Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von Tulipa Gesneriana L.

(Arbeit aus dem botanischen Laboratorium der Universität Zürich.)

Von

Alfred Ernst.

Hierzu Tafel IV—VIII.

Ein schon früher im hiesigen botanisch-mikroskopischen Laboratorium hergestelltes Präparat schien die Annahme zu rechtfertigen, dass bei Tulipa Gesneriana eine ähnliche Art von Polyembryonie vorkomme wie bei Funkia ovata (Hosta coerulea). Auf Veranlassung von Herrn Prof. Dodel übernahm ich die eingehendere Untersuchung dieses vermuthlich neuen Beispiels für Adventivembryonenbildung.

Tulipa Gesn. wurde um die Mitte des 16. Jahrhunderts aus der Türkei, wo sie bereits in vielen Spielarten verbreitet war, in Augsburg eingeführt. Gesner sah und beschrieb sie hier im Jahre 1561. In den folgenden 20 Jahren fand sie besonders in Holland starke Verbreitung, von wo aus sie noch am Ende desselben Jahrhunderts in ganz Mitteleuropa als geschätzte Gartenpflanze eingeführt wurde.

Im Verlauf meiner Arbeit dehnte ich die Untersuchung auf die Entwickelung des Embryosackes und die Befruchtungserscheinungen aus. Da Tulipa Gesn. in der Cultur hauptsächlich durch Zwiebelableger vermehrt wird, konnte dadurch noch die Frage beantwortet werden, ob und in welcher Weise durch die ausschliesslich vegetative Fortpflanzung die Ausgestaltung der Geschlechtsprodukte beeinflusst wird.

Zur Untersuchung wurden ausschliesslich Fruchtknoten von einfarbigen, weissen, gelben und blassroten Tulpen verwendet, deren Zwiebeln vor einigen Jahren aus Holland bezogen worden waren.

Die Fruchtknoten wurden in absolutem Alkohol fixirt, die jüngeren derselben hierauf ganz, von den älteren dagegen bloss die befruchteten Samenknospen nach der auf dem hiesigen Laboratorium üblichen Weise in Celloidin eingebettet. Um den zum Schneiden mit dem Mikrotom nothwendigen Härtegrad des Celloidins zu erzielen, verbringt man die Celloidinblöcke zweckmässig einige Tage in ein Gemisch von 9 Theilen conc. Glycerin und 1 Theil 80proc. Alkohol. Die einzelnen weiter entwickelten Samen werden von freier Hand geschnitten; alle Zeichnungen der Stadien bis und mit der Befruch-

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0041-0

tung dagegen sind nach Mikrotomschnitten von 15—20 μ Dicke ausgeführt.

Zur Färbung der Schnitte verwendete ich fast nur die Delafield'sche Hämatoxylinlösung; die Kerne und besonders die Theilungsfiguren erhalten durch dieselbe eine schöne Tinction, während das Protoplasma bei leichter Rückfärbung mit angesäuertem Alkohol fast farblos bleibt. Wo es wünschbar war, auch die Struktur des Plasma zu erkennen, wurden die Schnitte nach der Kernfärbung noch auf ganz kurze Zeit in schwache Eosinlösung verbracht, welche dem Protoplasma einen röthlichen Ton verlieh. Die gefärbten Schnitte wurden entwässert, in Xylol aufgehellt und in Canadabalsam eingeschlossen.

Da bei Tulipa Gesn., wie bei vielen anderen Liliaceen, die Samenanlagen rechtwinklig von den Placenten abstehen, so gelingt es leicht, von jungen Stadien eine Menge guter Präparate zu erhalten. Mit mehr Schwierigkeiten ist dagegen die Gewinnung guter Schnitte mit den Befruchtungsstadien verbunden. Tulipa Gesn. gehört zu den Pflanzen, welche nicht nur der Selbstbestäubung grossen Widerstand entgegensetzen, sondern auch bei Fremdbestäubung häufig nur taube (leere) Samen entwickeln, während die Carpelle zu scheinbar vollkommener Reife gelangen. In vielen anderen Samenknospen wieder hört die Entwickelung des Embryosackes schon vor der Bildung der Eizelle auf. Es mussten deshalb eine grosse Menge von Fruchtknoten geschnitten werden, bis die Präparate zu einer auch nur einigermaassen vollständigen Darstellung der Stadien vom vierkernigen Embryosacke bis zur Bildung des Embryo und des Endosperms beisammen waren.

I. Entwickelung des Embryosackes.

Die Differenzirung des Embryosackes aus dem Archespor findet bei den Angiospermen bekanntlich unter mannigfachen Variationen statt. Während bei der Mehrzahl der Pflanzen die Archesporzelle sich in vier oder auch bloss in zwei Tochterzellen theilt, von denen eine durch stärkeres Wachsthum die anderen verdrängt, wird bei einer kleineren Anzahl von Gattungen die Archesporzelle ohne vorausgehende Theilungen direct zum Embryosacke. Zu diesem Typus gehört nebst anderen Liliaceen, wie Lilium Martagon, L. bulbiferum, L. candidum, Fritillaria imperialis, Fr. tenella, auch Tulipa Gesneriana.

