Archegonhalse zugekehrten zur Entwicklung käme.

Diese Versuche ergaben das Resultat, dass eine Verlagerung der Organe, in Bezug auf die Orientirung derselben im Archegon, an Embryonen, welche in oberseits stehenden Archegonien gebildet worden sind, nicht statthat, dass „die Anlage der Organe am Embryo der Polypodiaceen nur durch seine Lage im Prothallium bestimmt und von der Schwerkraft durchaus unabhängig ist“.

1) „Die Gefässcryptogamen“, in SCHENK's Handbuch der Botanik, Bd. I, p. 213, Breslau 1881.

2) „Studien über Entwicklung der Farne“, p. 1—14.

3) „Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bilateralität der Farnprothallien“. Bot. Ztg., 1879, p. 697 u. f.

Die Versuche LEITGEB's liessen aber die Frage nach einem eventuellen Einfluss des Lichtes auf den Ort, wo die Wurzelanlage am Embryo sich bildet, unberührt; sowohl an Embryonen, welche in Prothallien von normaler Lage zur Entwicklung kamen, als an solchen, welche in von unten beleuchteten Prothallien in rückenständigen Archegonien zur Ausbildung gelangten, war das Licht von der dem Archegonhals entgegengesetzten Seite eingefallen, und die Anlage der Wurzel stand immer auf der vom Lichte abgewendeten Seite. Somit lag die Möglichkeit vor, dass der Ort der Wurzelanlage von der Richtung des Lichteinfalles abhängt, da doch die Wurzeln ausser von der Schwere auch vom Lichte im hohen Maasse beeinflusst werden. Eine solche Annahme musste um so begründeter erscheinen, als LEITGEB¹⁾ „die ungemein grosse, negativ heliotropische Empfindlichkeit der Wurzeln von Farnembryonen, die so weit geht, dass ihr gegenüber die Schwerkraft geradezu unwirksam erscheint“, mehrfach beobachtet hatte und es ihm an apogamen Prothallien von *Pteris cretica* gelang, mittels veränderten Lichtzutrittes die Austrittsstelle, in manchen Fällen wohl auch den Anlageort der Wurzel von der einen Prothalliumseite auf die andere zu verlegen. So erschien es denn ganz wohl denkbar, dass es gelingen könnte, den Ort der Wurzelanlage auch am sexuell erzeugten Embryo durch geänderten Lichteinfall wechselnd zu bestimmen. Es lag im Bereiche des Möglichen, dass, falls man das Licht auf die befruchtete Eizelle von der Seite des Archegonhalses einwirken liesse, die „wurzelbildende Substanz“, vom Lichte getrieben, den erbgewohnten Platz (den dem Archegonhalse zugewendeten, hinteren, unteren Octanten) aufgeben würde und etwa in einen der normaler Weise den Fuss bildenden Octanten sich zurückzöge, um auf diese Weise wieder auf die Schattenseite zu gelangen.

Ein weiteres und drängendes Interesse gewann diese Frage noch durch die von PFLÜGER²⁾ entdeckte „Isotropie des Eies“. Es gelang dem genannten Forscher nämlich, an aus der normalen Lage gebrachten Eiern von Batrachiern, welche in dieser Lage durch Antrocknen fixirt wurden, dabei aber befruchtungs- und entwicklungsfähig blieben, zu zeigen, dass die verschiedenen Theile des Embryo an den verschiedensten Orten des Eies zur Anlage kommen können, dass somit „die

1) „Die Sprossbildung an apogamen Farnprothallien“. Ber. der deutsch. bot. Ges., 1885, Bd. III, p. 174.

2) „Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo“. Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. XXXII. Bonn 1883.

Dottertheilchen im Ei nicht vom Anfang an in der Weise gesetzmässig angeordnet sind, dass auf diesen oder jenen Theil die einzelnen Organe zurückzuführen seien“, dass im Ei nicht prädestinirte Keimbezirke für jedes einzelne Organ vorhanden seien.

In meinen auf die voranstehend genannte Frage bezüglichen Versuchen wurde *Ceratopteris thalictroides* verwendet. Die ersten Versuchsreihen wurden schon 1885 angestellt, doch sollten die Versuche dann 1886 bei Anwendung grösserer Lichtintensitäten wiederholt werden. Diese Controleveruche mit verstärkten Lichtintensitäten konnten indess erst im Sommer 1887 durchgeführt werden, da die *Ceratopteris*-Culturen im Sommer 1886 misslangen.

