23. Senn G., Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren (Leipzig 1908), S. 264ff.
24. Solereder H., Vergleichende Anatomie der Dikotylen, 1899.
25. Tangl E., Zur Lehre von der Kontinuität des Protoplasmas im Pflanzengewebe. Sitzungsber. d. Akad. Wien, 90 (1884).
26. Tischler G., Allgem. Pflanzenkaryologie (Linsbauer, Handbuch d. Pflanzenanatomie, 1924, Bd. II), S. 166.
27. Trécul A., Compt. rend. acad. Paris, 63 (1866), 154; 201.
28. Tschirch A. Harze und Harzbehälter, II. Leipzig, 1906.
29. Wisselingh C. van, Die Zellmembran (Linsbauer, Handbuch d. Pflanzenanatomie, 1924, Bd. III/2).

Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen.

VI. Über die Samenentwicklung einiger Gramineen.

Von **Karl Schnarf** (Wien).

(Mit 4 Textabbildungen.)

Die bisherigen Untersuchungen über die Samenentwicklung der Gramineen, die sich vor allem an die Namen Hofmeister, Fischer, Guignard, Golinski, Koernicke, Kuwada u. a. knüpfen, ergeben ein für die Familie ziemlich einheitliches Bild. Dieses wird auch durch die Beobachtungen, die ich im Laufe der letzten Jahre an einer Anzahl Arten gemacht habe, nicht wesentlich beeinflußt. Es sind nur einige Einzelheiten, die eine kurze Besprechung rechtfertigen. Bei

Coleanthus subtilis

sieht man in sehr jungen Entwicklungsstadien des Gynözeums, daß die einzige Samenanlage als basaler Höcker entsteht (Fig. 1)[1]. Dieser wächst zunächst von unten nach oben und zeigt schon in sehr frühen Entwicklungszuständen die Archesporzelle ausgebildet. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung vollzieht sich die bekannte Verlagerung der Samenanlage aus der basalen in die seitliche Anheftung (Fig. 2). Während dieses Überganges werden die beiden Integumente von dem Nuzellus abgegliedert, der neben der großen Archesporzelle einige kleinere Zellen von ausgesprochen vegetativem Charakter unter der Epidermis birgt. Zweifellos hat unter allen mir bekannten Gräsern *Coleanthus* den kleinsten Nuzellus. Das ist aber auch die einzige Beziehung, die ich zwischen der Zartheit

---

[1]) Die Abbildungen wurden sämtlich mit Hilfe des Zeichen- und Projektionsapparates nach Vasiliu der Firma C. Reichert hergestellt und für die Reproduktion verkleinert.

und Kleinheit dieses Grases und der Ausbildung seiner Fortpflanzungsorgane feststellen konnte. Eine Fragestellung, die davon ausgeht, ob sich nicht die Kleinheit einer Pflanze in einer Vereinfachung ihres Organbaues und ihres Entwicklungsganges äußert, führt bei diesem Objekte zu einer Enttäuschung.

