

Gametophyt und Fruchttansatz bei *Ficaria ranunculoides*.Von **Therese Kindler** (Czernowitz).

Aus dem botanischen Institut der Universität Czernowitz.

Eine der vielen Arten vegetativer Fortpflanzung ist die durch Achselbulbillen. Diese sind knollenartige Gebilde, die sich in verschieden großer Anzahl in den Blattachsen mancher Pflanzen bilden, gegen das Ende der Vegetationsperiode abfallen, auf der Erde überwintern und im Laufe des nächsten Frühjahres zu neuen Pflanzen auswachsen. Ihre Entwicklungsgeschichte, Morphologie und Anatomie sind schon des öftern Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen gewesen; doch fand ich nirgends in der Literatur eine Angabe über eine anatomische Untersuchung des Embryosackes der betreffenden Pflanze, die sehr nahelegend gewesen wäre, da von den meisten Autoren die Bildung von Ablegern, wie überhaupt die Förderung der vegetativen Fortpflanzung in Beziehung zur Verminderung der sexuellen Potenz der Pflanze gesetzt wird; für jeden, der die innige Verketzung von Bau und Funktion im Pflanzenreiche kennt, muß es zumindest wahrscheinlich sein, daß diese funktionelle Schwächung ihren morphologischen Ausdruck in einer mehr oder minder weitgehenden Reduktion des männlichen oder weiblichen Fortpflanzungsapparates finden wird. So ist Goebel (10) der Ansicht, daß „die apogame Bildung neuer Pflanzen im Zusammenhange damit erfolgt, daß die Sexualorgane funktionsuntüchtig sind. Kerner aber meint in seinem Pflanzenleben (16): „Wenn sich die Insekten, welche die Belegung der Narbe mit Pollen zu vermitteln hätten, dort, wo die Pflanze jetzt wächst, nur spärlich einstellen oder ganz ausbleiben, so stellen sich an Stelle der Blüten und Früchte Ableger ein.“

Daß eine Korrelation zwischen der Entwicklung von Knollen, Zwiebeln und anderen Organen vegetativer Vermehrung einerseits und mangelhafter Samenbildung andererseits besteht, wies Gesner schon vor mehr als 200 Jahren experimentell nach, indem er zeigte, daß an abgeschnittenen Blütenstengeln einer sonst sterilen *Lilium*-Art (vermutlich *Lilium bulbiferum*) Samenansatz eintrat. Ebenso konnte Van den Born bei *Ficaria ranunculoides* Samenproduktion erzielen, indem er erst die Zwiebelschalen¹⁾, dann die basilären Knöllchen entfernte. Neuerdings fand Lindemuth (19) bei *Lachenalia luteola* trotz künstlicher Be-

¹⁾ Was der Autor hier mit Zwiebelschalen gemeint hat, ist mir unklar, da *Ficaria ranunculoides* überhaupt keine Zwiebeln hat.

stäubung keinen Samenansatz, konnte einen solchen aber an abgeschnittenen Blütenstengeln erzielen¹⁾.

Über Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Brutknospen gibt eine Arbeit von Peter (22) Aufschluß, der im allgemeinen vier Bulbillentypen unterscheidet. Aus neuerer Zeit liegen von Aselmann (2) und Nakano Arbeiten über die Biologie der Bulbillen vor.

Die Tatsache, das *Ficaria ranunculoides* einerseits sowohl oberirdisch als auch unterirdisch Brutknollen in großer Anzahl trägt, anderseits trotz eines kräftig entwickelten Schauapparates, reichlicher Nektarsekretion und eines an sonnigen Stellen, von verschiedenen Autoren angegebenen, nicht unbedeutenden Insektenbesuches ziemlich selten reife Früchte produziert, gab die Veranlassung zu vorliegender Arbeit, zu der ich durch Herrn Prof. Dr. Porsch angeregt wurde.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. Porsch dafür, sowie für seine gütige Unterstützung und Förderung an dieser Stelle meinen wärmsten Dank auszusprechen. Desgleichen erlaube ich mir, Herrn Dr. Cammerloher, Assistenten am botanischen Institute, für seine Unterweisung in der Technik, und Herrn Adjunkten Dr. Bauer, Universitätsgarteninspektor, für die Unterweisung in der gärtnerischen Pflege des Materials herzlichst zu danken.

Angaben in der Literatur.

Über die von mir untersuchte Pflanze fand ich in der Literatur verhältnismäßig wenige Angaben. Eine Arbeit von Irmisch (15) behandelt die Morphologie der *Ficaria*-Knollen. Hunger (13) gibt an, *Ficaria ranunculoides* habe sich an sonnigen Stellen eines Gartens vier Jahre unfruchtbar erwiesen, an wasserreichen Standorten aber keimfähige Samen gebracht. Demgegenüber fand E. Armitage (1), daß die Pflanze an schattigen Orten wenig Blüten produziert, kleine Karpelle hat, nur wenige Samen zur Reife bringt und in allen Blattachseln Knollen trägt. An sonnigen, trockenen Standorten jedoch würden keine Bulbillen, dafür um so mehr Blüten gebildet, und die Fruchtknoten entwickelten sich alle zu reifen Samen. Es bedeute also der Sonnenschein mehr für die Fruchtbildung, als die trockene oder feuchte Bodenbeschaffenheit. Hennings (12) behauptet, *Ficaria verna* bringe selten Früchte und vermehre sich meist durch Bulbillen. Man könne durch Ausschneiden der jungen Bulbillen Fruchtansatz hervorrufen. Warnstorff (27) beobachtet an Exemplaren, die Bulbillen tragen, die Entwicklung von 2—3 Früchtchen aus einer Blüte. Nach Delpino (6) bildet *Ficaria ranunculoides* spärlich Früchte, reichlich ober- und unterirdische Bulbillen. Er fand entgegen Clos, Durieux und anderen Autoren auch bei Pflanzen mit reifen Samen Achselbulbillen und beobachtete spärlichen Insektenbesuch. In einer späteren Arbeit (7) gibt er der Meinung Ausdruck, daß *Ficaria ranunculoides* nur eine verkümmerte weibliche Form der hermaphroditischen *Ficaria calthaeifolia* sei. Auf diese Weise erkläre sich die von ihm gemutmaßte Unfruchtbarkeit des Pollens und die Bereitschaft der Pflanze, sich asexuell zu vermehren. Diese Ansicht

¹⁾ Sämtliche drei Angaben sind Goebels Organographie entnommen.

