Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Rhus und Coriaria.

Von **Julius Grimm.**

(Mit Tafel X u. XI und 3 Abbildungen im Text.)

In seiner Juliania-Arbeit[1]) kommt Hallier durch die Ähnlichkeit, die er zwischen Juliania und den Juglandaceen einerseits und Juliania und den Rhoideen Rhus und Pistacia andererseits findet, zu dem Schlusse: „ Auch die Juglandaceen sind Anacardiaceen und neben Juliania und Pistacia durch Reduktion in Blüte und Frucht aus Rhoideen entstanden" (pag. 251).

Die Anacardiaceen vereinigt Hallier mit den Brunelliaceen, Burseraceen, Irvingiaceen, Sabiaceen, Engler's Julianalen, Juglandalen und drei bisherigen Simarubaceengattungen wieder zu der alten Familie der Terebinthaceen (pag. 251)

Von diesen Terebinthaceen leitet er die Amentaceen (Quercineen, Myriceen, Betuleen, Casuarineen, Coryleen) ab im Gegensatz zu Engler und Wettstein, die darin Verbindungsglieder zwischen Gymnospermen und Angiospermen suchen (pag. 252). Ebenso betrachtet Hallier die Leitneraceen, Aceraceen und Urticalen, also die meisten Chalazogamen, als „in Blüte und Frucht verkümmerte Abkömmlinge von Terebinthaceen" (pag. 252).

„Demnach", schließt er weiter, „läßt die Chalazogamie von Juglans, vielen Amentaceen und Ulmus auch bei Myrica, Leitnera, Aceraceen, Juliania, Pistacia, Rhus und anderen Terebinthaceen Chalazogamie und weitere entwicklungsgeschichtliche Anklänge an Casuarina vermuten."

Auf diese Anregung Hallier's hin wurde ich mit der Aufgabe, die Entwicklungsgeschichte von Rhus zu studieren, Mitte Sommer 1910 von Herrn Geheimrat Strasburger betraut.

Das untersuchte Material wurde größtenteils dem botanischen Garten der Universität Bonn entnommen. Am eingehendsten befaßte

1) Hallier, H., Über Juliania, eine Terebinthaceengattung mit Cupula, und die wahren Stammeltern der Kätzchenblütler. Beitr. z. bot. Centralbl., II. Abt., Bd. XXIII, 1908.

ich mich mit Rhus Toxicodendron; zum Vergleich wurden später Rhus typhina und Rhus glabra herangezogen. Die Fixierung der Blüten und Blütenanlagen erfolgte nach Carnoy mit Alkohol-Eisessig, dessen Gehalt an Essigsäure meist etwas geringer genommen wurde; Wurzelspitzen wurden mit Chrom-Osmium-Essigsäure nach Flemming fixiert; die Überführung des fixierten Materials in Paraffin ging über Chloroform von statten.

Die bekannten Färbemethoden, Safranin-Gentiana-Orange, Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, Malachitgrün-Säurefuchsin bewährten sich auch bei meinen Objekten. Für Pollenschlauchfärbung erwies sich besonders letztere Methode als sehr geeignet, doch wurden mit Eisenhämatoxylinfärbung und Nachbehandlung mit Gentiana nach dem Differenzieren ebenfalls gute Resultate erzielt. Als Einschlußmittel der zwecks Aufhellung mit Nelkenöl behandelten Schnitte diente ausschließlich Kanadabalsam.

Die Gattung Rhus wird von Engler[1]) als polygam bezeichnet. Auch in den meisten Floren findet man in den Diagnosen von Rhus Toxicodendron, Rhus typhina und Rhus glabra die Angabe: „Blüten polygam". Charles Robertson[2]) sagt von Rhus: „The species are said to be polygamous. It might be better to call them dioecious, though of a recent form, for the staminate and pistillate flowers have large rudiments of pistils and stamens, and there is a tendency for them to revert to the perfect condition."

Rhus Cotinus scheint bald polygam, bald diözisch zu sein, denn „Müller and Kerner mention Rhus Cotinus as polygamous; but in Halle and in South Tyrol Schulz found it to be dioecious, thoug it appears, that in the former locality he afterwards found polygamous examples".

Über Rhus typhina ist man sich auch nicht einig: „In the manual Rhus typhina is called polygamous, while Müller calles it dioecious."

Für die Diözie einer Reihe von Spezies tritt Meehan ein, „referring to the fact, that Rhus copallina, venenata and Toxicodendron are variously classed as dioecious, polygamodioecious or polygamous, insists that they and Rhus cotinoides are all truly dioecious".

Robertson selbst fügt hinzu: „I regard Rhus glabra and Canadensis as dioecious."

---

1) Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien, III. Teil, Abt. 4 und 5.

2) Charles Robertson, Flowers and Insects XVII. Bot. Gaz., Vol. XXII, pag. 154 ff. Siehe auch Kunth, Blütenbiologie 3, 1, pag. 456 ff.

Aus eigenen Beobachtungen kann ich mitteilen, daß die Exemplare von Rhus typhina und glabra, die mir zu Gesicht kamen, sämtlich diözisch waren. Bezüglich Rhus Toxicodendron war ich schon vor Kenntnisnahme der Robertson'schen Arbeit zur Überzeugung gelangt, daß die dort herrschende Diözie erst jüngst entstanden sein müsse. Denn auf Grund meiner Mikrotomschnitte konnte ich feststellen, daß die (funktionell) männlichen Blüten in der Samenanlage ihres Ovarrudiments einen normalen Embryosack mit Eiapparat, Zentralkern und Antipoden entwickeln, während allerdings die (funktionell) weiblichen Blüten in ihren Staminodien nur noch ein schmächtiges Archespor zur Ausbildung bringen, das frühzeitig wieder zugrunde geht und in den Staminodien der zur Befruchtung reifen Blüten als formlose schwarze Masse zu erkennen ist. Auch hier zeigt sich also der größere Widerstand der weiblichen Organe gegen Änderungstendenzen.

Da ich die Untersuchungen Robertson's, wie erwähnt, beim Beginne meiner Arbeit nicht kannte und nur fixiertes Material von Rhus Toxicodendron männlichen Geschlechts besaß, suchte ich längere Zeit vergeblich bei diesem nach der Befruchtung. In Anbetracht der eigenartigen Geschlechtstrennung bei den vorliegenden Rhoideen halte ich die Ergebnisse dieser Untersuchung bezüglich der Embryosackentwicklung für interessant genug, um sie hier kurz mitzuteilen; dabei will ich auch auf die Pollenentwicklung eingehen.

A. Rhus Toxicodendron.

I. Die Entwicklungsgeschichte der männlichen Blüten.

1. Die Pollenbildung.

Die Pollenentwicklung wird, wie bei der erdrückenden Mehrzahl der Angiospermen durch die Anlage eines mehrzelligen Archespors in den jungen Antheren eingeleitet. Die Anlage der Staubblätter scheint der Anlage der Fruchtblätter zeitlich voranzugehen; wenigstens besitzen sie, wie man auf Längsschnitten durch junge Blütenanlagen deutlich sehen kann, beim Auftreten der Fruchtblätter bereits eine beträchtliche Größe (Fig. 1 *a* und *b* im Text).

Von Teilungszuständen, die zur Ausbildung des Pollens führen, begegnet man am häufigsten der Synapsis. Die weitere Entwicklung verläuft in der oft beschriebenen Weise; ich habe dieselbe nur in großen Zügen verfolgt und mich begnügt, die markanten Stadien, die im Laufe einer Pollenentwicklung aufzutreten pflegen (Synapsis, Spirem, Diakinese, heterotypische und homöotypische Teilung), auch

bei meinem Objekte nachzuweisen. Die Aussicht auf Erwerbung zytologischer Lorbeeren wird bei den untersuchten Rhoideen durch die geringe Größe der Kerne und Chromosomen verbunden mit der verhältnismäßig hohen Zahl der letzteren von vornherein vernichtet. Die haploide Zahl der Chromosomen konnte ich durch Zählung an Kernplatten der heterotypischen Teilung auf 15 feststellen (Fig. 1). Zur Kontrolle dieser Zählungen suchte ich Kernplatten von vegetativen Teilungen zu erhalten, wie man sie am besten in Querschnitten von Wurzelspitzen findet. Junge Wurzeln gewann ich durch Auspflanzen von Ausläufern, die bei Rhus Toxicodendron zahlreich in der Umgebung eines Strauches aus dem Boden hervorbrechen, in Rheinsand. In der feuchten Wärme eines Gewächshauses sproßten dann nach ca. 14—21 Tagen kräftige Adventivwurzeln allenthalben hervor, die ich durch Einpflanzen abgeschnittener Zweige vergebens zu erlangen versucht hatte. Die Zählung der Chromosomen ergab übereinstimmend mit der haploiden Zahl von 15 eine diploide von 30 Chromosomen. Die abgebildete Kernplatte (Fig. 2), die einer in Teilung befindlichen Dermatogenzelle entnommen ist, ist ausgezeichnet durch die paarige Anordnung ihrer schwach gekrümmten Chromosomen. Das einzelne Chromosom, das eine etwas isolierte Lage einnimmt, verdankt diese wohl dem gewaltsamen Eingriff des Messers, da es sonst nie in dieser Lagebeziehung zu den übrigen zu entdecken war, vielmehr das meist nahe Zusammenrücken der Kernsegmente das Auffinden von zum Zählen geeigneten Platten sehr erschwerte.

2. Die Entwicklung des Ovarrudiments, seiner Samenanlage und deren Embryosacks.

Der Bau der Anacardiaceenblüten ist durch einen großen Polymorphismus ausgezeichnet, der hauptsächlich in der Zahl und Lagebeziehung der das Androeceum und Gynaeceum zusammensetzenden Elemente zur Geltung kommt, sich aber auch gelegentlich in starken Reduktionen der Blütenhülle offenbart.

Besonders interessant ist die Variabilität in Zahl und Ausbildungsstufe der Carpelle, deren fortschreitende Reduktion sowohl in der großen Reihe von den Mangifereen bis zu den Dobineen[1]) zutage tritt, wie auch innerhalb der einzelnen Abteilungen sich kund gibt. Am besten gebe ich zum Beleg die Beschreibung Engler's mit dessen eigenen

1) Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. Teil, Abt. 4 und 5, pag. 144. Bestimmungsschlüssel.