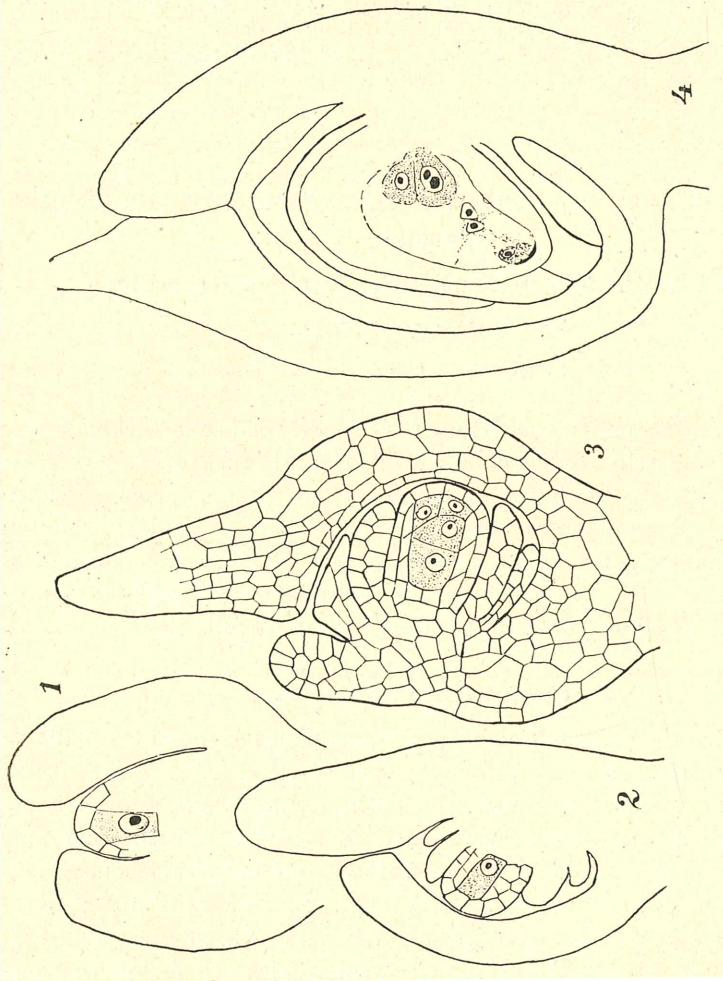

Abb. 1 (Fig. 1—4). *Coleanthus subtilis*. — 1. Junger Fruchtknoten mit basaler Samenanlage, in der die Archesporzelle schon deutlich ausgeprägt ist (300:1). — 2. Etwas älteres Stadium, Anlage der Integumente zeigend (250:1). — 3. Noch weiter vorgeschrittenes Stadium des Fruchtknotens; der Nuzellus der jetzt horizontal gestellten Samenanlage mit T-förmig gestellten Makrosporen (285:1). — 4. Fruchtknoten mit befruchtungsreifem Embryosack (215:1).

Die Archesporzelle wird direkt zur Embryosackmutterzelle, ohne daß eine Deckzelle gegen die Epidermis zu abgegeben wird, ein für die Gramineen typisches Verhalten. Nur *Zea mays* macht, nach Weatherwax[1]) eine Ausnahme. Der Reduktionsvorgang erfolgt nach meinen

[1]) Bull. Torrey Bot. Club, 46., 1919.

Befunden ungefähr dann, wann der Nuzellus die horizontale Lage erreicht hat (Fig. 3). Es werden vier Tetradenzellen gebildet, von welchen die chalazale als größte gewissermaßen schon im vorhinein dazu bestimmt ist, den Embryosack zu erzeugen. Die Tetradenzellen stehen entweder in einer Reihe (Fig. 6) oder annähernd **T**-förmig, wobei die zwischen den beiden oberen Makrosporen gebildete Wand keine konstante Richtung hat. Dieses Schwanken der Richtung der in der oberen Tochterzelle der Embryosackmutterzelle gebildeten Teilungswand ist für viele Angiospermen kennzeichnend, bei denen die Begünstigung der chalazalen Makrospore vollkommen fixiert ist. Einmal sah ich oberhalb der chalazalen Makrospore die darüberliegende Schwesterzelle zweikernig (Fig. 7), dennoch hat man den Eindruck, daß unzweifelhaft auch hier die unterste Makrospore, obwohl sie erst einkernig ist, den Embryosack geliefert hätte, wenn die Entwicklung weitergegangen wäre. Das typische Verhalten der Tetrade zeigt Fig. 6, wo die zweite und dritte Makrospore schon deutlich dem Absterben nahe, die erste noch ziemlich lebenskräftig ist und die vierte schon eine Kernteilung durchgemacht hat. Zwischen den beiden Kernen ist in dieser diejenige Vakuole entstanden, auf die Rutgers[1]) in jüngster Zeit so viel Gewicht legt; unter den chalazalen ist aber auch eine gebildet worden, die, soweit mir bekannt, ebenfalls sehr weit verbreitet ist, aber keine Beachtung gefunden hat. Ich will damit nicht sagen, daß ihr vielleicht eine besondere Bedeutung zukommt. Im Gegenteil bin ich der Ansicht, daß solche Vakuolenbildung ganz selbstverständliche Begleiterscheinungen des Wachstums der Zelle sind. Auch im Stadium des vierkernigen Embryosackes sind die beiden Vakuolen noch erhalten, die zwischen den Kernen liegende hat sich bedeutend vergrößert (Fig. 8).