Wenden wir uns nun zur Art der Versuchsanstellung. Da die Archegonien immer an der jeweiligen Schattenseite der Prothallien entstehen, ist es, um den Lichtzutritt auf das befruchtungsreife Ei in umgekehrter Weise, d. h. von der Seite des Archegonhalses her, zu bewirken, nöthig, die Prothallien erst in dem Momente, als reife Archegonien vorhanden sind, zum Versuche zu verwenden. Ferner muss man vergewissert sein, dass vor der Versuchsanstellung keine befruchtete Eizelle an den benutzten Prothallien vorhanden sei.

Diese Sicherheit wurde durch folgendes Culturverfahren gewonnen. Die zum Versuche bestimmten Prothallien wurden aus möglichst reinem Saatmaterial auf sterilisirter Erde in kleinen Näpfchen so gezogen, dass sie recht locker, jedes einzeln, ohne Berührung mit benachbarten standen. Die lockere Aussaat erzielte zunächst kräftige Prothallien mit reicher Archegonienbildung; da nun die Culturen in unverrückter Stellung bei seitlichem Lichteinfall (etwa 1 Fuss weit von einem nordöstlich gelegenen Fenster) gehalten wurden, richteten sich alle Prothallien annähernd senkrecht vom Substrat auf und bildeten naturgemäss ihre dem Lichte zugewendete Seite zur Rücken-, die abgewendete zur Archegonien tragenden Bauchseite aus. Durch diesen aufrechten Wuchs der Prothallien wurden zwei Vortheile erzielt: einerseits kamen die Archegonien mit der feuchten Erde der Culturnäpfchen in keine Berührung, wodurch die Gefahr einer vorzeitigen Befruchtung verringert wurde, andererseits waren die Prothallien mit relativ nur wenigen Rhizoiden am Substrate befestigt, liessen sich also zu den Versuchen leicht und wenig verletzt abheben. Um die Befruchtung gänzlich hintanzuhalten, musste alles zum Feuchthalten der Culturen nöthige Wasser den Culturnäpfchen von unten geboten werden. So war eine jede Ansammlung von Wasser in tropfbarflüssiger Form an den Prothallien vermieden und zugleich die

Möglichkeit der vorzeitigen Befruchtung reifer Archegonien abgeschnitten. Uebrigens wurde die Thatsache, dass keines der so gezogenen Prothallien einen Embryo enthielt, vorerst durch mikroskopische Controlen einer grösseren Anzahl von Prothallien erwiesen, ferner auch durch das spätere Ergebniss, dass die unverändert in den Culturnapfchen zurückgebliebenen Prothallien bei monatelanger Cultur und schon verhältnissmässig riesigen Dimensionen kein einziges *Ceratopteris*-pflänzchen hervorgehen liessen.

Die Versuche selbst wurden auf folgende Weise angestellt. Die Prothallien kamen in niedere Glasschälchen; um sie einigermaassen zu fixiren, wurden Korkrahmen von ca. 55 Mm. Durchmesser hergestellt und diese Rahmen mit einem Rosshaarnetz übersponnen, dessen Maschen etwa 2—3 Quadratmillimeter Fläche besaßen. Auf diese Netze wurde nun eine Anzahl Prothallien ausgelegt, so dass die Randlappen den Rosshaarfäden auflagen, während möglichst darauf gesehen wurde, dass die Vegetationspunkte frei lagen. Die Rahmen mit den ausgelegten Prothallien schwammen auf einer einige Millimeter hoch die Culturnapfchen erfüllenden Nährlösung. Von Zeit zu Zeit wurde die geringe verdunstete Flüssigkeitsmenge durch vorsichtige Zufuhr destillirten Wassers ersetzt. Das Auslegen der Prothallien geschah auf zweifache Weise: 1. wurden dieselben in ihrer normalen Lage auf die Netze gebracht, die Culturnapfchen durch einen darüber gestülpten dunkeln Recipienten dem Oberlichte entzogen, während sie von unten mittels eines Spiegels beleuchtet wurden. Das Licht fiel also von der Seite des Archegonhalses auf die Embryokugel. In Bezug auf den gewöhnlichen Ort der Wurzelanlage mussten also in dem Falle Licht und Schwere gegensinnig einwirken. 2. wurden die Prothallien in umgekehrter Lage, also so, dass die Archegonien tragende Seite nach oben sah, ausgelegt, die Culturnapfchen in kleine, mit Lehm gefüllte Gartentöpfe versenkt, über diese, zur Verminderung der Verdunstung, eine reine Glasplatte gelegt. Der Einfall des Lichtes von unten wurde also verhindert, und die Beleuchtung der Prothallien geschah von oben her. Der Zutritt des Lichtes zur Embryokugel erfolgte auch in dem Falle von der Seite des Archegonhalses, nur musste hier Licht und Schwere einen gleichsinnigen Einfluss auf den gewöhnlichen Ort der Wurzelanlage ausüben. Bei beiden Arten der Versuchsanstellung wurde nach dem Auslegen der Versuchsprothallien für eine rasche Befruchtung der reifen Archegonien dadurch gesorgt, dass in jedes Napfchen seitlich am Rande eine Anzahl kleiner, antheridienreicher Prothallien einer bereit gehalten