Wenn gegen Ende März die Blüthenknospe von Tulipa Gesn. die Zwiebel verlässt, ist die Archesporzelle von den übrigen Zellen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0042-6

der jungen Nucellusanlage bereits deutlich zu unterscheiden. Sie gehört der subepidermalen Zellschicht an und liegt unmittelbar unter dem Scheitel des Nucellushöckers. Ausser durch bedeutendere Grösse und fast cubische Form unterscheidet sich die Archesporzelle von ihren Nachbarzellen in diesem Stadium durch das Aussehen ihres Kernes. Er ist im Gegensatz zu den etwas gestreckten übrigen Kernen kugelrund und zeigt in seinem blassgefärbten Kernsafte zahlreiche, ungleich grosse Chromatinkörperchen, sowie 2—3 stark gefärbte Nucleolen. Wie bei anderen Liliaceen besitzen die Kerne der übrigen Nucellushöckerzellen kein Kernkörperchen; ihre Chromatinsubstanz sowie der Kernsaft färben sich mit Hämatoxylin sehr stark, so dass sie als homogene, dunkelblaue Massen erscheinen.

Während der folgenden 2—3 Wochen findet hauptsächlich die Weiterentwickelung der Samenknospe statt. Zunächst vollzieht sich die Krümmung des Ovularhöckers und damit die Differenzirung in den eigentlichen Nucelluskörper und einen Funiculus. Reichlicher mit Protoplasma erfüllte Zellen der Epidermalschicht des ersteren bilden durch rasch erfolgende Theilungen um das langsamer wachsende Innere des Nucelluskörpers einen Ringwulst, die Anlage zum zweischichtigen inneren Integumente. Während dieses heranwächst, entsteht in analoger Weise, hauptsächlich auf der convexen Seite der auf diesem Stadium noch stark gekrümmten Ovulumanlage, das mehrschichtige äussere Integument (Fig. 2 Taf. IV).

Der vorher unmittelbar unter dem Scheitel liegende Kern der Archesporzelle beginnt nun gegen die Mitte der Zelle hin zu wandern (Fig. 3). Seine Chromatinsubstanz ordnet sich zu einem deutlichen Faden an, zwischen dessen Maschen die Kernkörperchen wahrgenommen werden.

Erst nach weiteren zehn Tagen, unmittelbar vor der Anthese, findet die erste Theilung des Embryosackkernes statt. Wie es für andere Liliaceen schon früher constatirt worden ist, erfolgt bei dieser Theilung die Reduction der gewöhnlichen Chromosomenzahl auf die Hälfte, bei Lilium Martagon [1]) z. B. von 24 auf 12. Bei Tulipa Gesn. beträgt die Chromosomenzahl der Kerne von gewöhnlichen vegetativen Zellen ebenfalls 24. Von den Kerntheilungen im Embryosacke sind nur diejenigen wirkliche Reductionstheilungen (mit Reduction auf die

1) Overton E., Beitrag zur Kenntniss der Entwickelung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei Lilium Martagon, 1891, und: Guignard L., Nouvelles études sur la fécondation, 1891.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0043-1

halbe Chromosomenzahl), welche in directer Linie zur Bildung des Eikerns führen.

Die beiden aus der Theilung des Embryosackkernes hervorgehenden Tochterkerne (Fig. 3 Taf. IV) rücken langsam aus dem Centrum der Zelle weg, wobei die Spindelfigur noch lange erhalten bleibt und der untere [1]) Kern sich bereits zu vergrössern beginnt. Gewöhnlich bildet sich nun in dem bis anhin gleichmässig vertheilten Protoplasma der Embryosackzelle zwischen den beiden Kernen eine Vacuole. Am Ende des ersten Tages der Anthese findet die Theilung der zwei Kerne und zwar gleichzeitig statt. Dagegen erfolgen die beiden Theilungen in verschiedenen Ebenen und zwar so, dass die Achse der unteren grösseren Theilungsfigur in der Längsachse des Embryosackes, diejenige der oberen dagegen fast senkrecht zu dieser Richtung liegt (Fig. 5 Taf. IV). Im Gegensatze zu den folgenden Theilungsfiguren sind diese beiden bei Tulipa Gesn. nicht sehr deutlich, so dass es nur annähernd gelingt, die Zahl der Chromosomen zu bestimmen. Sie beträgt in der oberen Theilungsfigur wieder 12, ob dagegen in der unteren grösseren Theilungsfigur die Zahl der Chromosomen wieder eine grössere geworden ist, wie es Guignard und Overton für Lilium Martagon angeben, vermag ich nach den vorliegenden Präparaten nicht sicher zu entscheiden.