Entwicklungszustände, die den Übergang vom vier- zum achtkernigen Embryosack zeigen, habe ich nicht gesehen. Fig. 9 bildet einen Schnitt durch einen jungen, fertigen Embryosack ab, ebenso Fig. 4, welche außerdem die Lage des Embryosackes in dem zu dieser Zeit gänzlich nach unten gewendeten Ovulum zeigt. Die Mikropyle wird nur von dem inneren Integumente gebildet, weil das äußere vor dem inneren endigt. In Fig. 10 sind die Polkerne bereits gänzlich verschmolzen und die Antipoden haben eine durch die Krümmung des Embryosackes bedingte seitliche Stellung eingenommen. Das Verhalten der Antipoden bei den Gramineen ist schon von verschiedenen Autoren wie Westermaier, Lötscher u. a. genauer studiert worden, sie gehören ohne Zweifel zu den auffallendsten Bildungen ihrer Art. Bei *Coleanthus* nun sind in der Jugend drei einkernige Antipoden angelegt.

---

[1]) Ann. jard. bot. Buitenzorg, 33., 1923.

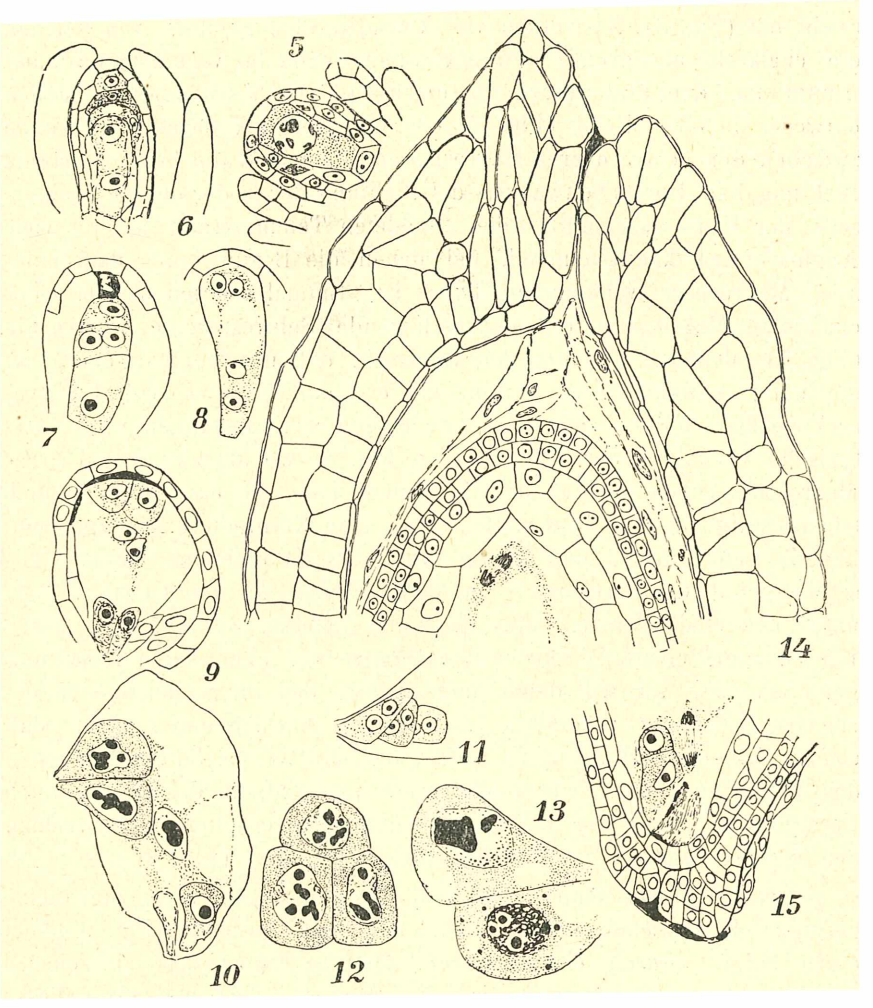

Abb. 2 (Fig. 5—15). *Coleanthus subtilis*. 5. Samenanlage mit Embryosackmutterzelle in Diakinese (426:1). — 6. Zweikerniger Embryosack, darüber dessen Schwesterzellen (380:1). — 7. Vier Makrosporen in reihenförmiger Anordnung; die unterste am stärksten entwickelt, mit großer Vakuole, die darüberliegende zweikernig, die oberste degeneriert (410:1). — 8. Vierkerniger Embryosack (380:1). — 9. Junger, achtkerniger Embryosack (410:1). — 10. Embryosack mit sekundärem Embryosackkern und mächtigen Antipoden (420:1). — 11—13. Verschiedene Entwicklungsstadien der Antipoden (440:1). — 14. Terminaler Teil eines Fruchtknotens mit einer Samenanlage, die einen zweizelligen Embryo und einen Endospermwandbelag enthält; äußeres Integument in Auflösung; von der Fruchtknotenwand ist die Verwachsungsnaht getroffen (380:1). — 15. Spitze der Samenanlage, deren chalazaler Teil in der vorhergehenden Figur abgebildet ist (380:1).

Wiederholt konnte ich ferner zweikernige finden (Fig. 11), u. zw. waren alle drei zweikernig. In älteren Stadien (Fig. 11 und 13) fand ich dagegen nie zweikernige Antipoden, sondern immer nur solche mit einem einzigen hypertrophierten Kern. Ich kann aus diesem Befunde nur den Schluß ziehen, daß es in den zweikernigen Antipoden zu einer Kernverschmelzung kommt, wenn ich auch nicht zweifellos sichere