Worten wieder[1]): „Die Zahl der Gattungen, bei welchen alle Quirle der Blüten eine gleiche Anzahl von Gliedern haben, ist gering . . . ., bei den meisten übrigen Gattungen ist die Zahl der Carpelle geringer; sehr häufig sind nur drei an der Bildung des Stempels beteiligt, und zwar sind dann diese 3 meist so orientiert, daß ein unpaares nach hinten fällt. Von diesen 3 Frb. trägt aber nur eines 1 Sa., während bei den Gattungen mit je 1 Sa. im Fach auch häufig nur 1 S. zur Reife kommt. Von den rudimentären Frb. kann man häufig nicht mehr als die Gr. und N. wahrnehmen, so z. B. bei Haplorhus und Pistacia. . . . .Viel schärfer tritt die Reduktion auf 1 Carpell bei Mangifera und verwandten Gattungen auf, die um so interessanter ist, als bei der verwandten Gattung Buchanania 5 getrennte Carpelle vorhanden sind, von denen aber nur eines 1 Sa. und 1 S. entwickelt.“

Auf Längsschnittbildern junger Blütenanlagen sieht man in der Mitte des Blütenbodens die ersten Anlagen des Gynaeceums in Gestalt eines Carpells und einer kuppelförmigen Erhebung daneben (Textfig. 1*a*). Querschnitte lassen das Carpell als halbmondförmig gekrümmt erkennen, mit den Hörnern der Sichel gegen die kuppelförmige Erhebung gewandt und in tieferen Lagen einen Ring bildend. Eine deutliche Sonderung des Carpids von der Masse der Kuppel ist hier nicht zu bemerken, wahrscheinlich bildet das Carpell für sich die ringförmige Verwachsung, wie dies auch aus späteren Querschnittsbildern nahegelegt wird, der die beiden anderen in der kuppelförmigen Masse noch undifferenziert enthaltenen Carpide angewachsen sind

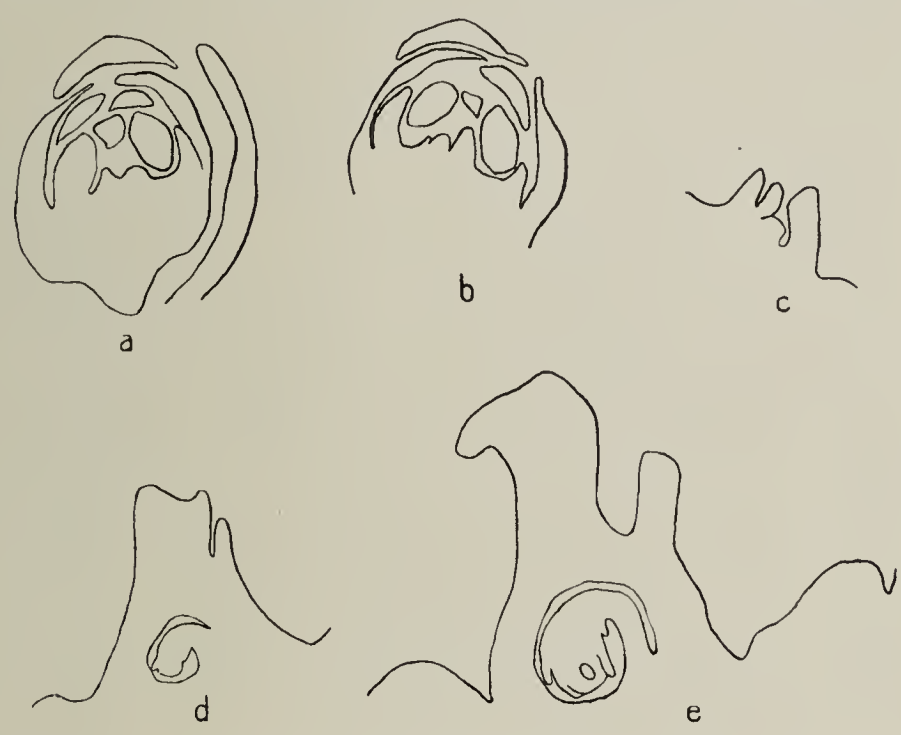


Fig. 1. Längsschnitte durch junge Blüten (*a*, *b*) bzw. Fruchtknoten (*c*—*e*) männlicher Blüten. *a* u. *b* Obj. 2, Ok. 1; *c* u. *d* Obj. 2, Ok. 3; *e* Obj. 3, Ok. 1.

An Längsschnitten durch etwas ältere Blütenteile glaubt man die Sonderung von zwei Carpellen aus der Kuppelmasse erkennen zu

---

2) l. c. pag. 141 und 142.

können, so daß also jetzt drei Carpide vorhanden sind, von denen eines die beiden anderen an Größe übertrifft (Textfig. 1 *b*).

Völlig eindeutige Bilder kann man indessen den Längsschnitten nicht abgewinnen, da ein Carpell infolge seiner Einkrümmung leicht zweimal im Bilde erscheinen und dadurch zu falschen Vorstellungen Anlaß geben kann. Die Art der Verwachsung der drei Carpide wird aber an Querschnitten durch noch ältere Blüten deutlich (Textfig. 2).

In Querschnittserien begegnet man zuerst nur dem Schnitt eines einzigen Fruchtblattes, das also die beiden anderen um ein Stück überragt. Tiefere Schnitte zeigen drei Fruchtblätter nebeneinander liegend. Geht man weiter in der Schnittreihe, dann sieht man die Verwachsung der Carpide (Textfig. 2 *a—e*).

Das Bild bietet, räumlich gedacht, das Aussehen einer großen Dachrinne, deren Ränder nahe aneinander gedrückt sind, und auf die je eine kleinere, noch etwas mehr klaffende Dachrinne gelötet ist. Noch tiefere Schnitte zeigen die größere Dachrinne mit ihren Rändern verwachsen die beiden kleineren, ebenfalls je mit den eigenen Rändern aneinander gepreßt und dazu mit den freien Rändern stark genähert (2 *c*). Schließlich ist nur noch eine große ovale Spalte, der Querschnitt der oberen Verjüngung der Fruchtknotenhöhle, und zwei kleinere Spalten, die durch die beiden kleineren Carpelle gebildeten rudimentären Fruchtknotenhöhlen zu erkennen (2 *d*). Die einzige Samenanlage ist in der Gegend der Verwachsungsnaht des großen Carpids unten im Fruchtknotenfach sichtbar, mit ihren Spitzen gegen die Innenseite desselben gewendet. Der weitere Verlauf ihres Wachstums wird aus Textfig. 1 vollständig klar. Besser als alle Erklärungen es vermögen, werden die Figuren den Sachverhalt verdeutlichen können. Mir kam es in der Hauptsache darauf an, zu zeigen, daß durch die Verwachsung der Fruchtblätter eine ausgebildete und zwei rudimentäre Ovarhöhlen erzeugt werden, da mir dies später bei der Schilderung des Pollenschlauchverlaufes von Wichtigkeit und auch entwicklungsgeschichtlich von Interesse ist.

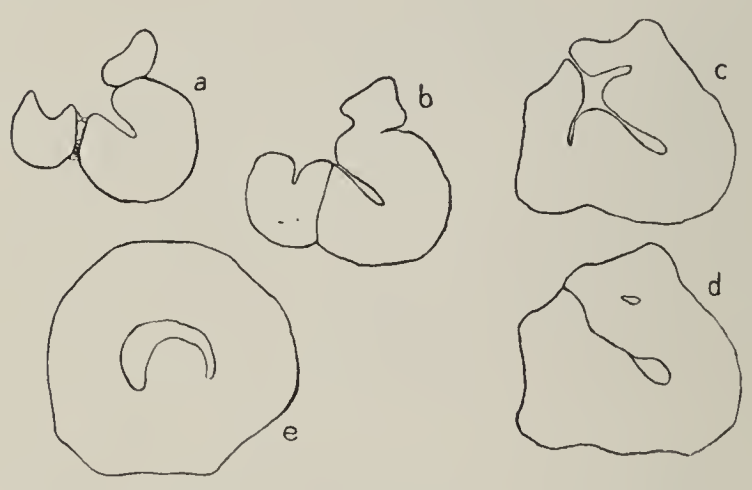


Fig. 2. Querschnitte durch junge Fruchtknoten aus ♂ Blüten. *a—d* Obj. 4, Ok. 3, Serie; *e* Obj. 4, Ok. 1, aus einem anderen Fruchtknoten, die Sa. zeigend.

In der jungen Samenanlage differenziert sich auf frühen Entwicklungszuständen eine Embryosackmutterzelle, die erst in der zweiten oder dritten subepidermalen Zellage deutlich als solche in die Erscheinung tritt. In der dritten oder vierten subepidermalen Schicht angelangt, nimmt sie allmählich das charakteristische Aussehen eines in Reifeteilung tretenden Gonotokonten an, das Chromatin sondert sich und sammelt sich an einer Stelle der Kernwand: der Kern tritt in das Stadium der Synapsis. Ich möchte auch hier nicht schrittweise die Reifeteilung der Embryosackmutterzelle verfolgen, sondern beschränke mich auf das Herausheben der wichtigsten Stadien der Reduktionsteilung. Als solche begegneten mir weiter Spirem und Diakinese. Letztere gibt Fig. 5 wieder, an der sich die Zahl der Gemini leicht auf 15 feststellen läßt. Links neben dem Nukleolus befinden sich zwei Paarlinge in Deckung, die Lage der einzelnen Paarlinge zu einander ist hier die denkbar mannigfaltigste; da das Bild bei ca. 1500facher Vergrößerung gezeichnet ist, kann man sich die geringe Größe der Chromosomen lebhaft vorstellen. Der Diakinese folgt die erste Teilung, an die sich die zweite unmittelbar anzuschließen scheint. Fig. 6 und 7 geben die beiden Teilungszustände der Embryosackmutterzelle wieder, erstere die heterotypische, letztere die homöotypische Teilung. In der ersten Teilung sind die Chromosomen kurz vor der Vollendung ihres Weges an die beiden Pole vom Fixierungsmittel überrascht worden, in der zweiten Teilung befinden sie sich noch im Äquator der Spindel; die untere Spindel ist vom Messer verletzt. Die homöotypische Teilung scheint schneller vollzogen zu werden als die heterotypische, denn erstere konnte ich erst nach langem Suchen in einem einzigen Falle auffinden, während die letztere sich mir viermal bot.