tenen, durch Dichtsaat gewonnenen *Ceratopteris*-Cultur entnommen, hinzugefügt wurde. Im allgemeinen gediehen die so angestellten Culturen sehr gut, einige wenige wurden durch Ueberhandnehmen von Oscillarien minder üppig, zwei Culturen gingen durch Bacterien ein. Im Sommer 1885 wurden die Culturen im botanischen Institute an einem nordöstlichen Fenster gezogen; um die Sicherheit des Versuchsergebnisses zu erhöhen, wurden 1887 die Versuche in einem Warmhaus mit Oberlicht des botanischen Gartens wiederholt, wo günstigere Beleuchtungsverhältnisse herrschten, als sie die Culturen am Fenster boten. Da das Resultat aller Culturen in der Hauptsache übereinstimmt, brauchen wir die einzelnen Culturen, resp. die 1885 und 1887 angestellten nicht gesondert zu behandeln.

Die Prüfung des Embryo wurde vorzüglich an solchen Prothallien vorgenommen, welche auch während der Versuchsanstellung möglichst horizontal geblieben waren und wenigstens die Partie des Prothalliums, an welcher der Embryo gebildet worden war, annähernd horizontal ausgebreitet zeigten. Geringere Verkrümmungen zeigten im allgemeinen die Prothallien, welche, bei normaler Lage, von unten beleuchtet wurden. Sie lagen dem Rosshaarnetz dicht an, und die heliotropischen Krümmungen der Randlappen nach unten, gegen die Lichtquelle, waren gering, eben weil das Netz diesen Krümmungen hindernd entgegenwirkte. Nur bei Prothallien, die erst relativ spät befruchtet wurden, kam es in Folge des lange und intensiv andauernden Scheitelwachstums zu bedeutenderen, positiv heliotropischen Krümmungen, durch welche manche Prothallien mit ihren Embryonen Lagen erhielten, die sie für die Entscheidung der Versuchsfragen untauglich machten.

Bedeutender waren die heliotropischen Krümmungen in den von oben beleuchteten, umgekehrt gelegten Prothallien, und konnte hier nur eine relativ kleine Anzahl als für unsere Frage tauglich angesehen werden. Die stärkeren Krümmungen der Prothallien hatten ihren Grund in der schwächeren Fixirung derselben. Die Nährflüssigkeit musste hier etwas über die Prothallien stehen, damit die Befruchtung der oberseitsständigen Archegone erfolgen konnte; die Prothallien lagen somit dem Rosshaarnetz nicht so fest an wie in den Culturen der 1. Versuchsart. Auch erfolgten die heliotropischen Krümmungen der Randlappen und eventuell der Vegetationspunkte hier, bei oben einfallendem Lichte, vom Rosshaarnetze weg, fanden also kein Hemmniss. Prothallien dieser Culturen, die spät befruchtet wurden, zeigten öfters so starke Rückkrümmungen

des Scheitels, dass dieser eventuell selbst die Basis des Prothalliums nahezu erreichte. Waren nun diese Prothallien auch absolut werthlos, so fanden sich doch auch hier solche, die horizontal ausgebreitet geblieben waren und die in dieser Lage auch den Embryo ausgebildet hatten.