Nachdem die beiden Theilungen in die Anaphasen getreten sind, verharrt die Samenknospe für einige Tage in einem Ruhestadium. Tulipa Gesn. ist streng proterandrisch und ich vermuthe, dass während der 3—4 Tage, an welchen die Antheren ihren Pollen abgeben, die Samenknospen sich nicht weiter entwickeln. In diesem Ruhestadium können mit den Kernen des Embryosackes sonderbare Formveränderungen erfolgen. Die beiden oberen Kerne nehmen nur an Grösse zu, ebenso vergrössert sich die mittelständige Vacuole, welche sie von den beiden unteren Kernen trennt (Fig. 6 Taf. IV). Diese letzteren vergrössern sich viel rascher und verbreitern sich dabei so, dass der unter der Vacuole gelegene Kern schliesslich (Fig. 7 Taf. IV) als dünne Scheibe oder unregelmässig gewölbte Schale fast die ganze Breite des Embryosackes einnimmt. Der untere Kern erhält meistens eine weniger prägnante Form, indessen kann er, wie Fig. 8 Taf. IV zeigt, die Gestalt des anderen, allerdings in verkleinertem Massstabe, wiederholen.

---

1) Als oberes Ende des Embryosackes bezeichne ich die spätere Ovarial-, als unteres dagegen die Antipodialseite desselben.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0044-7

Nachdem die Antheren den Pollen entleert haben, wird im Embryosacke rasch die letzte zur Bildung der acht Kerne führende Theilung eingeleitet. Die Chromatinsubstanz formt sich innerhalb der Kernmembranen zum Fadenknäuel (Fig. 13 Taf. IV). Die Scheiben- oder Schalenform der beiden unteren Kerne (Fig. 13 u. 14) ist noch jetzt deutlich zu erkennen. Die Kernkörperchen lösen sich auf, die Kernwände werden undeutlich und die Chromosomenknäuel liegen in dem schwach gefärbten Saftraume. Hierauf zerfallen die Chromatinfäden in die Chromosomen, welche in den beiden Kernen der Ovarialseite des Embryosackes zuerst in der Zahl von sechs auftreten (Fig. 14 Taf. IV). Ohne Zweifel haben wir hier ein bis jetzt nicht beachtetes Zwischenstadium der Kerntheilung vor uns, aus welchem, vielleicht schon nach sehr kurzer Zeit, der aus 12 Chromosomen bestehende Knäuel hervorgeht (Fig. 15 Taf. IV). Die Chromosomen der beiden Kerne ordnen sich hierauf zu den senkrecht zu einander stehenden Kernplatten (Fig. 16 Taf. IV), worauf, wie bei einigen Chromosomen bei stärkster Vergrösserung zu ersehen ist, die Längsspaltung erfolgt. Die Tochterchromosomen rücken an den Spindelfasern aus einander (Fig. 17 Taf. IV) und sammeln sich zu den vier Kernen, die später am Ovarialende des Embryosackes gefunden werden.

Bei der Vergrösserung der beiden unteren Kerne, welche sie das 3—4fache Volumen der an der Micropyle gelegenen Kerne erreichen liess, hat sich ohne Zweifel auch die Chromatinsubstanz in bedeutendem Maasse vermehrt. Ihre Knäuelstadien in den Fig. 13 und 14 zeigen viel längere Chromatinfäden und die Theilungsstadien, welche denjenigen der in den Fig. 15—17 dargestellten oberen Kerne entsprechen, eine grössere, leider nicht genau bestimmbare Chromosomenzahl. Die so entstandenen acht Kerne des Embryosackes (Fig. 18 Taf. V) haben verschiedenes Aussehen. Von den vier Kernen am Ovarialende, die also aus je 12 Chromosomen bestehen, sind die beiden obersten, sich durch geringe Grösse und schwache Krümmung auszeichnenden, die Synergidenkerne; von den beiden anderen, grösseren und kugeligen Schwesterkernen ist der den Synergidenkernen zunächst liegende der Eikern, der entferntere der obere Polkern, welcher in der Folge den Eikern bald an Grösse übertrifft. Am entgegengesetzten Ende des Embryosackes liegen die drei Antipodenkerne, von denen sich ihr vierter Schwesterkern, der untere Polkern, ebenfalls durch bedeutendere Grösse unterscheidet.

Die Entwickelungsgeschichte des Embryosackes von Tulipa Gesn.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0045-3

ist bereits 1880 von Treub und Mellink[1]) untersucht und beschrieben worden. Meine Untersuchung hat nun ergeben, dass die Entwickelung des Embryosackes und die in demselben stattfindenden Kerntheilungen mit demselben Vorgange bei den Liliumarten im grossen Ganzen übereinstimmt, in den Einzelheiten indessen einige merkwürdige, bis jetzt nicht bekannte Abweichungen zeigt. Nach der Darstellung der beiden genannten Forscher dagegen entwickelt sich der vierkernige Embryosack folgendermaassen: „Après le stade de la fig. 9 (Embryosack mit vier Kernen) une vacuole commence à se former, et normalement il n'y a qu'un seul des noyaux qui reste en haut dans le sac; les trois autres occupent la partie inférieure. Ensuite il y a division de tous les noyaux du sac, de sorte qu'on trouve alors en haut deux noyaux et en bas deux groupes de trois noyaux. Plus tard les deux noyaux d'en haut se divisent encore une fois, il se forme deux synergides et l'oeuf, tandis que le quatrième nucléus reste, comme d'ordinaire, inactif.