Durch die beiden Teilungsschritte entstehen vier Makrosporen, deren vierzählige Reihe an einer ganzen Anzahl von Präparaten fest gestellt werden konnte (Fig. 8).

Von den vier Makrosporen gehen die drei nach dem Mikropylarende gelegenen wie gewöhnlich zugrunde, die der Chalaza zugewandte bleibt erhalten und bildet den Embryosack. Die drei zerquetschten Makrosporen erhalten sich noch eine Zeitlang als schwarze Masse am Mikropylarende des Embryosackes (Fig. 9), dann vermengen sie sich mit den zerfallenden Zellen der Embryosackwandung, die von jetzt an häufig zu treffen sind (Fig. 10—15).

Der primäre Embryosackkern teilt sich nun in der für die Embryosackbildung der Dicotylen typischen Weise dreimal. Ich habe mir die Mühe gemacht, denselben durch alle drei Teilungsschritte zu verfolgen,

gebe aber nur für die erste und dritte Teilung eine Abbildung. Der Embryosack wächst während dieser Teilungen stark in die Länge und Breite, die Zahl der zerfallenden Zellen seiner Wandung ist sehr reichlich (Fig. 10—15).

Von den nach der dritten Teilung vorhandenen acht Zellen setzen sich wie gewöhnlich drei an dem gegen die Chalaza gekehrten Ende des Embryosackes fest, drei liefern den Eiapparat, die beiden anderen, deren jeder sich vor den Kernen der Synergiden und dem des Eies durch seine Größe auszeichnet, verschmelzen sofort zum sekundären Embryosackkern (Fig. 14), der immer in der Nähe des Eiapparates zu finden ist (Fig. 15).

Die Abgrenzung der einzelnen Elemente des Eiapparates ist meist nicht so klar, wie bei dem eines normalen Embryosackes. Das mag der zweite Schritt zur Resorption der ganzen Embryosackentwicklung sein; der erste ist seine Befruchtungsunfähigkeit.

Ob dieselbe zuerst durch eine Eigenschaft des Embryosackes selbst oder des Fruchtknotens herbeigeführt wurde, ist nicht zu entscheiden. Jedenfalls bilden jetzt die drei Griffelenden keine Narbenpapillen mehr aus und machen auch oft einen verkümmerten Eindruck.

Hier möchte ich eine Mißbildung erwähnen, die mir bei der Untersuchung der Embryosackentwicklung zweimal entgegentrat, der Umwandlung der Carpelle in Staubblätter. In einem Falle hatten sich dieselben im Habitus den normalen Staubblättern stark genähert und enthielten an der Spitze in Pollensäcken, die auch eine Tapete aufwiesen, einen kurz vor der definitiven Ausbildung stehengebliebenen und verdorbenen Pollen. Im anderen Falle hatte nur ein Carpell Pollen gebildet, der z. T. die Normalzahl von zwei Kernen besaß, z. T. aber auch mit einer größeren Anzahl von Kernen ausgestattet war (z. B. vier), gleichsam als hätte sich der Rhythmus der Embryosackteilungen hier geltend gemacht. Im letzteren Falle war auch die Samenanlage vorhanden, hatte aber eine aufrechte Stellung inne und war parallel zur Länge der nicht zusammenschließenden Carpide in die Höhe gewachsen.

Eine ähnliche Umwandlung weiblicher Organe in männliche beschreibt Strasburger[1]) bei Mercurialis annua, bei der es sich aber, wie auch bei Salix petiolaris[2]) um Samenanlagen oder Plazentarauswüchse handelt, die staubblattähnliche Formen annehmen.

---

1) Strasburger, E., Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XLVIII, pag. 474, 1910.

2) Coulter and Chamberlain, Morphologie of Angiosperms, pag. 28.

II. Die weiblichen Blüten.

1. Bau des Fruchtknotens und der Samenanlage.

Ende Mai des Sommers 1911, als Rhus Toxicodendron wieder zu blühen begann, sah ich, daß in unserem Garten von den beiden dort stehenden Exemplaren eines männlich und eines weiblich war. Günstig für die Auffindung der Befruchtungsvorgänge war ihre räumliche Trennung; denn so konnte man die weiblichen Blüten bestäuben, die bestäubten Blüten zu verschiedenen Zeiten fixieren und durch Untersuchung des bzgl. der Fixation zeitlich an den Extremen stehenden Materials und allmähliches Vorrücken von beiden Seiten nach dem Material mittlerer Fixierungszeit die Durchgangszeit des Pollenschlauches in feste Grenzen einschließen, ein Vorteil, der die im Bau des Frucht knotens und der Samenanlage liegenden technischen Schwierigkeiten etwas ausglich.

Ich wählte die Zeit zwischen 6 und 8 Uhr abends zum Bestäuben, da sie — eine mittlere Durchgangszeit von 36 Stunden für den Pollenschlauch gerechnet — das Fixieren während des Tages vorzunehmen gestattete. Der Blütenstaub wurde auf die Narben jeder einzelnen Blüte mit einem Pinsel aufgetragen.

Mit der Fixierung begann ich zur größeren Sicherheit schon in der zweitfolgenden Nacht 3¼ Uhr, sie bis 1 Uhr nachmittags des folgenden Tages in Abständen von ungefähr 1 Stunde, von da bis ca. 6 Uhr in solchen von ungefähr 1½ Stunden wiederholend. Die kleinen Fruchtknoten wurden in 85 %igem Alkohol herauspräpariert und im Paraffin nach einer geringfügigen Abplattung in der Richtung des Verlaufes der Samenanlage so zu lagern versucht, daß das Messer sie median treffen mußte. Diese Orientierung nach der Symmetrieebene des Fruchtknotens wurde am zweckmäßigsten bei der Kleinheit des Objekts so vorgenommen, daß man die Fruchtknoten einzeln im Paraffin so lange um die Längsachse drehte, bis man die Lage des größten Widerstandes gegen Drehungen erreicht zu haben glaubte, eine Operation, die zuerst nicht, bei einiger Übung aber ganz gut gelingt. Die Aufgabe wurde weiterhin erschwert durch die Einzahl der Samenanlage, ihre Gestalt und die Eigenschaft des dünnen Pollenschlauches, kurz hinter seinem fortwachsenden Ende wieder zu verschwinden; deshalb habe ich zur Klarlegung seines Verlaufes eine große Anzahl von Schnitten anfertigen müssen.

Daß der Fruchtknoten der weiblichen Blüten die bei der Beschreibung der männlichen Blüten geschilderte Entwicklung nehmen muß, läßt sich an Querschnittserien deutlich erkennen. Man begegnet

in solchen zuerst den drei freien Narbenquerschnitten; darauf den drei freien Teilen des Griffels, an denen ich das Überwiegen des Flächeninhaltes eines der Komponenten über jeden der beiden anderen in dem durch Messung festgestellten Verhältnis 2 : 1 : 1 ausgedrückt fand. An den gut erkennbaren Verwachsungsnähten der einzelnen Fruchtblätter sieht man ebenfalls deutlich, daß die Ovarhöhle von dem größeren Carpell gebildet wird, und daß die beiden kleineren nur rudimentäre Fruchtknotenhöhlen einschließen. Da die Verhältnisse im Prinzip dieselben sind, wie die bei der Erläuterung des Fruchtknotenbaues der männlichen Blüten dargelegten, glaube ich von einer Abbildung absehen zu können.

An dem innersten Ende des durch die Faltung der Carpide entstandenen, mit den Narbenpapillen durch Übergänge verbundenen Verwachsungsgewebes eines jeden der drei Fruchtblätter fällt eine Gruppe von Zellen auf Querschnitten durch intensive Färbung ihres Inhaltes, durch ihre glänzenden Zellwände und die Größe der Kerne in die Augen: es sind die Zellen eines leitenden Gewebes, das im Längsschnitt auch in Fig. 23 angedeutet ist. Da nun die Fruchtknotenhöhle durch die Faltung des einen großen Fruchtblattes gebildet wird, so steht auch einzig und allein das an der innersten Seite der Faltung entstehende leitende Gewebe dieses Fruchtblattes mit ihr in direkter Verbindung und setzt sich in die Epidermis der Wandung fort, während die der kleinen Carpelle in ihre rudimentären Ovarhöhlen führen.

Ein Längsschnitt durch den Fruchtknoten demonstriert ebenfalls das Vorherrchen des großen Carpids über die beiden kleinen, das auch in der mächtigen Entwicklung der Narbe auf dem größeren, die bedeutend schwächere auf den kleinen treffend zum Ausdruck kommt. Die größere Narbe ist immer straußenfederartig gebogen, die beiden kleineren sind meist spatelförmig mit einer Einkerbung in der Mitte ausgestaltet.

Die Samenanlage (Fig. 23) ist durch die für die Anacardiaceen charakteristische kräftige Entwicklung des Funiculus ausgezeichnet. Das kleine Stummelschwänzchen an der inneren Seite des Funiculus stellt den rechten Ausschnitt des äußeren Integument dar, das mit ihm nach rückwärts zu verwachsen ist. Daß es tatsächlich zum Integument gegehört und nicht etwa, wie die von Hallier vermutete Verwandtschaft der Rhoideen mit Juliania nahelegen könnte, ein funikulärer Obturator ist, läßt sich durch Verfolgen desselben auf Serienschnitten leicht feststellen.

Das äußere Integument erscheint von dem inneren weit abgehoben und ist von der Bildung der Mikropyle ausgeschlossen, die allein von

dem inneren Integument gebildet wird. Daß die Mikropyle als feiner Kanal besteht, konnte ich an zahlreichen medianen Schnitten konstatieren. Beachtenswert ist ferner noch, daß die Samenanlage nirgends mit der Ovarwand verwachsen ist und daß auch an der Stelle, wo die Samenanlage dem Ende des Leitgewebes gegenübersteht, stets ein dünner Spalt erkennbar bleibt. Hier muß ich allerdings nochmals betonen, daß ich meine Untersuchungen nur an Alkohol-Eisessigmaterial gemacht habe, daß also ein gut Teil des genannten Spaltes durch Zusammenziehung der Gewebe entstanden sein kann[1]).