Delpinos ist unhaltbar, da *Ranunculus Fic.* bei uns immer hermaphroditisch vorkommt und ihr Pollen sich meiner Erfahrung nach des öftern fruchtbar erwiesen hat, unbeschadet der immer vorherrschenden Tendenz, sich vegetativ zu vermehren. Entgegen der Behauptung Delpinos konstatierte Berg (3) in Erlangen reichlichen Insektenbesuch, wobei die gelbe Korolle und der unter den Nektarschüppchen ausgeschiedene Honig als Anlockung fungierten. Samen waren hier ziemlich häufig, wenn auch nicht so ausschließlich wie die Bulbillen. Britton (4) kam auf Grund seiner Beobachtungen zu dem Schlusse, daß Samen zwar nicht in großer Menge produziert werden, jedoch auch nicht selten sind. Doch beobachtet er gewöhnlich bei den samentragenden Pflanzen keine Knöllchenproduktion an den oberirdischen Teilen. Daß eine reichliche Knöllchenproduktion der Samenbildung schädlich wird, hält er durch den Umstand erwiesen, daß an einer Stelle, wo die Pflanzen reichlich Achselbulbillen produzierten, nur zwei Exemplare Samen in sehr geringer Anzahl trugen. Vogler (26) stellte sich die Frage, ob der Entwicklung der Brutknöllchen eine Reduktion der Petalen korrelativ sei und kam zu dem Ergebnis, daß dies nicht der Fall ist. Daraus schließt er, daß die Bulbillen einfach Reservespeicher sind. Löffler (20) leugnet überhaupt den von verschiedenen Autoren behaupteten Zusammenhang zwischen der Bulbillen- und Samenbildung vollkommen. Er fand öfter Samen und Bulbillen an derselben Pflanze. Die Seltenheit der Fortpflanzung der *Ficaria* durch Samen ist ihm ein Rätsel, doch glaubt er, daß die Boden- und Beleuchtungsverhältnisse, sowie der Insektenbesuch eine Rolle spielen, wogegen Hegi (11) behauptet, daß der Insektenbesuch sehr reichlich sei und nicht die Ursache des mangelhaften Fruchtansatzes sein könne.

Als einziger von allen Autoren, die sich mit unserer Pflanze beschäftigten, machte Britton (4) künstliche Keimungsversuche mit *Ficaria*-Pollen in Wasser und wässriger Zuckerlösung, um seine Keimfähigkeit zu prüfen. Diese Versuche mißlingen im ersten Jahre vollständig, während sie im zweiten Jahre befriedigendere Resultate ergaben. Immerhin schickte aber nur eine Minorität von Pollenkörnern Pollenschläuche aus. Die Beweiskraft dieser Versuche scheint mir nicht groß, da die Bedingungen, unter denen die Pollenkörner auf der Narbe keimen, andere sein dürften, als die des künstlichen Nährsubstrates.

Nur wenige Autoren machten den Versuch, das Auftreten der Achselbulbillen als vegetative Fortpflanzungsorgane und die damit Hand in Hand gehende Unterdrückung der sexuellen Fortpflanzungsart kausal zu erklären.

Dubard (9) zieht im allgemeinen aus der gelegentlichen Bildung von Bulbillen in den Blattachseln von *Coleus dazo*, die in zu kleinen Töpfen stand und deren Rhizome sich deshalb nicht entwickeln konnten, Schlüsse auf die Entwicklung dieser Organe bei solchen Pflanzen, wo sie normal geworden sind. Er meint, daß die stärkeartigen Reservestoffe, die sonst in den Rhizomen gespeichert werden, sich in den ursprünglich zur Bildung von Infloreszenzen bestimmten Achselknospen ablagern; die Infloreszenzachse verdickt sich und nimmt nach und nach Bulbillenform an. Die terminale Blütenregion neigt infolgedessen zum Ver-

schwinden in dem Maße, als sich die Bulbillen gut differenzieren. Die Reproduktion durch Samen wird durch die leichte Vermehrung ersetzt, die diese Reserveorgane erlauben. Diese Erklärung kann gewiß keinen Anspruch auf allgemeine Giltigkeit haben, da gerade bei *Ran. Fic.* stärkeartige Reservestoffe in großer Menge auch in unterirdischen Organen gespeichert werden.

Delpino (7) schreibt die Schuld daran, daß die Mehrzahl der *Ficaria*-Früchte auf ungleichen Stadien der Entwicklung stehen bleiben, der ungleichen Befruchtungskraft des *Ficaria*-Pollens zu und Britton ist der Ansicht, daß, wenn die beiden Fortpflanzungsarten nicht nebeneinander existieren können, dies daher kommen dürfte, daß an Orten, wo die Fortpflanzung durch Knollen die hauptsächlichste ist, das Unvermögen, sich sexuell fortzupflanzen, nicht auf einen Fehler in der sexuellen Konstitution zurückzuführen ist, sondern darauf, daß die plastischen Nährmaterialien von den vielleicht befruchteten Embryosäcken weg zu den Knollen geleitet werden. Wie und warum aber diese Knollen entstehen, wenn die Pflanze imstande ist, sich auf normalem Wege fortzupflanzen, warum sie ihre in jahrtausendlanger Übung angeeignete Gewohnheit, ihre Nährstoffe dem befruchteten Embryosack zuzuführen, plötzlich ändert, um ihrer Entstehung nach überflüssige Neubildungen zu versorgen, was mit der sonst in der Natur beobachteten Ökonomie in argem Widerspruch stünde, versucht der Verfasser gar nicht zu erklären.