Die Anzahl der untersuchten Embryonen wird nahe an hundert betragen haben. Die mit dem Archegon vorsichtig abpräparirten Embryonen wurden mit Javelle'scher Lauge aufgehellt und nun die Lage der einzelnen Organe, insbesondere der Wurzel, constatirt. Die Embryonen waren dazu brauchbar, sobald die Wurzelanlage die erste Kappenzelle abgeschnitten hatte; ältere Embryonen mit eben durchgebrochenem Cotyledo oder am Beginne des Durchbruches der Wurzel waren ebenfalls gut verwendbar, solche aber, wo der Cotyledo und die Wurzel schon weiter ausgewachsen waren und der Stammscheitel am ebenfalls gestreckten hypocotylen Gliede emporgehoben war, wurden nicht mehr beachtet, als secundäre Verschiebungen bereits möglich erschienen, welche somit eine sichere Schlussfolgerung über die primären Anlagen etwas zweifelhaft machen mussten.

Das Resultat dieser Untersuchung der Embryonen war nun das: mochten Licht und Schwere auf die Embryokugel gegensinnig oder gleichsinnig wirken — in keinem Falle war eine Verlagerung der Wurzel oder der Organe überhaupt nachzuweisen, die Organanlage blieb in Bezug

auf die Orientirung gegenüber dem Archegon immer die gleiche, wie sie von Embryonen aus unter normalen Verhältnissen erwachsenen Prothallien bekannt ist.

Besonders interessant und sprechend waren zwei Prothallien, an denen Embryonen an beiden Seiten gebildet wurden. Prothallien mit zwei, selbst drei Embryonen kamen in meinen Culturen häufig vor, doch waren die Embryonen in der Regel an der gleichen Prothalliumseite. Nur zwei Ausnahmefälle wurden, wie gesagt, beobachtet. So ist in Fig. 2 ein Prothallium in Umrisszeichnung dargestellt, das in umgekehrter Lage,



Figur 2. Prothallium mit Embryonen
(e) an beiden Seiten.

bei von oben einfallendem Lichte, cultivirt wurde; es enthielt nach Beendigung des Versuches drei Embryonen von successive abnehmender Grösse. Der älteste, grösste war an der ursprünglichen Ventralseite aus einem zu Beginn des Versuches bereits vorhandenen Archegon entstanden; die beiden anderen, durch die punktirten Umrisse angedeuteten sind auf der entgegengesetzten Seite in nach Beginn des Versuches gebildeten Archegonien auf der ursprünglichen Rücken- seite, welche durch den veränderten Lichteinfall zur Bauchseite wurde, gebildet worden. In den beiderseitigen Archegonien ist nun die Lage der Organe am Embryo in Bezug auf das Archegon die gleiche, gegenüber der Einfallsrichtung des Lichtes und der Wirkungsrichtung der Schwerkraft die entgegengesetzte. Wie das in Fig. 3 dargestellte

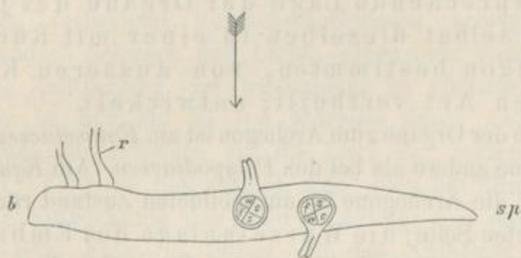


Fig. 3. Schematische Darstellung eines Prothalliums, das an beiden Seiten Embryonen entwickelt hat in Längsschnittansicht. Der Pfeil zeigt die Richtung des Lichteinfalles während des Versuches.

b Basis, *sp* Spitze, *r* Rhizinen, *c, f, s, w* haben die gleiche Bedeutung wie in Fig. 1.

Schema zeigen soll, lagen in diesem Fall Wurzel und Cotyledo bei dem einen Embryo zenithwärts, bei dem zweiten erdwärts, bei dem einen auf der Licht-, bei dem anderen auf der Schattenseite. Da auf dem hinteren Embryo Schwere und Licht gegensinnig, bei dem vorderen gleichsinnig in Bezug auf die Wurzelanlage einwirkten, vereint dieses Prothallium gleichzeitig die Resultate beider Culturversuchsarten, die angewendet wurden.