Les deux groupes de trois noyaux qui se trouvent dans le fond du sac embryonnaire peuvent se comporter de différentes manières. Souvent les noyaux du groupe supérieure s'unissent, en présentant ensemble une bande en forme de croissant; d'autres fois cette fusion n'est qu'incomplète; quelquefois les noyaux de ce groupe se divisent encore une fois. Dans le sac embryonnaire adulte tous les noyaux de ce groupe se sont ordinairement fusionnés en un grand nucléus, qui peut-être s'unit plus tard au quatrième noyau d'en haut. Les trois noyaux du groupe inférieur se soudent quelquefois; très rarement il se forme des antipodes autour d'eux; le plus souvent ces noyaux restent dans le même état et finissent par dégénérer."

Der Vergleich meiner Figuren 6—19 mit denjenigen von Treub und Mellink ergibt, dass viele unserer Figuren mit einander übereinstimmen, aber zu verschiedenen Entwickelungsreihen zusammengestellt sind. Die Ursache dieser aus einander gehenden Auffassungen liegt nach meiner Ansicht in folgenden Thatsachen:

In vielen Fruchtknoten werden, wie ich schon in der Einleitung bemerkte, die Samenknospen nur mangelhaft angelegt oder ausgebildet, so dass sie für die Untersuchung zum Voraus untauglich sind. In anderen Fällen entwickeln sich die Samenknospen äusserlich vollkommen normal, während ihre Embryosäcke in ihrer Entwickelung von der geschilderten, mit derjenigen anderer Liliaceen übereinstim-

1) Treub et Mellink, Notice sur le développement du sac embryonnaire dans quelques angiospermes. Archives néerlandaises d. sc. exact et nat. T. XV. 1880.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0046-9

menden Entwickelungsweise abweichen. So finden sich in jedem Fruchtknoten noch zur Zeit der Befruchtung Samenknospen, deren Embryosack normal gewachsen ist, während die Theilung seines Kernes vollständig unterblieb; in anderen Fällen fand die erste, wieder in anderen noch die zweite Kerntheilung statt.

Ein weiterer Grund anormaler Embryosackentwickelung liegt in der Vacuolenbildung. Bei normaler Entwickelung tritt, wie erwähnt worden ist, die central gelegene Vacuole des Embryosackes bald nach der ersten Kerntheilung zwischen den beiden Tochterkernen auf. In sehr vielen Fällen (manchmal fast in allen Samenknospen eines Fruchtknoten) unterbleibt aber vorerst die Bildung der Vacuole, und nach der Theilung der zwei Kerne ordnen sich die vier neuen Kerne in eine Längsreihe (Fig. 9 Taf. IV). Hierauf treten an Stelle der einen grossen Vacuole zwischen den vier Kernen viele kleinere auf. Wenn sich nun die Vacuolen zwischen den beiden oberen und den unteren Kernen vergrössern und schliesslich verschmelzen, so werden gegen jedes Ende des Embryosackes hin zwei Kerne gedrängt, wodurch der normale Zustand wieder einigermaassen hergestellt wird. Es kommt nun aber vielfach vor, dass die Verschmelzung von Vacuolen zwischen dem obersten und den drei anderen Kernen stattfindet, so dass also drei Kerne gegen das spätere Antipodialende des Embryosackes gedrängt werden (Fig. 10 u. 11 Taf. IV). Da diese anormale Art der Vacuolenbildung eine Verzögerung in der Entwickelung bedeutet, so unterbleibt in diesen Fällen die zur Bildung von Scheiben oder Schalen führende Formveränderung der beiden unteren Kerne.

Solche anormale Stadien haben nun Treub und Mellink offenbar in grosser Zahl vorgelegen und ihre Figuren 8—10 stimmen in der Hauptsache vollständig mit meinen Figuren 9—11 überein. Indessen boten ihre Präparate neben diesen anormalen Stadien wohl auch Beispiele der normalen Entwickelung. Es geht dies aus der folgenden Bemerkung bei ihrer Besprechung der Theilungsvorgänge im Embryosack von Lilium bulbiferum hervor: „... après qu'il s'est formé quatre noyaux, deux vont se placer en haut et les deux autres en bas dans le sac, ce qui n'arrive qu'à titre d'exception chez le Tulipa."