Eigene Untersuchungen.

Um nun Ordnung in dieses Chaos von widersprechenden Angaben und Ansichten zu bringen, mußte ich die Frage von mehreren Seiten angehen. Meine Untersuchung nahm ihren Ausgang von dem Gedanken, daß, wenn bei *Ficaria ranunculoides* wirklich mangelhafte Samenproduktion mit reichlicher Bulbillenbildung Hand in Hand gehe, dieser Tatsache eine Reduktion des Sexualapparates entsprechen müsse; da sowohl Schauapparat als auch Nektarsekretion keinerlei Zeichen der Rückbildung zeigen und auch die Bestäubung nicht viel zu wünschen übrig läßt, mußte ich dann die Reduktionserscheinungen im Innern des weiblichen oder männlichen Gametophyten, also im Embryosacke und in den Pollenkörnern suchen. Ich mußte vor allem feststellen, ob das Auftreten der Bulbillen allgemein sei, oder je nach Beleuchtungs- und Bodenverhältnissen schwanke; dann auf experimentellem Wege konstatieren, ob die sicher bestäubte Pflanze immer imstande ist, reife Samen zu produzieren oder dieses Vermögen wenigstens durch Entfernung der Bulbillen ausgelöst werden könne. Weiters kultivierte ich eine Anzahl von Pflanzen in sehr schlechter Erde, um den Einfluß der Bodenbeschaffenheit auf Samenproduktion und Bulbillenbildung beobachten zu können. Eine andere Anzahl von Versuchspflanzen kastrierte ich und verhinderte die Fremdbestäubung, um zu sehen, wie das völlige Ausbleiben der Bestäubung die Bulbillenbildung beeinflusse und wie es auf den Embryosack wirke. Dann fixierte ich möglichst viele Stadien vor und nach der Bestäubung aus jeder dieser vier Gruppen, um sie später der zytologischen Untersuchung zu unterziehen. Ebenso fixierte ich reichlich in der Natur gepflücktes Material. Endlich untersuchte ich den Pollen nach der

Methode, die Jenčić für die Unterscheidung von sterilem und fertilem Pollen empfiehlt.

Ich führte den ersten Teil meiner Untersuchungen im botanischen Garten der Universität Czernowitz, den zweiten im botanischen Institute aus. Die Arbeit wurde im März des Jahres 1912 in Angriff genommen und im August des Jahres 1913 zum Abschlusse gebracht.

1. Experimenteller Teil.

Eine Untersuchung von 500 Pflanzen ergab, daß alle Exemplare in allen Blattachsen Bulbillen trugen. Nur ihre Zahl und Größe variierte je nach dem Standorte. An schattigen Stellen fand ich in einer Blattachsel oft zwei bis drei bis 1 cm lange Bulbillen; auf sonnigen Wiesen waren sie viel kleiner und weniger zahlreich. Bei Sonnenschein standen die Blüten weit offen, schon von weitem sichtbar durch das grelle Gelb ihrer Petalen, deren Glanz bekanntlich durch die Strahlenreflexion der lichtbrechenden Stärkekörnchen in den Epidermiszellen bedingt wird. Sie werden häufig von Insekten besucht, auf deren Artbestimmung ich verzichtete, da ihr Besucherkreis auf Grund der vorliegenden Literatur bei Knuth l. c. angegeben ist. Tatsächlich fand ich einige Wochen später an vielen Pflanzen angeschwollene Fruchtknoten, jedoch nie mehr als ein bis drei an einer Blüte, die gewöhnlich nicht reiften, sondern auf verschiedenen Entwicklungsstadien stehen blieben. Nur höchst selten fand ich in der Natur reife Samen, wobei freilich nicht verschwiegen werden darf, daß wir diese beiden Jahre einen sehr kühlen regnerischen Frühling hatten und ein Teil der Schuld daran, daß die Pflanze nicht die Kraft hatte, Samen reifen zu lassen, vielleicht auch auf Rechnung der großen Temperaturschwankungen zu setzen ist, denen sie ausgesetzt war.

Der Höhepunkt der Bulbillenentwicklung fällt in die Zeit nach der sexuellen Reife. Wenn die Pflanze keine Samen ansetzt, trocknen die Blütenstiele und überhaupt die oberen Partien bald ab, nur der untere vegetative Teil mit den Brutzwiebeln bleibt lebend, bis die Bulbillen abfallen, die am Boden überwintern und im nächsten Frühjahr zu neuen Stöcken auswachsen.

Ich bestäubte nun etwa 20 anscheinend normale Pflanzen, die ich in der Erde ihres natürlichen Standortes kultivierte, künstlich. Mehrere Fruchtknoten schollen an, die aber wie in der Natur auf verschiedenen Entwicklungsstadien stehen blieben. Ich erzielte nur fünf reife Samen, u. zw. zwei auf einem Fruchtköpfchen, die drei anderen auf je einem Fruchtstand.

Nun kam mir der Gedanke, den, wie mir nachher bekannt wurde, auch Britton verfochten hat, daß vielleicht von den Stätten der Bulbillenbildung ein Reiz ausgehe, der die Baustoffe, die sonst der Samenanlage zugute kommen, veranlasse, zu ersteren zu strömen, wodurch der Embryosack aller Nährmaterialien beraubt werde und zugrunde gehe. Dieser Reiz mußte aufhören, wenn seine Ursache beseitigt wurde. Wenn also nur die mangelhafte Ernährung der Samenanlage die frühzeitige Verkümmern der meisten Samen verschuldete, so konnte durch vorsichtiges Ausschneiden der Bulbillen der wieder freigewordene Strom

der Kohlehydrate seinen gewohnten Weg zum Embryosack nehmen und dieser, mit ausreichender Nahrung versorgt, eventuell seiner Aufgabe, einen normalen Embryo auszubilden, gerecht werden. Ich bestäubte daher wieder 20 Exemplare, deren Bulbillen ich möglichst früh entfernt hatte, künstlich, ohne ein besseres Resultat zu erzielen, als im ersten Falle. Es reifte wiederum nur eine ganz kleine Anzahl von Samen, woraus ich schließen konnte, daß dieser Umstand seine Ursache nicht nur in der schlechten Ernährung der Samenanlage hatte. Damit wäre auch die Ansicht Brittons erledigt.