Der pg. 241 angezogene Ausspruch LEITGEB's hinsichtlich der Unwirksamkeit der Schwerkraft auf die Anlage der Organe am Embryo hat sich also vollkommen bestätigt, und es hat sich ferner eine gleiche Unwirksamkeit des Lichtes ergeben, so dass der LEITGEB'sche Satz dahin erweitert werden kann: Die Anlage der Organe am Embryo der *Polypodiaceen* ist nur durch seine Lage

im Prothallium bestimmt und von der Schwerkraft und dem Lichte unabhängig.

Dieses für *Ceratopteris* experimentell gewonnene Ergebniss ist wohl zweifellos für alle *Polypodiaceen* giltig. Der Mangel einer Verlagerungsfähigkeit der Organanlagen bei geänderter Licht- und Schwere-wirkung wird aber biologisch vielleicht verständlicher gemacht durch die Thatsache, dass durch die vom Lichte bedingte Anlage der Archegonien an der jeweiligen Schattenseite gleichsam schon dafür gesorgt ist, dass die Organe des Embryo immer in entsprechend zweckmässiger Weise gerichtet erscheinen, indem so die Wurzel schattenseits, der Spross auf der Lichtseite entsteht. Das Licht sorgt so gleichsam, indem es den Ort der Entstehung der weiblichen Geschlechtsorgane bestimmt, schon für eine zweckentsprechende Lage der Organe des jungen Embryo, der selbst dieselben in einer mit Rücksicht auf das Archegon bestimmten, von äusseren Kräften unabhängigen Art vertheilt, entwickelt.

Die Lage der Organe zum Archegon ist am *Equisetaceen*-Embryo nach SADEBECK eine andere als bei den *Polypodiaceen*. Am *Equisetaceen*-Prothallium sind die Archegone im ausgebildeten Zustand rückenständig an der beleuchteten Seite; die Wurzelanlage des Embryo ist erdwärts gerichtet und liegt am Grunde des Archegons, dem Archegonhalse ist der Stammscheitel zugekehrt. Auch in diesem Falle ist aber die Lage von Wurzel und Stamm Licht und Schwere gegenüber eine zweckmässige. Hier wäre es noch denkbar, dass die Lage der Wurzel am Embryo durch das Licht bedingt werde. Möglicherweise besitzen wir in den *Equisetaceen* ein Gegenstück zu den *Polypodiaceen*, insofern ihren Prothallien die Dorsiventralität inhärent wäre, hingegen dem Embryo eine directe Reactionsfähigkeit gegenüber der Lichtwirkung (äusseren Kräften) zukäme, so dass der Ort der Organanlagen von derselben bestimmt würde¹⁾.

Die *Equisetaceen*-Prothallien wären sonach, wie mir dünkt, noch ein der Untersuchung werthes Object²⁾.

1) Allerdings wäre vorerst die Frage zu entscheiden, ob die Archegonien am *Equisetaceen*-Prothallium auch thatsächlich stets an die Oberseite gebunden sind. Es wäre ja denkbar, dass, so gut bei den *Polypodiaceen* die Archegonien immer an der Schattenseite entstehen, sie bei den *Equisetaceen* an die Lichtseite gebunden wären; dass bei Beleuchtung von unten erzogene Prothallien auch die Archegonien auf der Unterseite, der jetzt beleuchteten Seite, entwickeln würden.

2) O. BUCHTIEN, „Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von *Equi-*

Interessant wäre ferner die Untersuchung der *Hymenophyllaceen*, insbesondere des *Hymenophyllum tunbridgense*, mit Rücksicht auf die Lage der Organe des Embryo zum Archegon und gegenüber Licht und Schwere. Bei *Hymenophyllum tunbridgense*¹⁾ entwickelt das Prothallium die Archegonien in Gruppen am Rande; ihre Achse steht senkrecht auf der Prothalliumfläche, doch die Archegonien einer Gruppe sind nach oben, die einer anderen nach unten geordnet. Wie verhalten sich nun in diesen verschiedenen orientirten Archegonien die Embryonen hinsichtlich der Lagerung der Organe²⁾?