Auffällig an dem gegen die Chalazaregion zu gelegenen Ende des Embryosackes ist eine Gruppe von Zellen, auf die ich zuerst bei der Färbung mit Gentianaviolett durch die starkblaue Farbe ihrer Wände aufmerksam wurde; in Fig. 23 sind dieselben durch schwache Schraffierung der fraglichen Partie angedeutet. Die dickwandigen Zellen sitzen dütenförmig dem Ende des Embryosackes auf. Zur Ermittelung der Substanz, aus der die verdickten Wände bestehen, ließ ich auf Längsschnitte von Fruchtknoten die gebräuchlichen Reagentien für Zellwandstoffe einwirken und fand nach einigem Suchen, daß die Zellwände des fraglichen Gewebes sich mit Chlorzinkjod gelb, mit Anilinsulfat, einigen Tropfen Schwefelsäure ebenfalls gelb, mit Phloroglucin und Salzsäure rot färbten; die Behandlung mit Kaliumpermanganat gefolgt von Aufhellen in verdünnter Salzsäure und Zugabe von Ammoniakwasser zeitigte keinen Erfolg. Die angezogenen Reaktionen deuten wie bekannt auf eine Einlagerung von Lignin.

Van Tieghem lenkte zuerst die Aufmerksamkeit auf ähnliche Gewebe, die er als Hypostasen bezeichnete, und von denen er folgende Beschreibung gibt[2]):

„Constant dans sa structure et dans sa fonction, mais variable, suivant les plantes, dans sa forme et dans sa position, il affecte d'ordinaire l'aspect d'une cupule, dont les cellules isodiamétriques, sans les épaissir beaucoup, lignifient fortement leurs membranes.“ Nach van Tieghem's Auffassung hat dies gegen mechanische und besonders gegen chemische Einflüsse von seiten des Embryosackes geschützte Gewebe die Bestim-

---

1) Vgl. Murbeck, S., Über das Verhalten des Pollenschlauches bei Alchemilla arvensis und das Wesen der Chalazogamie. Lunds Univ. Arsskrift. Bd. XXXVI, Afdeln 2, Nr. 9, pag. 4 und Albanese, N., Ein neuer Fall von Endotropismus usw. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. zu Wien 1904, Bd. CXIII, Abt. 1.

1) Van Tieghem, L'hypostase dans l'ovule et la graine des Rosacees. Ann. d. scienc. nat. 1902, T. 16, 8. Ser. bot.

mung, „d'arrêter vers le bas la croissance longitudinale de ce prothalle (sc. femelle) en l'obligeant à se reporter tout entière vers le haut". In reifen Samen zeigt die Hypostase nach van Tieghem ihre Wirkungsweise durch Erhaltung eines oft nur schwer nachzuweisenden Perisperms.

Modilewski[1]) hält die Ansicht van Tiehgem's von der Funktion der Hypostase für „nicht besonders begründet", da er bei Urticifloren unterhalb des ligninhaltigen Gewebes eine Schicht besonders plasmareicher Zellen fand, „welche eine gewisse Beziehung zur Ernährung haben".

Daß der Embryosack der weiblichen Blüten dieselben Entwicklungszustände durchläuft wie der der männlichen, konnte ich aus einigen zufällig gebotenen Stadien entnehmen. Einen fertigen Eiapparat mit Zentralkern stellt Fig. 16 dar; links neben dem an seiner nach der Wand des Embryosackes gelegenen Vakuole kenntlichen Ei der große sekundäre Embryosackkern. Der Embryosack besitzt eine birnförmige Gestalt, die Verjüngung der Birne steckt in der oben beschriebenen Hypostase.

2. Der Verlauf des Pollenschlauches.

Da die Voruntersuchung ergeben hatte, daß am Morgen nach der Bestäubung in den Narbenpapillen schon stattliche Schläuche gegetrieben waren, konnte ich mich mit Aussicht auf Erfolg auf die Suche des Pollenschlauchweges begeben. Der rekonstruierte Verlauf des Schlauches ist in Fig. 23 angegeben. Ich hielt es im Interesse der Übersichtlichkeit für angebracht, in eine nach der Natur entworfene Umrißzeichnung eines Fruchtknotenlängsschnittes den Pollenschlauch schematisch einzutragen; die Übereinstimmung der schematischen Figur mit den Realverhältnissen will ich dann im Folgenden durch Teilfiguren belegen.

Der Pollenschlauch tritt, wenn er die Narbenpapillen durchwachsen hat, in das beschriebene Leitgewebe ein und folgt dessen Verlauf bis zu seiner Mündung in die Fruchtknotenhöhle. Das leitende Gewebe nimmt durch zahlreiche gleichzeitig in ihm herabsteigende Schläuche bei der Färbung mit Malachitgrün-Säurefuchsin eine glänzendrote Farbe an; am Rande der Pollenschläuche fallen dann Reihen von dunkelblau

---

2) Modilewski, J., Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren 1908. Flora Bd. XCVIII, Heft 4, pag. 6 und 7.

gefärbten Zellen auf, die wohl zur Ernährung der Schläuche verwandt worden sind [1])

An der Erweiterung des Leitgewebes zur Fruchtknotenhöhle angelangt, wächst der Pollenschlauch über den feinen Spalt, der die Epidermis der Ovarwandung von den Parenchymzellen des Funiculus trennt, die Richtung seines Wachstums in dem leitenden Gewebe beibehaltend. Fig. 18 zeigt einen auf dem Übergang von dem Griffelgewebe in das Gewebe des Funiculus abgefaßten Schlauch. In dem Parenchymgewebe des Funiculus steigt der Pollenschlauch zunächst in senkrechter Richtung gegen den Lauf des Raphebündels hinab, nach seiner Desorganisation eine breite, schwach helle Bahn hinterlassend. In das Gefäßbündel dringt er, seine Richtung beibehaltend, ein Stück weit ein, biegt dann lotrecht nach dem Embryosack zu um und ist zwischen den prosenchymatischen Elementen des Leitbündels zu sehen, seinen Weg auch noch nach seinem Verschwinden durch einen infolge der Verdrängung der Zellen entstandenen, von zerdrückten Zellen flankierten lichten Streifen verratend.

In der Chalazagegend angelangt, tritt der Pollenschlauch aus dem Gefäßbündel in das kleinzellige, plasmareiche Gewebe des Nucellus über. An dieser Stelle waren die meisten Schläuche zu treffen; einen besonders dicken und gut gefärbten habe ich in Fig. 20 festgehalten; er ließ in seinem Inneren deutlich einen Kern erkennen. Der Pollenschlauch verfolgt seinen Weg weiter zwischen Embryosack und Integument längs des Embryosackes, diesem meist etwas genähert. Eine besondere Richtung um den Embryosack ist hierbei nicht bevorzugt; man trifft die Schläuche auf Schnitten, die oberhalb desselben geführt sind wie unterhalb, rechts wie links. In der Höhe des Eiapparates angekommen, kann der Pollenschlauch zwei Wege einschlagen: entweder er wendet sich nahezu rechtwinklig und erreicht auf dem kürzesten Wege die eine Synergide oder er steigt bis in den Scheitel der Kernwarze, dreht sich dort in spitzem Winkel um und dringt von oben her in den Eiapparat. Den ersteren Wachstumsmodus konnte ich nur einmal (Fig. 19), den letzteren des öfteren feststellen. In einem Falle war der Schlauch von seinem Austritt aus dem Gefäßbündel bis kurz vor dem Eiapparat zu sehen; in seinem im Nucellus längs des Embryosackes steckenden Teile hatte er eine tiefblaue Farbe angenommen

---

1) Siehe darüber Capus, Anatomie du tissue conducteur. Ann. de scienc. nat. bot. 1878, T. VII, 6. Ser., und Dalmer, M., Über die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. XIV, N. F. VII.

(bei Färbung mit Malachitgrün-Säurefuchsin), in dem Scheitel des Nucellus schlug er einen besonders spitzen Haken, dessen Wendepunkt zwei Zellreihen unter der Oberfläche lag.

Fig. 21 illustriert den Weg eines zwischen Nucellusscheitel und Eiapparat ein Stück weit abgeschnittenen Pollenschlauches, der einen dünnen Fortsatz nach der einen Synergide entsendet.

Verzweigungen, wie sie bei den typischen Chalazogamen beschrieben werden, und wie sie Murbeck für Alchemilla arvensis wahrscheinlich gemacht hat[1]), waren in keinem Falle zu sehen, abgesehen von kleinen Ausbuchtungen, die der Pollenschlauch bei seinem Weg durch das leitende Gewebe des Griffels bei Rhus glabra bildete, doch ist nicht ausgeschlossen, daß dieselben bei dem geringen Querdurchmesser des Pollenschlauches übersehen wurden.

Interessant ist die Tatsache, daß die Pollenschläuche nur an den in der schematischen Figur angedeuteten Stellen in die Samenanlage eindrangen. Auch in den leitenden Geweben der beiden anderen Griffelkomponenten waren zwar Schläuche häufig anzutreffen, in die Samenanlage indessen sah ich sie nie eintreten. Der Grund hierfür liegt wahrscheinlich in der schon klargelegten Tatsache, daß allein das leitende Gewebe des größeren Fruchtblattes kontinuierlich in die Fruchtknotenhöhle übergeht. Die Bestäubung der Narben der beiden unfruchtbaren Carpelle erfolgt, wenn sie auf natürlichem Wege vor sich geht, vielleicht überhaupt nicht, da das größere Fruchtblatt seine Narbe ein Stück weit über die der kleineren hinaushebt.

Die Zeit, die der Pollenschlauch zu seinem Wachstum durch Griffel und Samenanlage bis zum Embryosack gebraucht hatte, betrug ungefähr 38—40 Stunden.