Mehr Glück hatte ich jedoch mit Pflanzen, die ich abschnitt und in Zimmerluft im Wasserglase kultivierte. Ich bestäubte zwölf bulbillentragende Pflanzen, von denen fünf zu 1—4 Samen an einem Fruchtköpfchen ansetzten, die freilich nur zum Teile reiften. Von 15 Pflanzen, die ich bestäubte, nachdem ich ihre Bulbillen entfernt hatte, setzten sieben je 1—3 Samen an, die es aber auch nur in wenigen Fällen zur Reife brachten. Der Prozentsatz der normalen Samen war also auch hier, wo die Pflanzen nicht unter der ungünstigen Witterung zu leiden hatten, ein sehr geringer. Auch hier war, wie ersichtlich, kein wesentlicher Unterschied zwischen der Samenproduktion der bulbillen tragenden und der von Brutknollen befreiten Pflanzen zu konstatieren.

Eingedenk der Tatsache, daß die vegetative Ausbildung im allgemeinen durch reichliche Ernährung gefördert wird, die sexuelle aber zurückgeht und umgekehrt, zog ich eine Anzahl von Pflanzen in sehr schlechter, größtenteils aus Sand bestehender Erde und beobachtete die Wirkung auf Samenproduktion und Bulbillenbildung. Die Pflanzen gediehen in diesem Boden sehr kümmerlich, ihre vegetative sowie ihre sexuelle Entwicklung ließ viel zu wünschen übrig; doch entwickelten sich normale Brutknollen, während nicht ein einziger Same ein höheres Entwicklungsstadium erreichte. Die Fruchtköpfchen mit ihren Stielen trockneten bald ab, während der untere Teil mit den Brutzwiebeln leben blieb. Die Tatsache, daß an der ganzen Pflanze sich nur die Brutzwiebeln normal entwickeln, widerlegt die Anschauung Voglers, der die Bulbillen einfach für Reservestoffbehälter hält. Denn erst müßte die Pflanze doch ihren wichtigsten Organen die Nahrung sichern, bevor sie ihre Speisekammern füllt.

Endlich beraubte ich noch eine Anzahl von Pflanzen der Staubblätter und verhinderte durch schützende Gazehüllen die Belegung ihrer Narben mit Pollen. Die Wirkung war vorauszusehen. Die Bulbillen wurden stärker und in größerer Zahl ausgebildet, da die Nährstoffe, die sonst nach der Teilung des sekundären Embryosackkernes wahrscheinlich dem Embryosack zuströmen, offenbar den Bulbillen zugute kommen.

Resultate.

1. *Ficaria ranunculoides* bildet in der Umgebung von Czernowitz, entgegen den Angaben der meisten Autoren, in allen Blattachsen regelmäßig Bulbillen. Diese Erscheinung findet ihre Parallele in der auch sonst für die Flora der Bukowina so häufig festznstellenden vegetativen Üppigkeit.

2. Die Bulbillenbildung steht nicht im umgekehrten Verhältnisse zur Samenproduktion, wie im allgemeinen behauptet wird. Es werden

sehr oft an einem Stocke reife Samen und Bulbillen in großer Zahl ausgebildet. Andererseits ist die Samenproduktion durch Entfernung der Bulbillen nicht viel zu fördern.

3. Die Bodenbeschaffenheit hat keinen Einfluß auf die Bulbillenbildung.

4. Die Teilung des sekundären Embryosackkernes scheint einen Reiz auszuüben, der die Leitung eines Nahrungsstromes zum Embryosack veranlaßt, welcher andernfalls den Stätten der Bulbillenbildung zuströmt.

Durch diese grob morphologischen Experimente haben sich also die Verhältnisse nur insofern geklärt, als wir wissen, daß wir die Erklärung für das abnormale Verhalten von *Ficaria ranunculoides* im Sexualapparat suchen müssen.

2. Pollenuntersuchung.

Ich unternahm eine Pollenuntersuchung nach der Methode von Jenčić, nach dessen Angaben die fertilen Pollenkörner im Wasser quellen, während die sterilen schrumpfen. Diesen Prozeß kann man genau im Wassertropfen unter dem Mikroskop beobachten. Eine Zählung ergab, daß nur 12% des *Ficaria*-Pollens schrumpfte. Eine zum Zwecke des Vergleiches angestellte Untersuchung des Pollens von *Ranunculus cassubicus* ergab, daß dieser zu 30% schrumpfte, obwohl bei dieser Pflanze keine Tendenz zu vegetativer Vermehrung eine Reduktion des männlichen Fortpflanzungsapparates vermuten läßt. Der geringe Prozentsatz geschrumpften Pollens bei *Ficaria ranunculoides* scheint mir weniger für seine Fertilität, als für die Fehlerhaftigkeit der Methode zu sprechen. Es besteht jedenfalls die Möglichkeit, daß eine weitere Anzahl von Pollenkörnern wohl imstande ist zu keimen und sogar Pollenschläuche auszuschicken (wofür allein die Quellung ein Beweis ist), daß diese Pollenschläuche aber nicht die Kraft haben, durch den ganzen Griffel bis zum Embryosack zu wachsen, in ihn einzudringen und die Eizelle zu befruchten, sondern nach Zurücklegung größerer oder kleinerer Strecken am Wege von der Narbe zum Embryosack stecken bleiben. Daß ich im Embryosacke selbst, ja sogar im Nucellus fast nie einen Pollenschlauch gesehen habe, spricht für die Richtigkeit meiner Vermutung.