Verschmelzungsstadien sehen konnte. Mindestens ein Teil der Antipodenzellen dürfte also diploide Kerne haben. Wir werden diesen Kernverschmelzungen natürlich keine andere Bedeutung beilegen als die, daß den Antipoden der Gramineen, ähnlich wie denen von Ranunculaceen, Papaveraceen, Compositen u. a., eine ganz bestimmte Funktion zuzuschreiben ist, mit der eine hypertrophische Ausbildung der Zellkerne und oft auch ihre Teilung und darauffolgende Verschmelzung verbunden ist. Verschmelzungen von Kernen in den Antipoden sind übrigens durchaus nichts Neues; sie werden bei *Clematis* und *Aquilegia* von Huß[1]) und bei verschiedenen Compositen beschrieben. Eine analoge Erscheinung bilden viele Antherentapeten, in deren Zellen häufig ebenfalls Kernteilungen und darauf folgende Verschmelzungen vorkommen.

Von späteren Stadien sei nur eines in Kürze besprochen. Fig. 14 zeigt den in der Blüte nach oben gewendeten Teil eines Ovulums mit der angrenzenden Fruchtwand, Fig. 15 den mikropylaren Teil derselben Samenanlage. In dieser Figur sind Stücke des Pollenschlauches, ein zweizelliger Embryo und ein Teil des nuklearen Endosperms zu sehen. Fig. 14 zeigt das Schicksal des äußeren Integumentes. Daß das reife Korn der Gräser keine Spur desselben mehr erkennen läßt, ist wohl bekannt; den Anfang seiner Auflösung sehen wir nun hier. Seine Zellmembranen sind mehr oder weniger verschwommen, sein Plasmainhalt fast ganz verschwunden und die kaum mehr Farbstoff speichernden Kerne in Degeneration. Wir sehen also deutlich, daß das äußere Integument kurz nach der Befruchtung ein ziemlich weit vorgeschrittenes Stadium der Verschleimung zeigt. Wir sehen aber noch etwas anderes. Das äußere Integument besteht im allgemeinen aus zwei Zellschichten, nur an dem der Mikropyle gegenüberliegenden Ende der Samenanlage ist es merklich dicker und drei-, allenfalls noch mehr-, schichtig. Diese Verdickung des äußeren Integumentes — schon in früheren Stadien bemerkbar — geht in eine kegelförmige Spitze aus, die der Stelle der Fruchtknotenwand zugewendet ist, wo der Verschluß des Fruchtknotens — als Nahtstelle erkennbar — stattgefunden hat. Dieses auffällige Verhalten des äußeren Integumentes, das nach meinen Kenntnissen in der

---

[1]) Beih. z. bot. Centralbl., XX., 1. Abt., 1906.