3. Die Befruchtung.

Die männlichen Kerne im Pollenschlauch zu verfolgen, war mir wegen deren Kleinheit nicht möglich; auch im Embryosack traf ich die Kerne erst bei ihrer Verschmelzung mit dem Eikern und dem sekundären Embryosackkern. Vor diesem Stadium waren durch den Zerfall des Pollenschlauches und der benutzten Synergide solche Massen von starkgefärbten Substanzen im Embryosack vorhanden, daß die Träger der Aura seminalis unmöglich davon gesondert werden konnten. Sehr häufig sah man das bekannte Bild, daß im Ei- und Zentralkern je ein größerer und ein kleinerer Nucleolus die halb vollzogene Amphimixis

1) l. c. pag. 12.

verrieten. Dieser Zustand wird durch Fig. 17 dargestellt, auf der man eine noch unversehrte Synergide, darunter das befruchtete Ei, und den mit dem zweiten männlichen Kern verschmolzenen, durch seine Größe kenntlichen sekundären Embryosackkern erblickt. Das Plasma des Embryosackes ist erfüllt mit schwarz gefärbten Klumpen und Körnern, die wohl Teile des zerfallenen Pollenschlauches darstellen, von dem sonst weder im Embryosack noch in den Geweben mehr etwas zu sehen ist. Das in der Figur gezeichnete Stadium entstammte 42 Stunden nach der Bestäubung fixiertem Material. Die Nachfärbung mit Gentianaviolett hob vorteilhaft die Strukturen der Kerne und die Nukleolen hervor.

Wie das befruchtete Ei zum Embryo heranwächst, konnte ich nicht feststellen aus Mangel an Material, das sämtlich zur Untersuchung des Pollenschlauchverlaufes seine Verwendung gefunden hatte. Mehrere Tage nach der Befruchtung waren zwar schon einige Endospermkerne gebildet, der Eikern indessen hatte sich noch nicht geteilt, sondern lag unverändert in der mit einer kräftigen Membran umgebenen Eizelle.

B. Rhus glabra und Rh. typhina.

1. Der Verlauf des Pollenschlauches.

Um Anknüpfungspunkte für eine Ableitung des Wachstumsmodus des Pollenschlauches von Rhus Toxicodendron zu finden, zog ich zum Vergleich Rhus typhina und glabra in die Untersuchung, die in der bei Rhus Toxicodendron beschriebenen Weise bestäubt und fixiert wurden. Leider hatte ein Sturm in diesem Sommer unsere männlichen Rhus typhina und glabra vernichtet bis auf ein Exemplar, das aber keinen zu Bestäubungszwecken geeigneten Pollen hervorbrachte. Denn es entwickelte zwar in seinen Antheren normale zweikernige Pollenkörner, die Antheren platzten aber nicht auf, sondern gingen mit dem zusammenklebenden Pollen vor der Reife zugrunde, eine Erscheinung, die mir auch bei manchen anderen Vertretern von Rhus typhina oder glabra auffiel. Ich war also genötigt, mir anderes männliches Material zu verschaffen und fand nach längerem Suchen in einem Garten zu Bonn ein stattliches Exemplar von Rhus glabra, mit dessen Pollen ich die weiblichen Blüten von Rhus glabra und Rhus typhina bestäubte.

Die Samenanlage von Rhus typhina und Rhus glabra besitzt einen längeren Funiculus als die von Rhus Toxicodendron und ist etwas stärker gebogen als letztere. Besonders deutlich trat an dem chalazalen Ende des Embryosackes die Hypostase bei Behandlung mit Holzstoffreagentien hervor, die oft weit um den Embryosack herumgriff.

Der Unterschied in der Größe der drei Gtiffel war nicht so ausgeprägt wie bei Rhus Toxicodendron.

Im ganzen machte das Material einen schlechten Eindruck, die Samenanlage erschien besonders um den Embryosack und in den Integumenten stark geschrumpft, einen regulären Embryosack bekam ich überhaupt nicht zu Gesicht, der schien nach seiner Ausbildung sofort degeneriert zu sein. Demgemäß gelang es mir auch in keinem Falle, den Pollenschlauch im Nucellus aufzufinden, er mußte wohl, bevor er hierhin gelangte, zugrunde gegangen sein.

In dem Leitgewebe der Griffel traf man zwar sowohl bei Rhus typhina wie bei Rhus glabra eine reiche Zahl von Pollenschläuchen, die sich vor denen von Rhus Toxicodendron an Dicke auszeichneten. Auch war an einer ganzen Anzahl von Präparaten der Übergang des Pollenschlauches über den Fruchtknotenrand und Samenanlage trennenden Spalt zu konstatieren. Fig. 22 gibt einen auf diesem Wege abgefaßten Schlauch wieder, der nahe am unteren Rande des Gefäßbündels scharf nach dem Embryosack zu umbiegt; oben die Epidermis der Ovarwandung, durch den Spalt von ihr getrennt das Parenchym des Funiculus, darunter dessen Leitbündel.

Der Funiculus erleichtert dem Pollenschlauch den Weg dadurch, daß er an der Stelle, wo der Schlauch aus dem Leitgewebe tritt, einen kleinen Höcker bildet, in den der Schlauch hineinwächst. Den weiteren Verlauf des Pollenschlauches im Raphebündel konnte ich auch noch verfolgen bis zu dessen Ende; ein Austritt aus dem Leitbündel war indessen in keinem Falle zu beobachten.

Für Rhus typhina hätte ich dasselbe Bild zu zeichnen, auch hier war der von den Pollenkörnern von Rhus glabra getriebene Schlauch soweit zu verfolgen wie bei Rhus glabra.

Dem aus dem Leitgewebe des Griffels kommenden Pollenschlauch war bei Rhus typhina das Auffinden des Raphebündels leicht gemacht, da dasselbe nahe an die Oberfläche der Samenanlage an der in Frage kommenden Stelle herantritt. Schwieriger gestaltet sich dieser Weg schon bei Rhus glabra, wo 3—4 Zellschichten das Leitbündel von der Oberfläche trennen und bei Rhus Toxicodendron, bei dem noch eine Zellschicht hinzukommt.

2. Der Fruchtansatz von Rhus typhina und glabra.

Ein auf die Befruchtung deutendes Stadium war nach dem Befund des Embryosackes natürlich nicht zu erwarten. Trotzdem setzte aber ein Teil der Blütenrispen die bekannten rothaarigen Früchte an. Da,

wie erwähnt, keine stäubenden Blüten derselben oder verwandten Spezies in der Nähe waren — zwischen den weiblichen und männlichen Vertretern von Rhus typhina und glabra befand sich, als sie noch alle vorhanden waren, ein Wall hoher Bäume und das „System" des botanischen Gartens mit Tausenden von Blüten, und doch brachten die weiblichen Rhus genannter Spezies Früchte — muß man notwendig Parthenokarpie für Rhus typhina und glabra annehmen. Auch in anderen Fällen konnte ich Fruchtansatz feststellen, ohne daß ein männliches Individium in der Nähe zu finden gewesen wäre. So bei einem Rhus typhina im Stadtwalde von Limburg a. d. Lahn und auf dem Friedhofe zu Freiendiez bei Limburg a. d. Lahn an mehreren Exemplaren derselben Art. Selbstverständlich umschlossen die Früchte keinen Keimling, sondern waren hohl bis auf ein Häufchen Staub aus der verdorrten Samenanlage.

Daß Fremdbestäubung nicht der auslösende Faktor der Fruchtentwicklung ist, wurde mir wahrscheinlich gemacht durch das Verhalten eines Teiles der Blüten von Rhus typhina, die trotz der Sättigung ihrer Narben mit Pollen (von Rhus glabra) ohne Fruchtansatz zugrunde gingen, wie auch durch die mikroskopische Prüfung unbestäubter Narben, die in seltenen Fällen ein Pollenkorn von Koniferen enthielten, sonst aber von Pollen frei waren. Den Nachweis, daß die beschriebene Erscheinung mit Parthenokarpie in dem von Noll[1]) präzisierten strengen Sinne identisch ist, müßten allerdings exakte Versuche erbringen. Bei der Diözie von Rhus glabra und Rhus typhina ist es natürlich leicht, durch Umhüllen der Blütenstände mit Gaze die Bestäubung zu verhindern.

Außer der Entartung[2]) der Parthenokarpie zeigen die Rhoideen auch sonst ein anormales Verhalten beim Fruchtansatz. Denn auf eine an die Baumschule von Simon Louis u. Frères in Metz gerichtete Anfrage, ob ihre Rhusarten guten, keimfähigen Samen lieferten, erhielt ich die Antwort, daß Rhus cotinus in der Regel durch Samen vermehrt werde, die größtenteils keimfähig seien, daß dagegen die anderen Samen dort wenig zu erhalten seien, so daß die anderen Arten durch Wurzelstecklinge vermehrt werden müßten, die man durch Zerschneiden der Wurzeln in kleine Stücke und Auspflanzen der Stücke in guten Boden erzielte. Daneben seien von manchen Arten Ausläufer zur Vermehrung zu benutzen. Die Vermehrungsweise durch Wurzelstecklinge wurde mir übereinstimmend mit vorigem auch von Dahs, Reuter u. Co. in Jüngstfeld berichtet.

---

1) Noll, F., Über Fruchtbildung ohne vorausgegangene Bestäubung bei der Gurke. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn 1902.

2) Noll, l. c. pag. 12.

C. Allgemeine Betrachtungen.

Durch den Nachweis des oben beschriebenen Wachstumsmodus des Pollenschlauches bei einigen Rhoideen ist die Zahl der Fälle von Chalazogamie um ein neues Beispiel bereichert worden. Eine ausführliche Übersicht über sämtliche Fälle von Chalazogamie zu geben, wie dies bei der Aufdeckung eines jeden neuen Falles von Ektropie des Pollenschlauches Brauch geworden zu sein scheint, liegt nicht in meiner Absicht, weil man sie in jeder diesbezüglichen Arbeit nachlesen kann.

Murbeck[1]) stellte in seiner Alchemillaarbeit als allgemeines Kriterium der Chalazogamie den schon von Nawaschin betonten interzellularen Wachstumsmodus des Pollenschlauches auf. Demgegenüber legen Wettstein[2]) und Porsch[3]) neben der Aporogamie auch auf das Wachstum des Pollenschlauches durch den Nucellus als integrierenden Bestandteil des Begriffes das Hauptgewicht. Dadurch blieb das Monopol der Chalazogamie für die Amentiferen erhalten, „von dieser Chalazogamie sind jene Fälle von Aporogamie wohl zu unterscheiden, in denen der Pollenschlauch durch das Integument zur Eizelle gelangt (Alchemilla, Sibbaldia, Cucurbita)“[4]).