3. Zytologische Untersuchung.

Als Fixierflüssigkeit verwendete ich ausschließlich Eisessig-Alkohol, in den die losgelösten Fruchtknoten gelegt wurden. Die Objekte wurden in der üblichen Weise in Paraffin eingebettet und mit dem Mikrotom in Schnitte von 6—8 μ Dicke zerlegt. Als Färbungsmittel benützte ich teils Delafield'sches Hämatoxylin, teils Safranin-Lichtgrün nach der von Sieben (25) angegebenen Methode, welche letztere Färbung bei weitem die besten Resultate lieferte. Bei der Untersuchung verwendete ich einerseits Material aus meinen eigenen Kulturen in möglichst vielen Entwicklungsstadien, andererseits solches, das ich in den öffentlichen Gärten und in der Umgebung von Czernowitz gesammelt hatte.

Auch der zytologische Befund zeigte keine Unterschiede zwischen den mit und ohne Bulbillen gezogenen Pflanzen, brachte jedoch die überraschende Tatsache weitgehender Degenerationserscheinungen im Embryosack. Diese repräsentieren eine Reihe immer weiter fortschreitender Reduktionsstadien des weiblichen Sexualapparates und nehmen gegenüber den normal ausgebildeten Embryosäcken einen auffallend großen Prozentsatz ein.

Der normale Embryosack von *Ficaria ranunculoides*, der überaus selten vorkommt, weist keine Unterschiede gegenüber dem der anderen Ranunculaceen auf. Die Zellen des Eiapparates sind im allgemeinen sehr klein, während die Antipoden, wie bei allen Ranunculaceen, außerordentlich groß sind. So fand ich Antipoden, die mehr als ein Drittel, ja fast die Hälfte des Embryosackes einnahmen und kann auch der Ansicht Löt-schers (21) nicht beistimmen, daß die Antipoden von *Ficaria ranunculoides* unter allen Ranunculaceen in bezug auf Dauerhaftigkeit und Festigkeit ihrer Membran am wenigsten ausgebildet sind. Sie sind sehr langlebig und widerstehen noch dem Verfall, wenn schon massenhaft Endosperm gebildet ist. Sie sind gewöhnlich einkernig, wie auch von Löt-scher (21) behauptet wird, doch sah ich ein einziges Mal eine zweikernige Antipode.

Die Vereinigung der Polkerne erfolgt in der Mitte des Embryosackes und im allgemeinen wandert der sekundäre Embryosackkern nach der Vereinigung mit dem zweiten Spermakern wieder nach der Basis des Embryosackes, um sich hier zu teilen.

Entgegen der Angabe von Huß (14) bildet sich auch bei *Ficaria ranunculoides* nach der Entstehung freier Endospermkerne ein Postament, auf dem die Antipoden ruhen und das hier aus isodiametrischen Zellen besteht.

Die Eizelle teilt sich nach der Verschmelzung mit dem Spermakern wiederholte Male und wird zum Embryo, der von einer deutlich abgegrenzten Membran umgeben ist.

Die Abweichungen von diesem äußerst seltenen Normaltypus lassen sich je nach dem Grade der Rückbildung folgendermaßen ordnen:

1. Rückbildung einer Synergide, die alle Grade von der Schrumpfung bis zu vollständiger Auflösung zeigt. In den meisten Fällen lassen noch Kern- oder Plasmaresten die ehemaligen Umriss erkennen. In einigen Fällen scheint sich die Synergidenmutterzelle nicht geteilt zu haben.

2. Rückbildung zweier Synergiden. Dieser Reduktionsschritt ist viel häufiger als der erste. Auch hier sind alle Übergänge vorhanden. In einem Fall scheint die Synergidenmutterzelle nicht gebildet worden zu sein. Oft zeigt auch die Eizelle Anzeichen der Schrumpfung, welches Stadium den Übergang zum dritten Reduktionsschritt bezeichnet.

3. Rückbildung des ganzen Eiapparates. Von den Synergiden sind nur noch Plasmaresten zu sehen, die Eizelle ist entweder geschrumpft (sehr häufiges Stadium) oder vollständig zugrunde gegangen. In vielen Fällen beobachtete ich eine so vollständige Auflösung des Eiapparates, daß nur noch ein paar Plasmafetzen Zeugnis für seine ehemalige Existenz ablegten. Hier und da kommt es auch vor, daß die Degeneration

der Eizelle stärker fortgeschritten ist als die der Synergiden, ja sogar, daß die Eizelle nicht mehr zu sehen ist, die mehr oder minder geschrumpften Synergiden aber noch vorhanden sind.

4. Reduktion des sekundären Embryosackkernes, die sich entweder nur in seiner schwachen Tinktionsfähigkeit oder in seiner vollständigen Auflösung dokumentiert. Dieser Fall ist sehr selten und läuft nicht immer der Reduktion der übrigen Teile des Embryosackes parallel.

5. Reduktion der Antipoden. Auch dieses Stadium kommt nur selten vor. Die Zellen zeigen entweder Schrumpfung oder (in einem einzigen Fall) vollständige Auflösung, wobei sie in ihren Umrissen noch zu erkennen sind. Nur die Eizelle war in diesem Fall noch vorhanden, wenn auch geschrumpft.

Hier ist auch ein Embryosack zu erwähnen, in dem sich die Antipodenmutterzelle nicht geteilt zu haben scheint.