Nach allen bisherigen Versuchsergebnissen scheinen äussere Kräfte, insbesondere Schwere und Licht, einen sehr untergeordneten Einfluss auf die Zelltheilung und Organanlage im pflanzlichen Ei auszuüben. Bisher ist nur am Ei von *Marsilia* durch LEITGEB³⁾ ein bedingter Einfluss der Schwere auf die Lage der ersten Theilungswand constatirt. LEITGEB hat gezeigt, dass auch bei Eliminirung der Schwerkraft die Entwicklung des Embryos erfolgt und dass seine Organe auch in dem Falle in Bezug auf das Archegon die gleiche Orientirung zeigen, wie an Embryonen, welche sich unter voller Wirkung der Schwerkraft ausbilden. Es herrscht nur der Unterschied, dass bei normaler (horizontaler) Lage der Makrosporen und unbehinderter Schwerkraftwirkung die erste Wand im Ei, die Archegonaxe in sich aufnehmend, horizontal liegt, der Stamm sich dann aus der oberen, die Wurzel aus der unteren Eihälfte entwickeln, während bei aufgehobener Schwerkraftwirkung die erste Theilungswand, die Arche-

setum“, Cassel 1887, weist nach, dass die Archegonien am Prothallium von *Equisetum* an der Schattenseite angelegt werden und erst durch sekundäre Verschiebung auf die Lichtseite gelangen.

1) GOEBEL, Grundzüge der Systematik etc., p. 222.

2) Nach neuesten Mittheilungen GOEBEL's (Morphologische und biologische Studien, Leiden 1887) soll die Orientirung der Organe am Embryo der *Hymenophyllaceen* die gleiche wie bei den *Polypodiaceen* sein. Ferner sollen bei der Gattung *Hymenophyllum* die Archegonien in der Regel auch auf der Ventralseite der Prothallien stehen, während eine solche Stellung für die Archegonien einiger *Trichomanes*-Arten fraglich erscheint.

3) „Zur Embryologie der Farne“. Sitzber. d. k. Akad. d. Wissensch., I. Abth., LXXVII. Bd., 1878.

Mittheil. a. d. bot. Inst. zu Graz.

gonaxe ebenfalls in sich aufnehmend, verschieden orientirt sein kann und dem entsprechend auch Stamm und Wurzel verschiedene Stellungen im Raume einnehmen müssen.

Die negativen Ergebnisse, welche LEITGEB und ich bei den Versuchen über die Einwirkung von Schwere und Licht auf die Gestaltung des Embryos der *Polypodiaceen* erhielten, sind in dieser Mittheilung voranstehend ausführlich mitgetheilt.

Ebenso zeigten aber auch Versuche, welche VÖCHTING¹⁾ mit *Papaver Rhoeas* vorgenommen hat, „dass der Embryo sich sowohl in aufrechter, als in verkehrter Lage entwickeln kann, und dass er in einem wie in anderem Falle normale Pflanzen liefert. Auch am Klinostaten bei horizontaler Drehungsaxe heranwachsende Embryonen einer dicotylen Pflanze scheinen, nach VÖCHTING, ganz normale Entwicklungsvorgänge durchzumachen, und die Samen, welche bei derartigen Versuchen geerntet wurden, ergaben normal gestaltete Pflanzen.

Es sprechen somit alle bisher gewonnenen Erfahrungen dafür, dass die Entwicklung des pflanzlichen Eies in der bestimmten, der Gattung oder Art zukommenden Weise, inbegriffen der Lagerung der Organe des Embryo, von äusseren Ursachen, wie Schwere und Licht, nicht beeinflusst wird und wesentlich von anderen, durch Vererbung fixirten Ursachen abhängt.

Sucht man diese mit pflanzlichen Eiern erhaltenen Ergebnisse mit jenen zu vergleichen, welche thierische Eier, die in Bezug auf ähnliche Fragen untersucht wurden, ergeben haben, so tritt ein wesentlicher Unterschied zu Tage. Eine „Isotropie“ des pflanzlichen Eies, entsprechend der von PFLÜGER²⁾ an Batrachier-Eiern nachgewiesenen, lässt sich nirgends auffinden, die Organanlagen im pflanzlichen Ei erfolgen, soweit der Gegenstand geprüft ist, immer in derselben Vertheilung in Bezug auf die Lage des Eies im Archegon oder im Embryosack. Dies mag wohl wesentlich damit zusammenhängen, dass die thierischen Eier, welche untersucht wurden, frei, vom mütterlichen Organismus getrennt, ihre Ausbildung finden, während das pflanzliche Ei innerhalb des Geschlechtsapparates, innerhalb der sexuellen Generation und zum Theil selbst in Verbindung mit der Mutterpflanze sich entwickelt, weshalb auch die Orte der Organanlagen am Embryo von den Wechselbeziehungen, die zwischen Ei und seiner nächsten

1) „Ueber die Regeneration der *Marchantien*“. PRINGSHEIM's Jahrbücher, XVI. Bd., Anmerkung auf p. 393.