Wenn nun die letzte Theilung der Kerne erfolgt, so befinden sich in diesen anormalen Fällen, wie es Treub und Mellink in ihren Fig. 11 und 12 darstellen, drei Kerntheilungen unten im Embryosack und nur eine gegen die Mikropyle hin. Die beiden hier entstehenden Kerne theilen sich nachher nicht mehr, wie die beiden

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0047-5

Forscher annehmen, sondern sind die Synergidenkerne, während Eikern und oberer Polkern sich eben im entgegengesetzten Theile des Embryosackes befinden, wodurch eine Weiterentwickelung verunmöglicht wird. Treub und Mellink nehmen nun aber an, dass von den durch die Kerntheilung im unteren Raume des Embryosackes gebildeten sechs Kernen drei mit einander verschmelzen und in der Nähe der grossen Vacuole zusammen „une bande en forme de croissant" bilden. Ihre Fig. 13 stimmt also mit meinen Fig. 6 und 7 überein. Ausser der grösseren Wahrscheinlichkeit, welche die von mir aufgestellte Entwickelungsfolge beanspruchen kann, habe ich den genauen Beweis, dass dieser halbmondförmige, oder wie ich finde, scheiben- oder schalenförmige Kern nicht durch Verschmelzung von drei Kernen, sondern direct aus einer Kerntheilung des zweikernigen Embryosackes entstanden ist. Fig. 12 Taf. IV stellt nämlich die Theilung des unteren der beiden Embryosackkerne dar, während deren Verlauf eine Störung eingetreten sein muss. Die Kernspindel ist noch deutlich vorhanden; in dem gegen die Vacuole hin liegenden Tochterkerne haben sich die Chromosomen bereits aufgelöst und der Kern steht im Begriff, eine den Kernen in Fig. 7 oder 8 entsprechende Gestalt anzunehmen. Sein Schwesterkern dagegen hat sich fast nicht entwickelt und zeigt noch die getrennten, erst zusammenrückenden Chromosomen. Ferner zeigen ja meine Fig. 13 und 14, dass die beiden Kerne von Fig. 7 (von denen nach Treub und Mellink der eine zum unteren Polkern würde, der andere als Verschmelzungsprodukt der Antipodenkerne zu Grunde gehen müsste) ins Knäuelstadium gelangen, sich theilen und erst dann zur Entstehung des unteren Polkernes und der Antipodenkerne führen.

Die beiden Figuren 14 und 15 von Treub und Mellink endlich, welche zeigen sollen, dass von den sechs Kernen im unteren Theile des Embryosackes drei sich nochmals theilen, so dass hier neun Kerne vorhanden wären, von denen drei den Antipodenkernen entsprächen und die sechs anderen sich wieder zum unteren Polkern vereinigen würden, möchte ich mit meinen Figuren 19 und 20 Taf. V in Verbindung bringen. Wie Treub und Mellink auch bemerken, bilden sich bei Tulipa Gesn. um die Antipodenkerne keine Zellen; gewöhnlich werden die drei Kerne bei der weiteren Entwickelung des Embryosackes zusammengedrückt und verschwinden bald. In anderen Fällen aber zerfallen sie schon vor der Befruchtung durch Fragmentation in Stücke, so dass an diesem Ende des Embryosackes (Fig. 19 und 20) 6—10 Kerne ohne Kernwand und von unregelmässiger Form

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0048-0

zu sehen sind. Die erwähnten mannigfachen Verkümmerungs- und Abweichungsstadien erforderten die Herstellung einer grossen Anzahl von Präparaten, bevor der normale Entwickelungsverlauf des Embryosackes festgestellt werden konnte. Es ist deshalb leicht erklärlich, dass Treub und Mellink, deren Untersuchung sich über eine grosse Reihe von Pflanzen erstreckte und deshalb im einzelnen Falle vielleicht etwas weniger einlässlich war, durch diese Mannigfaltigkeit in einigen Einzelheiten irregeleitet und zur Aufstellung einer unrichtigen Entwickelungsfolge veranlasst wurden.

Der Beschreibung des ausgebildeten Embryosackes will ich noch einige Bemerkungen über das gesammte Gynöceum vorangehen lassen.

Das oberständige Gynöceum von Tulipa Gesn. wird wie bei anderen Liliaceen von drei Fruchtblättern gebildet, die in der Hauptsache einen dreifächerigen Fruchtknoten bilden. Jedes Fruchtblatt trägt in den Fachwinkeln zwei leistenförmig in die Fächer hineintretende Placentarstränge, von denen jeder 40—50 senkrecht zur Achse des Fruchtknotens stehende Ovula besitzt. Die freien Fruchtblattränder breiten sich über dem Fruchtknoten, ohne einen Griffel zu bilden, sofort zur dreitheiligen Narbe aus. Wenn die Blüthe aus der Zwiebel heraustritt, ist der Fruchtknoten erst 6—8 mm lang und wird von den Antheren bedeutend an Grösse übertroffen; bis zum Beginn der Anthese erreicht er 10—12 mm Länge. Das stärkste Wachsthum erfolgt aber erst während der Zeit der Pollenreife. Die zusammengeschlossenen Fruchtblattränder der Narbe treten nun aus einander und die Epidermiszellen der Empfängnissflächen wachsen zu langen, keulenförmigen Papillen aus (Fig. 25 Taf. V), welche vollständig mit Protoplasma erfüllt sind und durch Aussonderung von Flüssigkeit die Narbenflächen kleberig erhalten. Ist die Empfängnissfähigkeit erloschen, so ist ihr Plasma durch die reichliche Secretion erschöpft, es bilden sich in ihrem Innern zahlreiche Vacuolen und sie gehen zu Grunde.