6. Vollkommene Desorganisation des Embryosackes und seiner Zellen. An Stelle des Embryosackes kann man ein Gewebe von zerdrückten Zellen beobachten, die noch hie und da einen Kernrest erkennen lassen. Hier haben wir es wahrscheinlich mit dem Endosperm zu tun, das seine Teilungen eingestellt hat und vom weiterwachsenden Nucellus zusammengedrückt worden ist. Oft finden wir auch ganz leere Embryosäcke oder solche, die noch ein paar desorganisierte, nicht zu deutende Kerne aufweisen.

8. Unterdrückung der Embryosackbildung. Es ist überhaupt kein Embryosack zu sehen und nicht zu entscheiden, ob sich die Mutterzelle des Embryosackes nicht geteilt hat und vom mächtig anwachsenden Nucellusgewebe zusammengedrückt worden ist, oder ob sich keine Zelle des sporogenen Gewebes als Embryosackmutterzelle differenziert hat.

Diese acht Reduktionsstadien kennzeichnen die einzelnen Etappen in dem fortschreitenden Funktionsverlust des Embryosackes der untersuchten Art.

Nun ist verständlich, warum so oft auf der Narbe eines bestäubten Fruchtknotens Pollenkörner zu sehen sind, die überhaupt nicht keimen oder nur einen kurzen Pollenschlauch ausschießen. Die beiden sexuellen Pole üben normalerweise aufeinander einen Entwicklungsreiz aus. Der Pollenschlauch wächst gewiß in vielen Fällen nur deshalb nicht, weil ihm der Wachstumsimpuls, der sonst wahrscheinlich vom Eiapparat zu dem auf der Narbe befindlichen Pollenkorn geht, fehlt. Ein Gegenstück dazu ist der Umstand, daß ich oft Teilung des sekundären Embryosackkernes und sogar Endospermentwicklung beobachtete, ohne daß nachweisbar Befruchtung stattgefunden, ja ohne daß der Pollenschlauch auch nur in die tieferen Partien des Griffels gedrungen wäre; ein Phänomen, das Coulter (5) bei anderen Vertretern der Gattung *Ranunculus* auch konstatierte. Auch hier fungierte die bloße Anwesenheit des Pollenkorns auf der Narbe als Entwicklungsreiz für den sekundären Embryosackkern, der auf diese Weise auch seine sexuelle Natur erweist.

Im Zusammenhange damit, sei auf die von Land (18) als Ausnahmefall bei *Tuja occidentalis* beobachtete Befruchtung des Bauchkanalkernes verwiesen, die sogar zur Bildung eines abnormen Embryos führte. Beide Tatsachen stehen in vollem Einklange mit der von

Porsch (23) gegebenen Deutung der Polkerne als Bauchkanalkerne. Weiters ist hier noch die von mir beobachtete, sehr verschiedene Größe der Antipoden zu erwähnen. In den Fällen, wo sich auf der Narbe mehr oder minder gekeimte Pollenkörner befanden, zeigten die Antipoden starkes Wachstum, während umgekehrt in Fruchtknoten, deren Bestäubung verhindert wurde, verhältnismäßig kleine Antipoden zu finden waren. Auf Grund dieser Tatsachen glaube ich mich zu dem Schlusse berechtigt, daß die Anwesenheit des Pollenkornes auf der Narbe oder des Pollenschlauches im Griffel auch auf die Antipoden als Wachstumsanregung wirkt. Dieser Befund verträgt sich sehr gut mit der Auffassung der Antipoden als zweites, bei den Vorfahren der heutigen Angiospermen noch sexuell gewesenes Archegon. Ich fand auch einmal sehr große Antipoden und sogar Ausbildung eines schwachen Postamentes in einem Embryosacke, dessen Eiapparat total desorganisiert und dessen sekundärer Embryosackkern auch nicht normal war.

Andererseits ist die Tatsache, daß ich oft auch auf den Narben normal organisierter Fruchtknoten desorganisierte Pollenkörner und solche fand, die nur ganze kurze Pollenschläuche ausgeschiedt hatten, beweisend dafür, daß nicht immer die Reduktion des Embryosackes, sondern auch oft mangelnde Keimkraft des Pollens die Ursache ist, daß so wenig Samen ausgebildet werden. Damit stimmten die Ergebnisse der von Britton gemachten Keimungsversuche mit *Ficaria*-Pollens, der in der Nährlösung nur eine geringe Anzahl von Pollenschläuchen ausschiedte, und die Resultate meiner Pollenzählung überein.

Ergebnisse.

1. Der Embryosack von *Ficaria ranunculoides* zeigt in verschiedener Stärke auftretende Reduktionserscheinungen.
2. Endosperm bildung tritt oft unabhängig von der Befruchtung auf und wird wahrscheinlich durch die bloße Anwesenheit des Pollenkornes auf der Narbe oder des Pollenschlauches im Griffel hervorgerufen.
3. Ein hoher Prozentsatz des Pollens ist steril. Auch ein Teil des fertilen Pollens schießt wahrscheinlich keine oder nicht genügend lange Pollenschläuche aus, weil es dazu eines vielleicht chemotaktischen, vom Eiapparat ausgehenden Entwicklungsreizes bedarf, der häufig wegen der Degeneration des ersteren ausbleibt.
4. Auch die Antipoden scheinen durch die Anwesenheit des Pollens auf der Narbe zu weiterem Wachstum angeregt zu werden.

Allgemeiner Teil.

Eine kausale Erklärung der korrelativen Verkettung zwischen der allmählichen Reduktion im Embryosacke und dem immer häufigeren Auftreten der Bulbillen, die schließlich zu einem Organisationsmerkmale der Art wurden, muß zwei Umstände in Erwägung ziehen.