2) l. c.

Umgebung herrschen, in erster und, wie es scheint, nahezu ausschliesslicher Weise bestimmt zu sein scheinen.

Aber auch der von PFLÜGER vermuthete, hochgradige Einfluss der Schwerkraft auf die Zelltheilung und Organanlage des thierischen Eies wurde durch die Arbeiten von BORN¹⁾, ROUX²⁾, RAUBER³⁾ und HERTWIG⁴⁾ bedeutend eingeengt. Es zeigte sich vor allem, dass die Schwerkraft keinen unbedingten Einfluss auf die Entwicklung des Eies nehme, sondern nur indirect dadurch wirke, dass, wie HERTWIG gezeigt hat, in Eiern mit polarer Differenzirung der Eisubstanz bei veränderter Lage des Eies auch Umlagerungen der Eibestandtheile nach Maassgabe ihrer specifischen Schwere vor sich gehen und ein Wechsel in der Lage des Zellkerns erfolgt, denen zu Folge auch die Theilungsebenen des Eies andere Lagen einnehmen. In Echiniden-Eiern, welche alecithal sind, d. h. keine Differenzirung einer animalen und einer vegetativen Substanz erkennen lassen und bei denen der Kern central in der nach allen Richtungen gleichartigen Eimasse liegt, ist die Lage der ersten Theilungswand eine ganz unbestimmte, mag das Ei der Wirkung der Schwerkraft ausgesetzt sein oder nicht. Immer wird dasselbe aber durch die erste Theilungswand in zwei gleiche Hälften zerlegt.

HERTWIG fasst die Ergebnisse seiner hochinteressanten Arbeit, in welcher er, wie mir dünkt, die PFLÜGER'schen Versuchsergebnisse in befriedigender Weise erklärt, in folgendem Hauptsatze zusammen: „Die Richtung und Stellung der Theilungsebenen hängt in erster Linie von der Organisation der Zellen selbst ab; sie wird direct bestimmt durch die Axe des sich zur Theilung anschickenden Kerns. Die Lage der Kernaxe aber steht wieder in einem Abhängigkeitsverhältniss zur Form und Differenzirung des ihn umhüllenden protoplasmatischen Körpers.“ Neben den in diesem Satze

1) „Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei“. Breslauer ärztliche Zeitschrift, Nr. 8, 1884.

2) „Beiträge zur embryonalen Entwicklungsmechanik“. Ebenda, Nr. 6, 1884.

3) „Schwerkraftversuche an Forelleneiern“. Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig, 1884.

4) „Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen“. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., XVIII. Bd., 2. H., p. 175, und „Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung“. Ebendort, XVIII. Bd.

genannten Factoren scheint nun im pflanzlichen Ei noch wesentlich die Lage des Eies im Gewebe der eibildenden Generation mitzuwirken.

Anhangsweise möchte ich noch einige Beobachtungen von nebensächlicher Bedeutung, welche ich bei meinen Culturen gemacht habe, erwähnen. Auch an diesen trat der schon von LEITGEB hervorgehobene intensive negative Heliotropismus der Wurzel am Farnembryo deutlich hervor. Die hervorbrechenden Wurzeln von Embryonen, welche an von unten beleuchteten Prothallien an der Lichtseite standen, zeigten alsbald eine geringe Convexität der beleuchteten Seite, in Folge energischeren Wachsthums der Zellen dieser Seite und als Ausdruck des negativ heliotropischen Krümmungsbestrebens. Der Krümmung leistet indess die übergelagerte Prothalliumfläche zunächst Widerstand; in Folge dessen wächst die Wurzel vorerst annähernd horizontal, der Prothalliumfläche dicht angeschmiegt, weiter. Sobald die Wurzel aber den Rand des Prothalliums erreicht, steht der unbehinderten Aeusserung des negativen Heliotropismus nichts mehr im Wege, und an Prothallien, welche so weit gezogen wurden, wuchs nun die Wurzel, nach vorausgegangener scharfer Krümmung, vertical aufwärts, der Schwere entgegen, die Nährflüssigkeit verlassend, in den mit feuchter Atmosphäre gefüllten Raum des Culturnäpfchens hinein.