Familie weit verbreitet ist, läßt eine besondere funktionelle Bedeutung erwarten. Ich bin in dieser Hinsicht allerdings zu keinem endgiltigen Schluß gekommen, aber immerhin erscheint es mir möglich, daß dieser verschleimende Kegel eine Rolle bei der Leitung des Pollenschlauches spielt. In der Nähe dieser Spitze dürften die Pollenschläuche herabwachsen. Diese dringen in den Achsen der fedrigen Narben endotrop bis in die Fruchtknotenwand vor; den weiteren Weg kennen wir nicht mit Sicherheit, erst in der Nähe der Mikropyle finden wir sie wieder. Es scheint mir ganz wahrscheinlich, daß diese kegelförmige Spitze des äußeren Integumentes die von der Wand des Fruchtknotens kommenden Pollenschläuche zum Ovulum überleitet; meine Bemühungen, diesen Vorgang wirklich zu sehen, waren vergeblich, was aber kein Beweis gegen die ausgesprochene Ansicht ist[1]).

Bambusa Bambos Back.[2]) (Bot. Garten Buitenzorg, XIV. B., 10).

Über die Bambuseen liegt in der Literatur, die sich mit der Ontogenie der Samenanlage befaßt, nicht einmal eine Notiz vor, so daß es gerechtfertigt ist, über einige Beobachtungen zu berichten.

Im Gegensatz zu *Coleanthus* besitzt diese Art einen sehr großen Nuzellus. Zur Zeit, da der achtkernige Embryosack vollkommen ausgebildet ist, nimmt dieser einen sehr kleinen Raum im Nuzellus ein. Die Entwicklung des Embryosackes geht nach dem Normaltypus vor sich. Dies ist für die Gramineen das Gewöhnliche und es liegen in der Literatur nur zwei anders lautende Angaben vor; die eine betrifft *Melica nutans*, wo Fischer[3]) ganz deutlich den *Scilla*-Typus beschreibt, die andere *Cornucopiae nocturnum*, für die wir nach Guignard[4]) ebenfalls den *Scilla*-Typus annehmen müssen. Die frühzeitig erkennbare, einzige Archesporzelle wird ohne Abgliederung einer Deckzelle (Fig. 16) zur Embryosackmutterzelle, die vier Tetradenzellen erzeugt, von denen die chalazale zum Embryosack wird. Die beiden oberen sah ich meistens nebeneinander (Fig. 18, 20), was auch solche Bilder mit scheinbar drei Tetraden genügend aufklärt (Fig. 17). Die über der Embryosackmutterzelle befindliche Epidermispartie wird durch tangentiale Teilungen verdickt (Fig. 17, 20). Die Bildung des Embryosackes ist durch die

[1]) Dafür, daß das äußere Integument der Gramineen eine Rolle bei der Leitung des Pollenschlauches spielt, hat sich bereits Hackel (True grasses. Transl. by Scribner and Southworth. New York 1890; zitiert nach True, Bot. Gaz., 18., 1893, S. 217) ausgesprochen.

[2]) Das Material verdanke ich der Güte des Herrn Dr. H. Cammerloher der es in Buitenzorg für mich gesammelt hat.

[3]) Fischer, Jenaische Ztschr., N. F., 7., 1880.

[4]) Guignard S., Ann. sci. nat., 6. sér., 13., 1882; eine Art dieses Namen ist im Index Kewensis nicht zu finden.

Figuren 18—21 genügend aufgeklärt. Eine besondere Besprechung verlangen nur die Antipoden, die einen unter den Gramineen ganz extremen Typus repräsentieren. In jungen Embryosäcken mit eben ausgebildetem Eiapparat sind drei Antipoden vorhanden. In solchen aber, wo der Eiapparat die endgiltige Ausgestaltung erreicht hat und die Verschmelzung der Polkerne, die in der Nähe desselben stattfindet, eingeleitet ist (Fig. 22), ist ein mächtiges, antipodiales Gewebe vorhanden, das aus einer großen Zahl kleiner, plasmareicher Zellen besteht. Jede