Porsch weist ganz besonders darauf hin, daß bei Cucurbita und Alchemilla (für Sibbaldia ergibt sich die Anwendung aus der Ähnlichkeit des Fruchtknotenbaues[5]) von selbst) der Pollenschlauch durch die Stelle der früheren Mikropyle in den Nucellus eindringt und daß diese Fälle uns zeigen, „daß Porogamie durch den Mikropylarkanal oder in Ermangelung desselben Eindringen des Pollenschlauches durch das Integument, aber immer vom Eiapparate aus bei den höher stehenden Familien selbst dann zähe beibehalten wird, wenn der Pollenschlauch auf Grund des Fruchtknotenbaues genötigt ist, während der ganzen Länge seines Verlaufs interzellular zu wachsen“[6]).

Der zitierte Abschnitt bildet die Begründung zu dem vorhergehenden Satz des Porsch'schen Aufsatzes: „Die beiden Fälle (Alchemilla und Cucurbita) sind im Gegenteil meines Erachtens eine glänzende Bestätigung der hochgradigen erblichen Fixierung der Porogamie und phylogenetischen Bedeutung der Chalazogamie.“

---

1) l. c. pag. 14.

2) Wettstein, R. v., Handbuch der systematischen Botanik 1910/11. 2. Aufl.

3) Porsch, O., Der Spaltöffnungsapparat von Casuarina und seine phyletische Bedeutung. Österr. Bot. Zeitschr. 1904, Nr. 2.

4) l. c. pag. 453. Wettstein.

5) l. s. pag. 667. Albanese.

6) l. c. Fußnote pag. 48.

Coulter and Chamberlain[1]) unterscheidet zwischen „true chalazogamy" und „intermediate condition" und stimmt mit Wettstein und Porsch darin überein, daß „true chalazogamy, therefore, has as yet been found only among the Amentiferae", kommt aber bezüglich des Verhältnisses der echten Chalazogamie zu dem Pollenschlauchwachstum bei Ulmus, Cucurbita und Alchemilla zu anderer Ansicht. Den Eintritt des Schlauches vom „chalazal end" aus ins Ovulum, verbunden mit der Durchdringung des Integuments statt des Nucellus, betrachtet er nämlich als intermediate condition, die „suggests, that chalazogamy is an exceptional condition derived from the ordinary route of the pollen-tube through the micropyle". Die Übergangsreihe von Porogamie zu Chalazogamie wird in folgender Weise aufgestellt:

„In certain cases the tube reaches the micropyle by passing along more or less of the surface of the integument, and finally it penetrates deeper, entering the chalazal tissue." Daraus folgt, daß die Chalazogamie „would hold no relation to a primitive condition of Angiosperms or to their classifikation".

Hallier's Ansicht ergibt sich mit Notwendigkeit aus seiner Auffassung der Amentaceen als reduzierter Abkömmlinge der Terebinthaceen: „. . . . seit meiner Arbeit über die Kautschuklianen (1900), pag. 201 und 202 habe auch ich mich wiederholt in dem nämlichen Sinne ausgesprochen, daß die Chalazogamie nichts Ursprüngliches ist, sondern etwas Sekundäres, das normale Eindringen durch die Mikropyle hingegen das primäre"[2]).

Inwieweit sind nun die Verhältnisse, denen wir bei Rhus begegneten, geeignet, die Alternative: „ist die Chalazogamie eine ursprüngliche oder eine abgeleitete Erscheinung?", im einen oder anderen Sinne zu beeinflussen?

Der Pollenschlauch von Rhus Toxicodendron folgt, wie wir sahen, zuerst dem Laufe des Leitgewebes, überquert den kleinen Spalt, der ihn von der Samenanlage trennt, wächst senkrecht in das Gefäßbündel des Funiculus, dreht nach dem Embryosack zu um, bewegt sich in dem Leitbündel bis zur Chalaza, nimmt dann seinen Weg längs des Embryosackes im Nucellus und erreicht den Eiapparat entweder von der Seite oder nach einem kleinen Umweg in dem Scheitel des Nucellus. Zweifellos liegt also hier ein Fall echter Chalazogamie in des Wortes strengster Bedeutung vor.

---

1) Coulter and Chamberlain, Morphology of Angiosperms, pag. 151.
2) Hallier, H., Über Juliania, l. c. pag. 110.

Man kann nun die Art und Weise, wie der Pollenschlauch bei Rhus zum Eiapparat gelangt, in phylogenetische Beziehung bringen zur Chalazogamie der Amentaceen und Verwandten, oder sie als unabhängig von letzteren aus der Porogamie entstanden denken. Im zweiten Falle erhält die unbedingte Auffassung der Chalazogamie als Primärerscheinung einen neuen Stoß.

Für den ersten Fall gibt Hallier eine sympathische Erklärung, indem er den interzellularen Wachstumsmodus des Pollenschlauches als Reduktionserscheinung des normalen Verlaufs durch die Mikropyle betrachtet, „für die Juglandeen nunmehr vollkommen sicher gestellt dadurch, daß wir sie im vorausgehenden durch Vermittlung von Juliania in allmählicher Reduktion von pistacienartigen Terebinthaceen abzuleiten vermochten“[1]).

Für eine nahe Verwandtschaft der Rhoideen mit den Amentaceen in von letzteren zu ersteren aufsteigender Linie, würden sich wohl nicht leicht stichhaltige Gründe geltend machen lassen.

Ob wir also eine Verwandtschaft der Rhoideen mit den Amentaceen annehmen oder nicht, ist ohne Einfluß auf die Tatsache, daß die Aufdeckung des Pollenschlauches bei Rhus uns zwingt, den Erklärungsversuchen der Chalazogamie als abgeleiteter Erscheinung von neuem unsere Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Eine zwischen Porogamie und Chalazogamie, der ersteren genäherte Wachstumsweise des Pollenschlauches wurde neuerdings bei Acer Negundo[2]) gefunden[3]).

Bei Acer Negundo benutzt der Pollenschlauch im Griffel ein papillöses leitendes Gewebe, das ihn bis zum inneren Integument der Samenanlagen geleitet; daß äußere Integument bildet durch papillöse Ausgestaltung eines Teiles seiner Oberfläche die Fortsetzung des Leitgewebes. Von den Papillen des äußeren Integuments aus dringt der Schlauch schräg durch das innere Integument und gelangt, in dem Zwischenraum zwischen Integument und Nucellus verlaufend, auf die Oberfläche des Knospenkerns, in der er, eine kurze Strecke über seinen Scheitel hinkriechend, eindringt. Die Mikropyle von Acer Negundo ist offen und sogar sehr weit ausgestaltet.

---

1) l. c. pag. 111.

2) Hallier betrachtet die Aceraceen ebenfalls als Abkömmlinge der Terebinthaceen, l. c. pag. 252.

3) Rößler, W., Ein neuer Fall des Durchganges eines Pollenschlauches durch das Integument. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1911. Juliheft.

Die eigentümliche Ausgestaltung des leitenden Gewebes bei Acer Negundo zwingt förmlich zu der Frage, ob hier nicht ein Anhaltspunkt für das Verhalten des Pollenschlauches gegeben ist.

Dalmer macht in seiner Untersuchung „Über die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen" mechanische Ursachen für den Weg ektotroper Pollenschläuche verantwortlich; er faßt seine Ansicht über diesen Punkt in der Schlußbetrachtung dahin zusammen: „Man ist daher gestützt auf diese Experimente[1]) und gestützt auf den Bau des ganzen Leitapparates gewiß zu der Annahme berechtigt, daß dem Pollenschlauch das Wachstum in die Mikropyle von außen aufgenötigt wird." Die Anwendung dieser Theorie auf die Verhältnisse bei Acer Negundo ergeben dort die Mesotropie[2]) des Pollenschlauches als notwendige Konsequenz des Aufhörens des Leitgewebes vor dem Integument.

Bei Rhus müßte dann die weitere Entfernung der Mikropyle von dem Ende des leitenden Gewebes für den endotropen Verlauf des Pollenschlauches verantwortlich gemacht werden, der in dem Raphebündel einen bequemen Weg zur Erreichung seines Zieles findet. Das Vorhandensein einer Mikropyle sowohl bei Acer Negundo wie auch bei Rhus kommt dieser Betrachtungsweise sehr zu statten.

Weitere vergleichende Untersuchungen der Anacardiaceen mit der Mannigfaltigkeit ihrer Plazentationsverhältnisse wären gewiß geeignet, das Studium der den Pollenschlauch in seiner Wachstumsrichtung beeinflussenden Faktoren zu fördern; leider werden diesem durch die ungünstige geographische Verbreitung der Familie und die teilweise Korruption ihrer Geschlechtsorgane manche Hindernisse in den Weg gestellt.

D. Fragmentarische Mitteilungen aus der Entwicklungsgeschichte von Coriaria.

Im Laufe meiner Untersuchungen bemühte ich mich, den Weg des Pollenschlauches bei Coriaria klarzustellen[3]), fand aber keinen Anhaltspunkt dafür.

---

1) Strasburger's.

2) Juel, H. O., schlägt in seinen „Studien über die Entwicklungsgeschichte von Hippuris vulgaris" (Nova acta Reg. Soc. Scient. Upsaliensis, Ser. IV, Vol. 2, N. 11, Fußnote pag. 17) vor, die von Longo und Pirotta eingeführten Termini Acro-Meso-Basigamie in Acro-Basi-Mesotropie zu ändern.

3) Hallier sucht allerdings den Anschluß der Coriariaceen bei den Saxifrageen, l. c. pag. 97.

Zur Untersuchung wurde verwandt: Coriaria myrtifolia, die Herr Geheimrat Strasburger an der Riviera fixiert und mir freundlichst zur Verfügung gestellt hatte, und Coriaria terminalis, von Herrn Dr. Hallier in Ryjswyk gesammelt und fixiert.