Querschnitte in verschiedenen Höhen des Fruchtknotens ergeben, dass unterhalb der Narbe zunächst ein griffelähnlicher Theil des Fruchtknotens folgt, d. h. eine Strecke, wo die Fruchtblätter central nicht zusammenstossen und die abgerundeten Placenten keine Samenanlagen tragen. Die Epidermiszellen des so entstehenden, schmalen und in drei schmale Kanten ausgezogenen Ganges sind ebenfalls zu plasmareichen, oft zweizelligen Papillen geworden (Fig. 26 Taf. V), welche den ganzen Gang mit einem zur Ernährung der Pollenschläuche dienenden, zuckerhaltigen Safte erfüllen. Die Winkel dieses Ganges

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0049-9

setzen sich nach unten zwischen den Placentahälften der auf einander stossenden Fruchtblätter fort (Fig. 27 Taf. V). Wie die Spalten, sind auch die Placentarstränge an ihrer ganzen Oberfläche, mit Ausnahme der Stellen, wo sie sich nicht in die Funiculi der Samenknospen fortsetzen, mit inhaltreichen, der Pollenschlauchleitung dienenden Zellen überkleidet.

Die Samenknospen stehen senkrecht zur Längsachse des Fruchtknotens und immer zu sechs, je eine von jedem Placentarstrang, auf gleicher Höhe. Sie sind stark anatrop ausgebildet. Zur Zeit der Empfängnissreife sind die Ränder des inneren Integumentes über dem Nucellusscheitel schon lange zusammengewachsen und bilden über demselben durch vermehrte Zelltheilungen einen gewöhnlich dreischichtigen Wulst, dessen Achse der enge Mikropylengang einnimmt. Das äussere Integument trägt bei vielen Samenknospen noch zur Verlängerung des Mikropylenganges bei, indem es über das innere Integument emporwächst. Die Mikropyle ist gegen die Placenta gerichtet (Fig. 52 Taf. VIII) und nur durch einen kleinen Vorraum von den papillenartigen Zellen der freien Placentafläche getrennt. Vom centralen Theil des Fruchtblattes aus durchzieht ein starkes Leitbündel mit zahlreichen Ring- und Spiralgefässen den ganzen Funiculus, um unter der Chalaza unmerklich in den fast cubischen Zellen derselben zu endigen. In jüngeren Stadien finden wir an seiner Stelle einen Procambiumstrang aus langgestreckten Zellen mit ungewöhnlich langen Kernen.

Der Nucellus von Tulipa Gesn. ist lang und schmal. Zur Zeit der Befruchtung ist an seinem oberen Ende bereits ein grosser Theil der Zellen durch den wachsenden Embryosack verdrängt oder aus der ursprünglichen Lagerung verschoben worden. Der in jüngeren Stadien keilförmige Embryosack besteht nun aus einer oberen breiteren und einer unteren schmäleren Partie (Fig. 18 Taf. V). Von den Nucelluszellen um den oberen Theil des Embryosackes bleibt besonders die epidermale Schicht über dem Scheitel lange unversehrt, ja es finden in ihr oft noch nachträgliche Theilungen statt. Dagegen werden die zwischen dieser Schicht und dem Embryosack gelegenen Zellen durch die Zug- und Druckkräfte, welche durch das Wachsthum des Embryosackes einerseits und der Integumente andererseits ausgeübt werden, aus ihrer Lage verschoben und bilden Reihen, welche vom Centrum des Nucellus aus wie Strahlen eines Springbrunnens nach oben und aussen gehen.

Eine besondere Ausbildung erfahren (Fig. 18 Taf. V) die Zellen eines 3—4 Zellschichten mächtigen Stranges, welcher an das Anti-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0050-0

podialende des Embryosackes anschliesst. Die ihm angehörenden Zellen strecken sich sammt ihren Kernen zu fast dreifacher Länge; ihr Protoplasma scheint ausserordentlich dicht zu sein. Diese Zellen stehen an der Basis des Nucellus direct mit den kleinen Zellen in Verbindung, welche den Anschluss an das Leitbündel vermitteln.

Die Untersuchungen Westermaier's haben gezeigt, dass bei vielen Pflanzen den Antipoden in ihren späteren Stadien eine bedeutende ernährungsphysiologische Function zukommt. Bei Tulipa Gesn. gehen die Antipoden schon vor der Befruchtung oder dann unmittelbar nach derselben zu Grunde. Man wird nun wohl nicht fehlgehen, wenn man annimmt, dass die physiologische Function den Antipoden in diesem Falle von dem eigenthümlichen Zellenstrang übernommen worden ist, welcher den Embryosack mit dem Leitbündel in Verbindung setzt und so die directe Zufuhr von Nahrungsstoffen aus demselben erleichtert.