Aus meinen Versuchen scheint sich ferner eine weitgehende Abhängigkeit der Schnelligkeit, mit welcher sich die Entwicklung des Embryo vollzieht, von der Temperatur zu ergeben. Die Versuche im Jahre 1885 wurden ziemlich zeitig, in den Frühjahrsmonaten, im botanischen Institute selbst ausgeführt, wo die Temperatur gegenüber jener, welche bei den 1887 in einem Glashause des botanischen Gartens angestellten Culturen herrschte, weit zurückstand. Ich erhielt nun bei den ersten Culturen Embryonen, welche zur Entscheidung der gestellten Fragen tauglich waren, welche die Differenzirung der Wurzel bereits vollzogen hatten, erst in einem Zeitraume von 16—21 Tagen. So dauerte die eine Cultur vom 26. III. bis 16. IV., die andere vom 25. IV. bis 11. V. Dem gegenüber waren die gleichen Stadien der Embryonen bei einer Cultur im Glashaus bereits in 7 Tagen (Cultur vom 29. VII. bis 5. VIII.) erreicht und Culturen von 10 Tagen (18. VII. bis 28. VII.) wiesen Embryonen, welche schon weit über jene Stadien hinaus waren, auf. In 22 Tagen zeigten Prothallien,

welche im Glashauss gezogen wurden, schon so grosse Pflänzchen, wie sie die Zimmerculturen erst in 40 bis 48 Tagen aufwiesen. Diese Angaben haben allerdings nur einen untergeordneten Werth, weil keine genauen Temperaturlaufzeichnungen gemacht wurden, da ja eine diesbezügliche Fragestellung bei der Versuchsanstellung nicht vorgelegen ist. Auch liegt die Möglichkeit vor, dass die Schnelligkeit der Embryoentwicklung nicht so sehr von der Höhe der Temperatur, als von der mehr oder minder reichen Ernährung bedingt sei. Denn die Prothallien, welche zu den Culturversuchen im Glashauss verwendet wurden, hatten während der Versuchsdauer günstigere Beleuchtungsverhältnisse zur Verfügung, werden also auch an Assimilationsproducten, an Nährmaterial, reicher gewesen sein als die Prothallien der Zimmerculturen. Wahrscheinlich ist es wohl, dass beide Factoren, Wärme und günstigere Ernährung, die Schnelle der Embryoentwicklung förderten. Es wäre wohl nicht ohne Interesse, diese Abhängigkeit der Embryoentwicklung etwas genauer zu verfolgen, und ich glaubte mich durch den Hinweis, welchen meine Culturversuche auf diese Frage werfen, zu ihrer Erwähnung hier bemüssigt¹⁾.

1) Auch bei thierischen Eiern beeinflusst die Temperatur wesentlich die Schnelligkeit der Entwicklung. Insbesondere wird dies für Eier gelten, welche getrennt vom mütterlichen Organismus ihre Entwicklung durchmachen. D. BARFURTH („Versuche über die Verwandlung von Froschlärven“, Archiv f. mikr. Anatomie, XXIX. Bd., 1. Heft, 1887) erwähnt z. B., dass Quappen von *Rana fusca* im Freien bereits im Mai alle Gliedmassen vollkommen entwickelt haben und nur die Resorption des Schwanzes aussteht, während bei in kühlem Wasser gehaltenen Quappen noch im October nicht einmal die Hinterglieder zur Entwicklung gelangt waren.

entlich
irken.
eben-
habe,
orge-
bryo
onen,
stan-
Seite,
l als
Der
ächst
hernd
obald
un-
r im
nun
auf-
den
nein.
Ab-
des
e im
bo-
über
tens
nun
ge-
arzel
gen.
vom
der
ultur
agen
über
lien,

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mittheilungen aus dem Botanischen Institute zu Graz](#)

Jahr/Year: 1886

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Heinricher Emil

Artikel/Article: [Beeinflusst das Licht die Organanlage am Farnembryo? 237-253](#)