Eine ins Einzelne gehende Schilderung der Entwicklungsgeschichte von Coriaria beabsichtigte ich nicht zu geben, da meine Aufmerksamkeit hauptsächlich auf die Alterszustände von Fruchtknoten gerichtet war, welche Befruchtungsstadien vermuten ließen.

Die Zahl der Chromosomen von Coriaria myrtifolia, die ich wie bei Rhus Toxicodendron Pollenmutterzellenteilungen und Teilungen in Wurzelspitzen abzugewinnen versuchte, ist sehr hoch; auf genauere Angaben muß ich leider verzichten, da die Chromosomen durch ihre außerordentliche Kleinheit und hohe Zahl (ich schätzte haploid 40, diploid 80) sich einer genauen Zählung entziehen oder zum mindesten die Lösung dieser Aufgabe zu einer sehr zeitraubenden, schwierigen und anfechtbaren gestalten.

Fig. 3. Längsschnitt durch eine junge Samenanlage von Coriaria myrtifolia, die Embryosackmutterzelle in Synapsis. Obj. 7, Ok. 3.

Die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes gibt über verwandtschaftliche Beziehungen der Coriariaceen ebenfalls keinen Aufschluß, sie verläuft in typischer Weise.

Eingeleitet durch die Differenzierung einer einzigen Embryosackmutterzelle (Textfig. 3) setzt sie sich fort in der Bildung von vier Makrosporen (Fig. 24 u. 25), deren eine, anscheinend die gegen die Chalaza gelegene, dem Embryosack den Ursprung gibt. Der fertige Embryosack erscheint stark in die Länge gezogen. Mit der Bildung eines normalen Eiapparates, bestehend aus zwei Synergiden und einer Eizelle, dreier Antipoden und zweier sich aneinanderlegender, aber erst nach der Befruchtung verschmelzender Polkerne, findet die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates ihren Abschluß.

Die Befruchtung geht gleichfalls in typischer Weise vor sich: ein generativer Kern verschmilzt mit dem Eikern, der andere mit einem

der beiden Polkerne, dem sich dann auch der zweite Polkern vereinigt (Fig. 26).

An Bildern, die die beiden männlichen Kerne noch ziemlich scharf umrissen neben Eikern bzw. Zentralkernen erkennen ließen, konnte der Pollenschlauch schon nicht mehr wahrgenommen werden.

Auf Anregung Hallier's hin untersuchte ich Querschnitte durch jüngere und ältere Zweige von Coriaria myrtifolia auf rindenständige Gefäßbündel in den Zweigkanten, wie sie für Buxus[1]) angegeben sind; bei Coriaria myrtifolia sind sie nicht vorhanden.

Zusammenfassung.

1. Die Annahme Robertson's, daß die Diözie von Rhus Toxicodendron in neuerer Zeit erst entstanden sei, wird dadurch bestätigt, daß die männlichen Blüten in der Samenanlage ihres Ovarrudiments einen vollständigen Embryosack mit Eiapparat, Zentralkern und Antipoden ausbilden.

2. Die Pollenentwicklung verläuft normal; die Zahl der Chromosomen von Rhus Toxicodendron beträgt haploid 15, diploid 30.

3. Der Fruchtknoten der männlichen Blüten entsteht durch Verwachsung dreier Carpelle, von denen eines durch Einfaltung die Ovarhöhle liefert.

4. Die Embryosackentwicklung in den männlichen Blüten geht in typischer Weise von statten.

5. Die Entwicklung von Fruchtknoten, Samenanlage und Embryosack der weiblichen Blüten ist dieselbe wie die der betreffenden Organe der männlichen.

6. Die drei Fruchtblätter bilden durch ihre Einfaltung je ein leitendes Gewebe aus, doch kommuniziert nur das Leitgewebe des fruchtbaren Carpids mit der Ovarhöhle.

7. Die Mikropyle von Rhus Toxicodendron ist offen.

8. Am Chalazaende des Embryosackes ist eine Hypostase vorhanden.

9. Der Pollenschlauch von Rhus Toxicodendron folgt dem Leitgewebe, wächst quer über den Spalt, der die Fruchtknotenwand von der Samenanlage trennt, steigt in das Gefäßbündel des Funiculus, in

---

1) Solereder, H., Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Ergänzungsbd. 1908, pag. 293.

dem er bis zur Chalaza vordringt, wächst parallel dem Embryosack im Nucellus und gelangt zum Eiapparat von der Seite aus oder nach einem Umweg im Nucellusscheitel.

10. Die Befruchtung ist die normale doppelte.

11. Der Pollenschlauchverlauf von Rhus typhina und glabra ist, soweit er verfolgt werden konnte, der gleiche wie bei Rhus Toxicodendron.

12. Bei Rhus typhina und glabra tritt, wenn die Bestäubung unterbleibt, Parthenokarpie an die Stelle der normalen Fruchtbildung.

13. Die Embryosackentwicklung bei Coriaria verläuft in typischer Weise.

14. Die Befruchtung vollzieht sich wie bei Rhus Toxicodendron, die Polkerne verschmelzen erst nach der Befruchtung.

15. In den Zweigkanten von Coriaria myrtifolia konnten keine rindenständigen Gefäßbündel beobachtet werden.

Benutzte Literatur.

1. Albanese, N., Ein neuer Fall des Endotropismus. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. zu Wien 1904, Bd. CXIII, 1. Abt.
2. Capus, Anatomie du tissue conducteur. Ann. d. scienc. nat. bot. 1878, 6 Ser., T. VII.
3. Coulter and Chamberlain, Morphology of Angiosperms.
4. Dalmer, M., Über die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen. Jenaische Zeitschrift f. Naturw., Bd. XIV, N. F. VII.
5. Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. Bd. III, 4 und 5.
6. Hallier, H., Über Juliania, eine Terebinthaceengattung mit Cupula, und die wahren Stammeltern der Kätzchenblütler. Beih. z. bot. Zentralbl. 1908, II. Abt., Bd. 23.
7. Juel, H. O., Studien über die Entwicklungsgeschichte von Hippuris vulgaris. Nova acta Reg. Soc. Scient. Upsaliensis, Ser. IV, Vol. 2.
8. Knuth, Blütenbiologie 3, 1.
9. Modilewsky, J., Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren. Flora 1908, Bd. XCVIII, Heft 4.
10. Murbeck, S., Über das Verhalten des Pollenschlauches bei Alchemilla arvensis und das Wesen der Chalazogamie. Lunds Univ. Arsskrift. Bd. XXXVI, Afdeln 2, No. 9.
11. Noll, F., Über Fruchtbildung ohne vorausgegangene Bestäubung bei der Gurke. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn 1902.
12. Porsch, O., Der Spaltöffnungsapparat von Casuarina und seine phyletische Bedeutung. Österr. Bot. Zeitschr. 1904, Nr. 2.

13. Rößler, W., Ein neuer Fall des Durchganges eines Pollenschlauches durch das Integument. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1911. Juliheft.
14. Robertson, Charles, Flowers and Jnsects XVII. Bot. Gaz., Vol. XXII.
15. Solereder, H., Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Ergänzungsbd. 1908.
16. Strasburger, E., Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1910, Bd. XLVIII.
17. van Tieghem, L'hypostase dans l'ovule et la graine des Rosacées. Ann. d. scienc. nat. 1902, T. XVI, 8. Ser. bot.
18. Wettstein, R. v., Handbuch der systematischen Botanik 1910/11. 2. Aufl.

Figurenerklärung zu Tafel X und XI.

Die Bilder sind teils mit dem Leitz'schen Zeichenprisma, teils mit dem Abbe'schen Zeichenapparat in Objekttischhöhe entworfen.

Die Färbung ist, wenn keine besonderen Angaben gemacht sind, Eisenhämatoxylin.

Fig. 1—21. Rhus Toxicodendron.

Fig. 1. Kernplatte einer Pollenmutterzelle. Leitz Imm. $^1/_{16}$ Ok. 5.
Fig. 2. Kernplatte einer sich teilenden Dermatogenzelle aus der Wurzelspitze. Zeiss Imm. 2,0. Comp. Ok. 12.

Fig. 3—15. Embryosäcke männlicher Blüten.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Spitze einer jungen Samenanlage, die Embryosackmutterzelle zeigend. Leitz Imm. $^1/_{16}$ Ok. 1.
Fig. 4. Embryosackmutterzelle in Synapsis. Leitz Imm. $^1/_{16}$ Ok. 3.
Fig. 5. Embryosackmutterzelle in Diakinese. Zeiss Imm. 2,0. Comp. Ok. 12.

Fig. 6—15. Leitz Imm. $^1/_{16}$.

Fig. 6. Heterotypische Teilung Ok. 3.
Fig. 7. Homöotypische Teilung Ok. 3.
Fig. 8. Tetrade im Embryosack Ok. 3.
Fig. 9. Primärer Embryosackkern Ok. 1.
Fig. 10. Erste Teilung im Embryosack.

Fig. 11—15. Ok. 1.

Fig. 11. Zweikerniger Embryosack.
Fig. 12. Vierkerniger Embryosack (aus zwei Schnitten komb.).
Fig. 13. Dritte Teilung im Embryosack (aus zwei Schnitten komb.).
Fig. 14. Verschmelzung der Pollkerne, eine Synergide weggeschnitten.

Fig. 15a. Eiapparat des fertigen Embryosackes mit Zentralkern.
Fig. 15b. Die zugehörigen Antipoden.

Fig. 16 und 17. Embryosäcke weiblicher Blüten. Hämatoxylin-Gentiana.