In dem breiteren, unter der Mikropyle gelegenen Theil des Embryosackes finden wir vor der Befruchtung die Kerne des Eiapparates und den oberen Polkern. Unter jedem der kleinen, fast homogen gefärbten Synergidenkerne befindet sich eine Vacuole. Eikern und oberer Polkern, beide von kugeliger Gestalt und mit deutlichem Kernkörperchen, unterscheiden sich ausser durch die Lage häufig noch durch die bedeutendere Grösse des letzteren. In vielen Fällen erfolgt sein Wachsthum allerdings erst unmittelbar vor der Vereinigung mit dem unteren Polkerne. Sonderbarer Weise haben sich weder um den Eikern, noch um die Synergidenkerne deutlich wahrnehmbare Plasmahäute gebildet. Die vier Kerne dieser Embryosackhälfte scheinen in einer mehr oder weniger einheitlichen Protoplasmaanhäufung zu liegen. Da in Präparaten eines späteren Stadiums, wo die Verschmelzung von Ei- und Spermakern sich vollzieht, um die beiden Kerne eine deutlich umgrenzte Plasmamasse zu sehen ist, scheint vor der Befruchtung eine Differenzirung von Ei- und Synergidenzellen zu unterbleiben. Der mittlere Theil des Embryosackes wird stets von einer oder zwei grossen Vacuolen eingenommen. Infolge dessen steht das Protoplasma des oberen Theils mit der Antipodialseite nur durch einen dünnen Wandbeleg in Verbindung. Die untere Protoplasmaansammlung ist vacuolig und enthält die Antipodenkerne und den unteren Polkern. Um die Antipodenkerne findet ebenfalls nie Zellbildung statt und nur selten findet man sie in diesem Stadium noch so gut erhalten, wie sie in Fig. 18 dargestellt sind. Meistens sind sie durch Fragmentation bereits in viele unregelmässige Stücke zerfallen oder liegen zusammengeballt im untersten Theile des Embryosackes.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0051-6

II. Befruchtung.

Die Pollenkörner von Tulipa Gesn. sind ausserordentlich gross, von kugeliger Gestalt und mit der Farbenvarietät der Blüthe wechselnd, von einer starken, gelblich, röthlich oder grünlich gefärbten Exine umkleidet. In absolutem Alkohol fixirte, mit Hämatoxylin gefärbte Körner (Fig. 21 Taf. V) sind dankbare Objecte der mikroskopischen Untersuchung. Die generative Zelle erfüllt immer einen grossen Raum des Korninnern. Sie hat meistens ellipsoidische Gestalt und ist von einer schwach gefärbten, oft sehr dicken Membran umgeben. Sie enthält in ihrem stark färbbaren Protoplasma einen chromatinreichen, etwas länglichen Kern. Der vegetative Kern liegt der generativen Zelle an; da er ebenfalls viel Farbstoff aufnimmt, ist seine Grösse und Form deutlich wahrzunehmen, was bei den meisten Pflanzen [z. B. Iris sibirica [1]) und Lilium Martagon [2])] nicht der Fall ist.

Die Pollenkörner von Tulipa Gesn. bilden sowohl auf der Narbe als auch in künstlichen Culturen leicht und rasch Pollenschläuche. Merkwürdiger Weise scheint dabei der Concentrationsgrad der Nährflüssigkeit auf ihr Gedeihen nur von geringem Einflusse zu sein. Strasburger [3]) empfiehlt nämlich 1—3proc. Zuckerlösungen, während ich in 15—30proc. Lösungen mit eingelegten Narbenstücken immer sehr schöne Pollenschläuche zog.

Bereits eine Stunde nach dem Einsetzen der Körner in die Nährflüssigkeit wird an einer beliebigen, sich vorwölbenden Stelle die Exine zersprengt und das von der Intine umschlossene Plasma tritt in Form eines dicken Schlauches aus. Eine grosse Vacuole nimmt die Spitze desselben ein (Fig. 22 Taf. V). Nach einer weiteren Stunde nähern sich die beiden Kerne der Pollenschlauchmündung; mit ihnen verschiebt sich auch der grösste Theil des noch zurückgebliebenen Protoplasmas. Im Verlauf der dritten Stunde treten die Kerne, der vegetative voran, aus dem Korne in den Schlauch über (Fig. 23 u. 24 Taf. V). Ihnen folgt der Rest des Protoplasmas, so dass im Korne nur noch einzelne Theile des Wandbeleges und spärliche Verbindungsfäden zurückbleiben.

Wohl ebenso rasch erfolgt die „Keimung" der Pollenkörner auf den Papillen der Narbenlappen. Die Pollenschläuche wachsen den Papillen entlang in die drei eng ausgezogenen Rinnen des Kanals

1) A. Dodel, Beiträge zur Kenntniss der Befruchtungserscheinungen bei Iris sibirica. 1891.

2) E. Overton, op. cit.