1. Daß sie wie fast alle Pflanzen, die ihre Arterhaltung durch Bulbillenbildung sichern, eine Frühlingspflanze ist, d. h. daß ihre Vegetationsperiode in eine Zeit starker Temperaturschwankungen fällt. Viele

Frühlingspflanzen sind durch Bildung von Ablegern, Bulbillen oder metamorphosierten Sprossen, mit denen sie im Boden überwintern, befähigt, auf die Samenbildung, die oft durch häufigen Witterungswechsel in Frage gestellt wird, zu verzichten. Daß die *Ficaria* Temperaturschwankungen gegenüber empfindlich ist, kann man daraus ersehen, daß sie im Schutze des Zimmers viel mehr Samen ansetzte und reifen ließ als im Freien.

2. Daß sie ihren natürlichen Standort im Waldesschatten hat, der einem reichlichen Insektenbesuch weniger günstig ist, wodurch ihre Bestäubung oft in Frage gestellt wird.

Diese beiden Umstände lassen es verstehen, daß die Samenproduktion bei *Ficaria ranunculoides* nicht häufig genug war, um die Erhaltung der Art zu sichern.

Da die Bestäubung wegen des spärlichen Insektenbesuches selten erfolgte, blieb der Nahrungsstrom, der wahrscheinlich erst durch den Reiz der sich teilenden Eizelle zum Embryosack geleitet wird, aus. Es resultierte daraus ein Überschuß der für alle Fälle gebildeten Kohlehydrate, der irgendwo deponiert werden mußte. Die Baustoffe wurden vielleicht zunächst in den Blattachsen in Form von Reservestärke festgelegt; es wurden Bulbillen gebildet, von denen selbst später ein Reiz ausging, der die Leitung der Kohlehydrate zu den Stätten ihrer Entwicklung veranlaßte.

Die Neigung, die Assimilate zu den Blattachsen, statt zum Embryosack zu leiten, konnte durch Selektion erblich fixiert und auch in Fällen, in denen die Bedingungen für eine Befruchtung vorhanden gewesen wären, aktiviert werden. Daraus resultierte eine Schwächung des schlecht ernährten Embryosackes, die zu weit gehenden Reduktionen führte. Parallel dazu trat auch eine, mindestens physiologische, Degeneration der ebenfalls schlecht ernährten Pollenkörner auf. Da die Fortpflanzung auf normalem Wege ausblieb, konnten sich nur diejenigen Individuen im Kampfe ums Dasein erhalten, die die Fähigkeit besaßen, ihre in Form von Knollen ausgebildeten Reservespeicher als Fortpflanzungsorgane zu gebrauchen. Der Umstand, daß von Pflanzen mit noch so sehr reduziertem Sexualapparate eine solche Menge von Nährstoffen gebildet wird, wie sie sonst nötig ist, um zahlreiche Samen zur Reife zu bringen, darf uns nicht wundernehmen, wenn wir bedenken, daß die Pflanze ja auch noch normale Nektarien besitzt und ihren Schauapparat nicht einmal so weit reduziert, daß sie die den Glanz der Petalen bedingenden lichtreflektierenden Stärkekörnchen an anderer Stelle verwendet. Sie sichert sich dadurch noch die Möglichkeit einer eventuellen sexuellen Fortpflanzung.

Dieser Tatsachenbefund beweist uns, daß der heutige Zustand von *Ficaria ranunculoides* alles eher als ein fertiges Endergebnis darstellt. Die Art befindet sich vielmehr noch nicht weit vom Anfange einer Entwicklung, die insoferne einen negativen Verlauf nimmt, als ihr Endziel eine vollkommene Reduktion des weiblichen sowie des männlichen Fortpflanzungsapparates und wahrscheinlich auch eine damit Hand in Hand gehende Rückbildung der Organe, die die Funktion der Insektenanlockung haben, ist.

Dieser Tatbestand legt uns die Vermutung nahe, daß die Pflanze sich heute in verschiedenen Gebieten auf verschiedener Stufe der Rückbildung befindet. Es wäre aus diesem Grunde sehr angezeigt, den von mir betretenen Weg der Untersuchung an Pflanzen anderer Verbreitungsgebiete zu wiederholen.

Aus diesen mutmaßlichen Ursachen der Bildung der Brutknollen bei *Ficaria ranunculoides* und ihrer Korrelation mit der Samenproduktion glaube ich für die Erklärung der Bulbillenbildung im allgemeinen einen kausalen Gesichtspunkt gefunden zu haben. Sie hängt nicht von der Bodenbeschaffenheit oder den Beleuchtungsverhältnissen ab, wie Löffler (20) oder Armitage (1) angeben. Die Brutknollen sind nicht nur Organe der Reservestoffspeicherung, wie Vogler (26) behauptet. Die so selten erfolgende Ausbildung reifer Samen braucht nicht nur durch spärlichen Insektenbesuch verschuldet zu werden, wie Löffler, l. c., u. a. meinen, sie kann nicht durch das Ausschneiden der Bulbillen beliebig induziert werden, wie von Hennings (12) u. a. behauptet wird. Diese Verhältnisse sind heute überhaupt nicht mehr nach Willkür zu variieren, weil sie erblich feststehen und darf es zu ihrer Erklärung nicht ein einziger Umstand herangezogen werden, sondern die Kette von Hindernissen, die der Produktion reifer Samen im Wege standen und die große Umwälzung in der Lebensweise und im Stoffverkehr der Pflanze bedingten, die der Übergang von der gewohnten sexuellen Fortpflanzungsart zur vegetativen bedeutet.

Literaturverzeichnis.