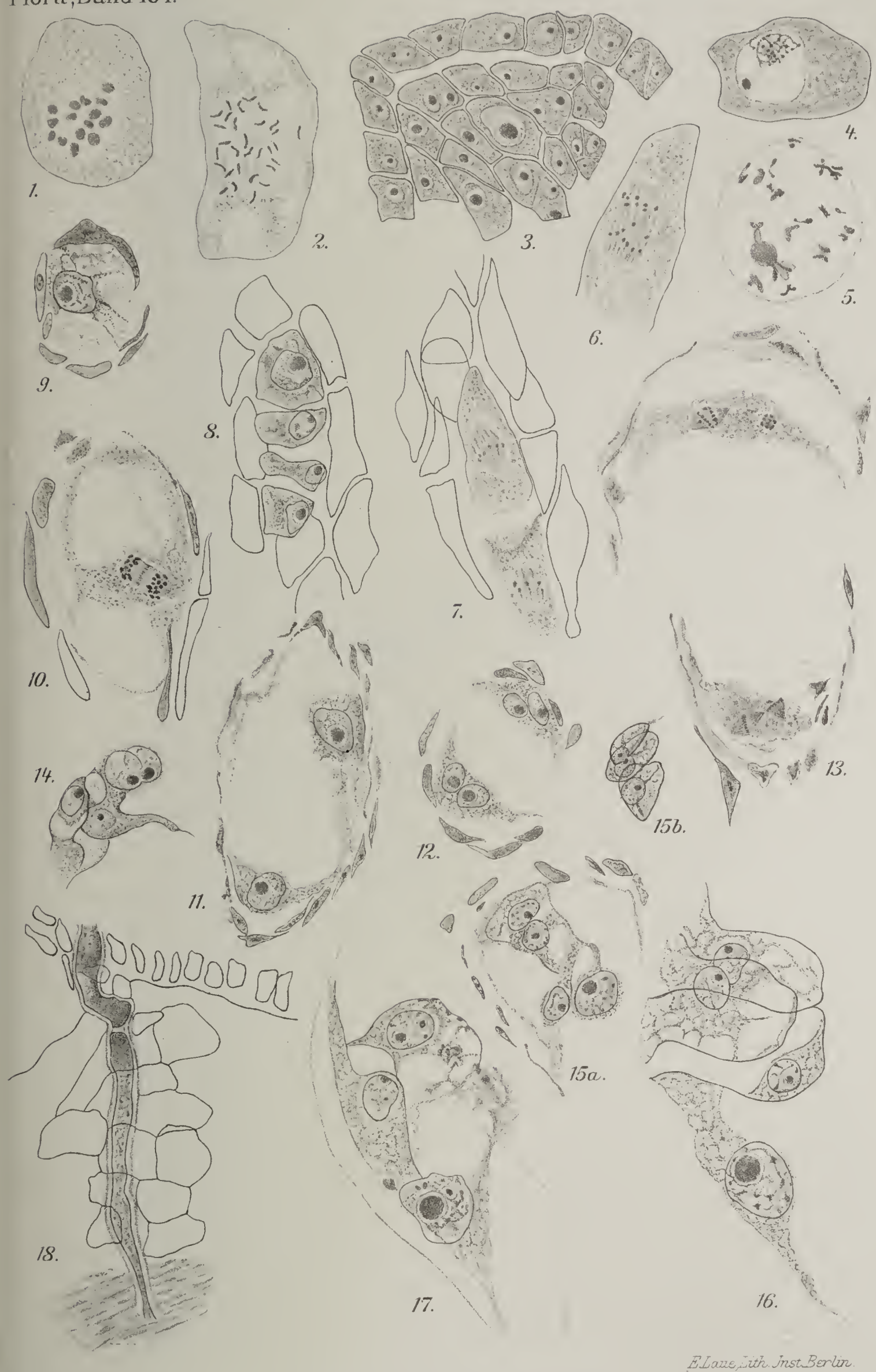
Fig. 16. Embryosack vor der Befruchtung.
Fig. 17. Embryosack nach der Befruchtung.

Fig. 18—21 Obj. 7; Fig. 18—20 Ok. 3, Fig. 21 Ok. 4. Malachitgrün-Säurefuchsin.

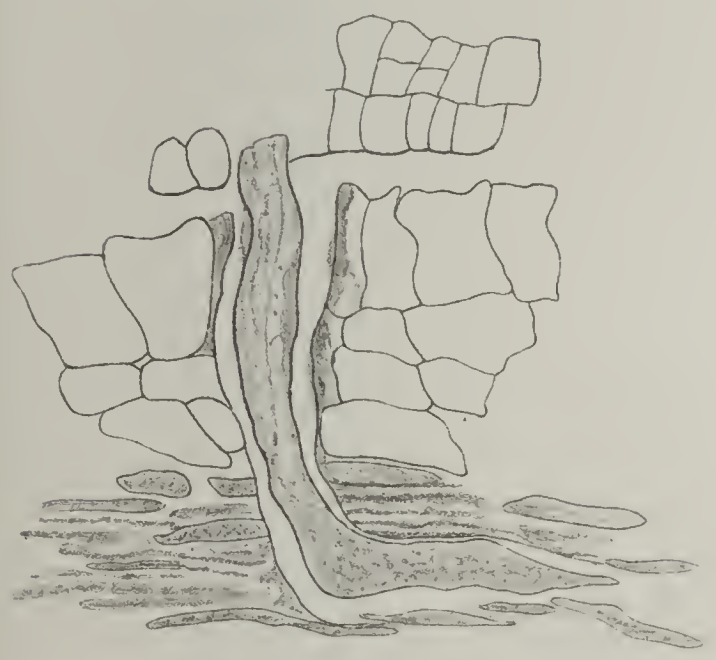
Fig. 18. Pollenschlauch, den Ovarrand (oben) und Samenanlage trennenden Spalt überwachsend, in das Leitbündel des Funiculus eintretend.
Fig. 19. Pollenschlauch, den Eiapparat von der Seite aus erreichend.
Fig. 20. Pollenschlauch, aus der Chalaza in den seitlich vom Embryosack liegenden Teil des Nucellus wachsend.
Fig. 21. Pollenschlauch in der Nucellusspitze.
Fig. 22. Rhus glabra. Pollenschlauch, aus dem leitenden Gewebe des Fruchtblattes in die Samenanlage tretend. Oben Epidermis der Fruchtknotenhöhle, tiefer, durch einen Spalt von ihr getrennt, das Gewebe der Samenanlage, zu unterst das Gefäßbündel des Funiculus. Leitz Imm. $^1/_{16}$ Ok. 1. Hämatoxylin-Gentiana.
Fig. 23. Natürliches Umrißbild des Fruchtknotenlängsschnittes mit schematisiertem Pollenschlauch.

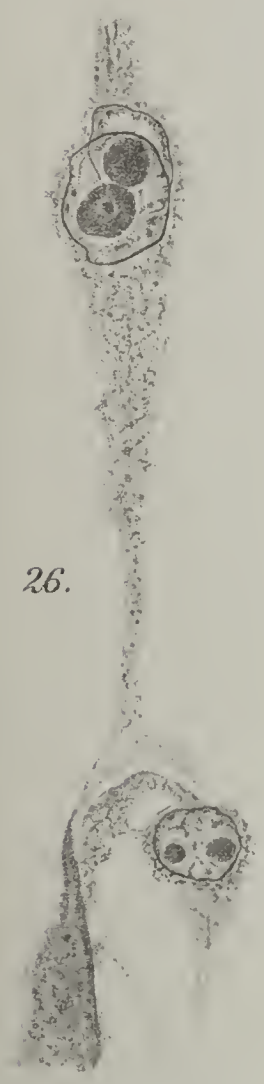
Fig. 24—26. Coriaria. Leitz Imm. $^1/_{16}$, 24 Ok. 3, 25. u. 26. Ok. 1.

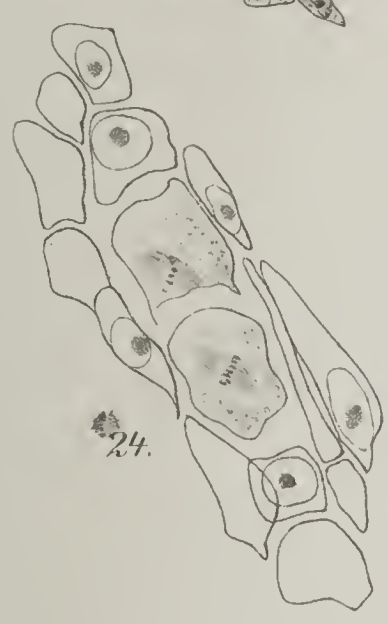
Fig. 24. Coriaria myrtifolia. Homöotyp. Teilung der Embryosackmutterzelle, die eine Spindel beschädigt.
Fig. 25. Coriaria myrtifolia. Embryosacktetrade. Lage: Oben Chalaza, unten Mikropyle.
Fig. 26. Coriaria terminalis. Embryosack nach der Befruchtung.

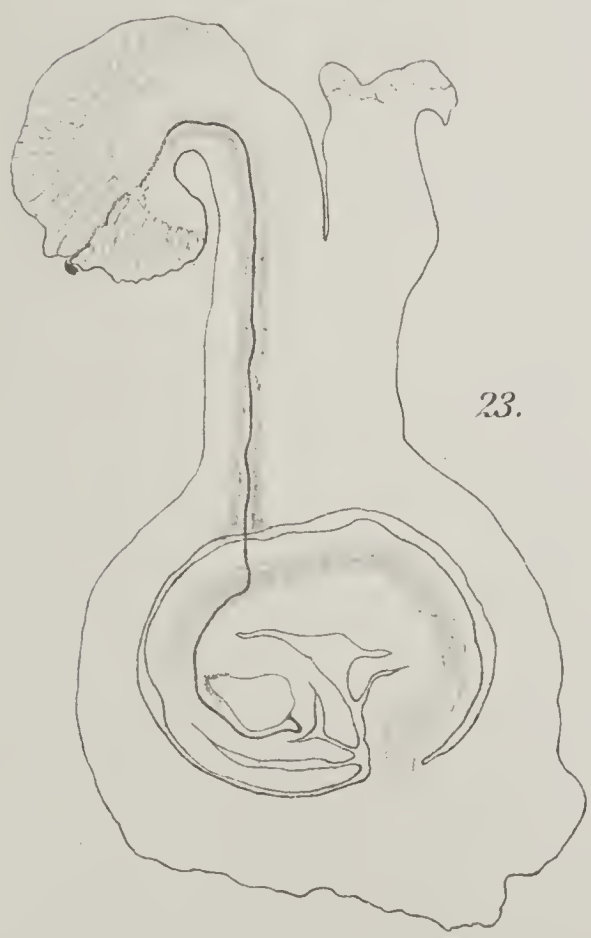


Verlag von Gustav Fischer in Jena.









E. Laue, Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 104

Autor(en)/Author(s): Grimm Julius

Artikel/Article: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Rhus und Coriaria 309-334