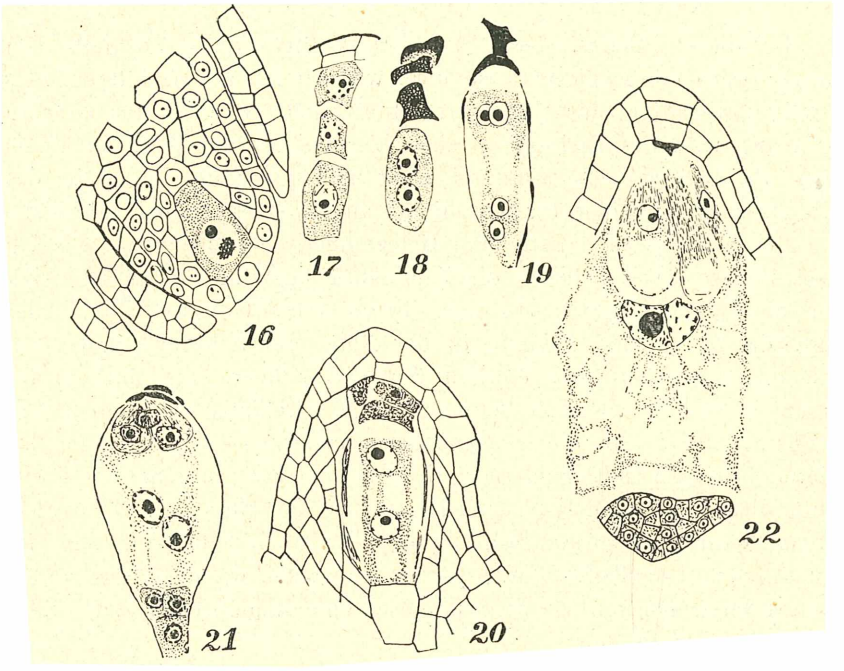

Abb. 3 (Fig. 16—22). *Bambusa Bambos.* — 16. Junge Samenanlage mit Embryosack mutterzelle in Synapsis (430:1). — 17. Tetraden; Teilung der Epidermiszelle (430:1)- — 18. Zweikerniger Embryosack und degenerierende Schwesterzellen (430:1). — 19. Vierkerniger Embryosack (420:1). — 20. Nuzellus mit zweikernigem Embryosack, Anordnung der Tetraden zeigend (420:1). — 21. Junger Embrysack (400:1). — 22. Fertiger Embryosack mit mächtigem Antipodengewebe (425:1).

derselben hat einen Kern mit einem kleinen, aber deutlichen Nukleolus, ein Umstand, der eine Zählung der Zellen mit einiger Sicherheit ermöglicht. Ich komme bei sorgfältigen Zählungen zu Zahlen zwischen 50 und 60. Die größten bei den Gramineen gefundenen[1]) Antipodenzahlen sind: *Zea mays* — 20 oder mehr (Lötscher, 1905), *Avena*

[1]) Lötscher, Flora, 94., 1905; Cannon, Proc. Calif. Acad. Sci., 3. Ser., Bot., 1., 1900.

fatua — 30 und mehr (Cannon, 1909), *Triticum vulgare* — über 20 (Lötscher, 1905), *Secale cereale* — 20 und mehr (Lötscher, 1905). Wenn Lötscher durch die Bemerkung, daß besonders große Antipodenzahl bei kultivierten Arten gefunden wurde, andeuten will, daß ein kausaler Zusammenhang zwischen der Kultur und der Vermehrung der Antipoden besteht, so müssen wir feststellen, daß eine solche Vermutung durch unseren Befund an *Bambusa* nicht gestützt wird.

Aegilops ovata.

Bei dieser Pflanze, deren Embryosack-Entwicklung ebenfalls dem Normal-Typus der Angiospermen folgt, will ich nur auf ein interessantes Entwicklungsstadium des Endosperms hinweisen. Wie bei den Gräsern allgemein, wird das Endosperm auch hier nuklear angelegt. In einem häufig zu beobachtenden Stadium sieht man daher die Innenseite des Embryosackes von einer Plasmaschichte ausgekleidet, in der zahlreiche freie Kerne liegen. Ich hatte nun Gelegenheit, zu beobachten, wie bei dieser Pflanze im Wandbelag die Zellbildung beginnt. Sie schließt sich dem einseitig-peripherischen Typus Hegelmaiers[1]) an, das heißt, die Zellbildung beginnt in der Nähe der Mikropyle und greift dann allmählich auf den übrigen Wandbelag über. Die mikropylare Region ist schon vor dem Beginne der Wandbildung dadurch ausgezeichnet, daß in ihr die freien Endospermkerne — wie das auch bei anderen Pflanzen mit nuklearer Endospermanlage vorkommt — viel dichter liegen, als in den übrigen Teilen des Embryosackes. Die Wandbildung wird nun gewöhnlich in der Weise beschrieben, daß im plasmatischen Wandbelag Fadensysteme entstehen, die die Kerne untereinander verbinden und daß dann in diesen kinoplasmatischen Fäden Zellplatten angelegt werden.