1. Armitage E., Fruiting of Lesser Celadine *Ranunculus Ficaria*. (Se. Gossip, New Serie, VIII, 1901, p. 29—30.)
2. Aselmann W., Beiträge z. Biologie d. Wurzelknollen v. *Ran. Ficaria* u. d. Bulbillen von *Dentaria bulbifera*, *Lilium bulbiferum* u. *Saxifraga granulata*. (Diss. Kiel, 1910.)
3. Berg E., Studium über d. Dimorphismus v. *Ran. Fic.* (Inaugural-Dissert. d. Univ. Erlangen, Ludwigsburg, 1899.)
4. Britton, Fruiting of Lesser Celadine *Ran. Fic.* (Se. Gossip, New Serie, VIII, 1901, p. 356—358.)
5. Coulter J. M., Studies of the embryo-sac of *Ran. Fic.*
6. Delpino F., Sulla viviparità nelle piante superiori e nel genere *Remusatia* (Mem. acad. sc. Bologna, 5. serie, V, 1895, p. 271—279.)
7. Derselbe, Dimorfismo del *Ranunc. Fic.* (Mem. acad. sc. Bologna, 5. serie, VI, 1897, p. 685—710.)
8. Dodel-Müller L., Grundzüge einer vergleichenden Anatomie der Blumenblätter. (Nov. act. d. Leop. Carol. Ak., LIV. Ser. 1.)
9. Dubard M., Observations relatives à la morphologie des bulbilles. (Compt. Rend. Acad. Paris, CXXI, 1905, p. 770—72.)
10. Goebel K., Organographie der Samenpflanzen. (Jena, G. Fischer, 1898 bis 1900.)
11. Hegi G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa.
12. Hennings P., Über Fruchtbild. bei *Ficaria verna* Huds. (Verhandl. d. bot. Vereins d. Provinz Brandenburg, 37, 1896, p. XXIII.)
13. Hunger E. H., Über einige vivipare Pflanzen und die Erscheinung der Apogamie bei denselben. (Inaug.-Dissert. der Univers. Rostock, Bautzen, 1887.)
14. Huß, Beiträge zur Morphol. u. Physiol. d. Antipoden (Beih. zum bot. Zentralbl. XX, 1, 1906.)
15. Irmisch Th., Morphol. v. *Ran. Fic.*
16. Kerner A. v., Pflanzenleben, II. Bd. (Leipzig und Wien, bibliogr. Institut, 1889.)
17. Knuth H., Handbuch der Blütenbiologie, II, 1.

18. Land W. I. G., A morphologica study of *Thuja*. (Botan. Gaz., XXXIV, 1902.)
19. Lindemuth H., Über Samenbildung an abgeschnittenen Blütenständen einiger steriler Pflanzenarten. (Berichte der deutschen Botan. Gesellschaft, 14. Bd., 1896, p. 244.)
20. Löffler H., Verschiedene *Ficaria*-Formen und über die Fortpflanzung bei *Fic. verna* Huds. (Verh. Naturw. Ver. in Hamburg, 3. Folge, 1905, XIII, p. 8—25.)
21. Löttscher K., Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage (Flora, 1905, 94. Bd.)
22. Peter H., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der dikotyledonischen Brutknospen. (Diss. Göttingen, 1862.)
23. Porsch O., Versuch einer phylog. Erklärung des Embryosackes der Angiospermen. (Jena, G. Fischer, 1907.)
24. Schmid B., Beiträge zur Embryoentwicklung einiger Dikotylen. (Bot. Ztg., LX, 1902.)
25. Sieben H., Einführung in die botanische Mikrotechnik. (Jena, G. Fischer, 1913.)
26. Vogler P., Die Variation der Blütenteile v. *Ran. Fic.* (Vierteljahrschrift d. Naturf. Gesellsch. Zürich, 48, 1903.)
27. Warnstorff C., Blütenbiolog. Beobacht. a. d. Ruppiner Flora im Jahre 1895. (Verh. d. botan. Ver. d. Provinz Brandenburg, Band XXXVIII, 1896, p. 15—63.)

Bemerkungen über die Rotalge *Ceramothamnion adriaticum* Schiller.

Von Bruno Schussnig (Wien).

(Mit Tafel IV und 3 Textabbildungen.)

Im Jahre 1901 fand H. M. Richards eine mikroskopische Rhodophyceen bei den Bermuda-Inseln, welche auf *Codium tomentosum* epiphytisch wächst und der er den Namen *Ceramothamnion Codii* gab¹⁾. Den Gattungsnamen verdankt diese Alge ihrem eigentümlichen Habitus: aus anliegenden Fäden, welche zwischen den Thallusschläuchen von *Codium* kriechen, erheben sich senkrecht darauf aufstrebende Zweige, welche in der Regel ungeteilt sind und das Aussehen eines primitiv gebauten *Ceramium* besitzen (l. c., Pl. 21, Fig. 1). Die Gattung war bis 1911 nur von jenem Standort her bekannt, bis es während der Kreuzungsfahrten S. M. S. Najade Schiller gelang, einen Vertreter derselben auch für die Adria festzustellen. Bei der Insel Lissa fand er die Alge zum erstenmal in Tiefen von 60—100 m, auf Bryozoen und bezeichnete sie als *Ceramothamnion adriaticum* Schiller²⁾. Im Frühjahr des Jahres 1912, gelegentlich eines Aufenthaltes in der zoologischen Station zu Triest, fand ich dieselbe Form an der Westküste Istriens, woselbst sie ebenfalls in größeren Tiefen vorkommt. Sie trug zu dieser Zeit Tetrasporangien und infolgedessen nahm ich mir's vor, diese adriatische Form näher zu studieren, konnte aber, durch andere Arbeiten aufgehalten, erst jetzt zu dieser kurzen Mitteilung kommen. Unterdessen fand ich im März d. J. dieselbe Alge auch in den Bocche di Cattaro, wo sie sich unter anderen Algen angeschwemmt vorfand und heuer, im September, bei Rovigno.

¹⁾ Richards H. W. *Cerathamnion Codii*, a new Rhodophyceous Alga. (Bulletin of the Torrey Botanical Club, Bd. 28, 1901.)

²⁾ Schiller J. Berichte über die Terminfahrten S. M. S. Najade, Nr. 2—5, p. 90, 1912.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [064](#)

Autor(en)/Author(s): Kindler Therese

Artikel/Article: [Gametophyt und Fruchansatz bei *Ficaria ranunculoides*. 73-85](#)