In den Figuren 23 und 24 ist nun eine Partie aus einem Endospermstadium von *Aegilops ovata* abgebildet. Sie stammen aus einer Schnittserie und wir sehen einerseits die beginnende Wandbildung im Profil (Fig. 23), anderseits in der Draufsicht (Fig. 24). Der schmälere, in der Figur nach oben gerichtete Teil ist der Mikropyle zugewendet zu denken; dort sind bereits Zellen vorhanden und die hier abgebildete Region ist eben diejenige, wo die Wandbildung beginnt. Wir sehen hier nichts von den bekannten kinoplasmatischen Bildungen; wir sehen einfach eine Zerklüftung des Protoplasmas, annähernd quer zur Hauptrichtung des Embryosackes verlaufend, ohne jede erkennbare Beziehung zu den Endospermkernen.

---

[1]) Hegelmaier, Nova acta Leop.-Carol. Akad. Naturf., 49., 1., 1885.

Für diese Art der Wandbildung scheint in der Literatur nur ein Terminus ohne Definition und eine Abbildung zu existieren. Frye[1]) sagt über *Asclepias Cornuti*: „In the eight-nucleate stage of the endosperm the formation of the walls by indentation begins (fig. 50)". Diese Abbildung ist auch bei Coulter und Chamberlain wiedergegeben. Und diese Art der Wandbildung liegt nun auch hier vor und wir können sie als Indentation oder Furchung bezeichnen. Sie ist durch folgende Eigentümlichkeiten charakterisiert:

1. Die Wand wird nicht als Zellplatte in den zwischen den Kernen angelegten kinoplasmatischen Fäden angelegt.

2. Die Wandbildung läßt keine Beziehungen zu den Kernen erkennen und

3. verläuft zentripetal, d. h. beginnt an der Außenseite der Plasmaschicht und wird so weit nach innen geführt, als es die Dicke derselben gestattet.

Naturgemäß entstehen auf diese Weise häufig mehrkernige Endospermzellen. Die Art und Weise, wie weiterhin die Endospermzellbildung erfolgt, konnte ich nicht verfolgen; doch scheint in späteren Stadien doch eine durch die Kerne geregelte Wandbildung, namentlich im unteren Teile des Embryosackes, vor sich zu gehen.

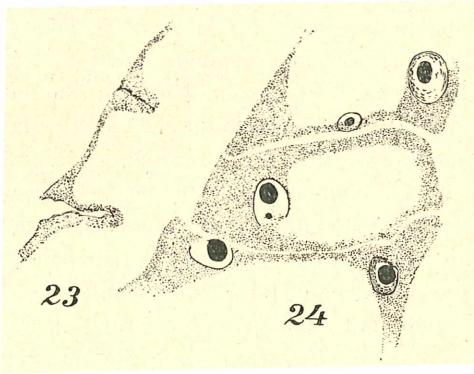

Abb. 4 (Fig. 23 u. 24). *Aegilops ovata.* Partien aus dem Wandbelag eines Endosperms, in dessen mikropylarem Teile die Wandbildung begonnen hat; beide Figuren gehören derselben Schnittserie an; 23 zeigt den medianen, 24 einen anschließenden Längsschnitt (430:1).

Die Frage, ob nicht diese Art der Wandbildung eine größere Verbreitung hat, muß vorläufig offen bleiben. Immerhin scheint die vorliegende Beobachtung ein Beleg für die Richtigkeit der Ansicht Dahlgrens[2]) zu sein, der darauf hinweist, daß das Studium des nukleären Endosperms in der neueren Literatur etwas vernachlässigt erscheint.

---

[1]) Bot. Gaz., 34., 1902.

[2]) Svensk bot. Tidskrift, 18., 1924, S. 192.

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: 1926

Band/Volume: 075

Autor(en)/Author(s): Schnarf Karl

Artikel/Article: Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. 105-113