3) E. Strasburger, Das bot. Practicum pag. 540.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0052-1

hinein, welcher sich im oberen Theile des Fruchtknotens zwischen den nicht vollständig verwachsenen Fruchtblättern befindet. Auf Längsschnitten durch diese Fruchtknotenpartie sind immer eine grosse Zahl von Pollenschläuchen zu sehen, die zwischen den ein- und zweizelligen Papillen der Epidermis oder in dem von diesen abgesonderten Schleime nach unten wachsen. Sie sind hier dünner als nach dem Austritt aus dem Pollenkorn. Häufig nimmt man in ihrem Innern die Cellulosepfropfen wahr, durch welche die leeren hinteren Partien des Pollenschlauches von dem plasmaerfüllten jüngsten Theile abgeschlossen werden. Der Form des Pollenschlauches entsprechend sind auch die Kerne länger und dünner geworden. Leider ist es mir nicht gelungen, die Auflösung der generativen Zelle und die Theilung ihres Kernes zu beobachten.

Zwischen Bestäubung und Befruchtung verfliesst bei Tulipa Gesn. immer ein Zeitraum von 8—10 Tagen. Die letzte Entwickelung des Embryosackes erfolgt ja sehr spät, so dass man 1—2 Tage nach der Bestäubung bereits eine Menge von Pollenschläuchen in den Leitungsbahnen des obersten, sterilen Fruchtknotentheils findet, während im Embryosack erst die vier in Theilung begriffenen Kerne zu treffen sind. Die Befruchtung erfolgt, wenn die Blumenblätter verwelkt sind und abzufallen beginnen. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass die Pollenschlauchenden in den Spalten zwischen den fertilen Placenten mehrere Tage in Ruhe verharren. Erst nachdem der Eiapparat sich ausgebildet hat und von der Samenknospe die zur Anziehung der Pollenschläuche dienenden Substanzen ausgesondert werden, biegen die Pollenschläuche von ihrer bisherigen Wachsthumsrichtung ab und streben, den Papillenzellen zwischen den Samenanlagen folgend, gegen den engen Vorraum hin, welcher den Mikropylengang von den papillösen Zellen trennt. Alle vor dem Mikropyleneingang beobachteten Pollenschlauchenden sind wahrscheinlich einer besonders reichlichen Ernährung wegen viel dicker als in jüngeren Stadien, so dass ihr Durchmesser oft das Doppelte des früheren geworden ist. Gewöhnlich tritt nur einer in den engen Mikropylengang ein und füllt denselben, beim Abwärtswachsen sich den Wänden dicht anschmiegend, vollständig aus.

Ein bedeutender Theil der Forschung auf dem Gebiete der allgemeinen Botanik war in den letzten 25 Jahren der Kenntniss der Entwickelung der Geschlechtsprodukte und der Befruchtungserscheinungen gewidmet, so dass uns dieses Gebiet der Entwickelungsgeschichte durch die Arbeiten einer Reihe von Forschern nun in der Hauptsache erschlossen ist. Von noch offen gelassenen Fragen ist

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0053-7

neuerdings eine der interessantesten durch Untersuchungen von Nawaschin[1]) und Guignard[2]) beantwortet worden: Warum erfolgt im Embryosack der Angiospermen die Theilung des primären Endospermkerns, auch im Falle als sich die beiden Polkerne schon lange vor der Copulation des Ei- und des Spermakerns verschmolzen haben, erst nach dieser Copulation, dann aber so rasch, dass bis zur ersten Theilung des Copulationskerns bereits vier oder acht Endospermkerne gebildet werden können?

Die unabhängig von einander ausgeführten Untersuchungen von Nawaschin und Guignard ergaben die unerwartete Thatsache, dass bei den beiden von ihnen untersuchten Pflanzen, während der eine Spermakern sich an den Eikern anlegt, der andere (über dessen Schicksal bis anhin ebenfalls nichts bekannt war) weiter in den Embryosack hinabwandert, an Grösse beträchtlich zunimmt und sich an den oberen Polkern, oder an die beiden verschmelzenden Polkerne, oder aber an den unteren der beiden anlegt, so dass also in jedem Falle der entstehende primäre Endospermkern das Vereinigungsprodukt dreier Kerne darstellt.

Es gelang mir, auch bei Tulipa Gesn. diesen neu entdeckten Befruchtungsmodus auf einer Reihe von Schnitten zu finden.

Unmittelbar über dem Nucellusscheitel ist der Pollenschlauch gewöhnlich pfropfenzieherartig gewunden. Sein weiteres Wachsthum scheint durch eine durch die Nucelluszelle hindurch wirkende, vom Embryosacke ausgehende Substanz veranlasst zu werden. Auf der Nucellusspitze kann eine Stauung des Pollenschlauchinhaltes eintreten (Fig. 31 Taf. VI), so dass er sich kropfartig nach den Seiten verbreitert und nur mit einer schmalen Fortsetzung die Nucelluszellschicht durchbricht. In anderen Fällen dagegen schwillt die Pollenschlauchspitze kolbenförmig an und drückt jedenfalls mit grosser Gewalt die Nucelluszellen aus einander (Fig. 28 Taf. V), wobei deren Kerne oft in viele Stücke zertheilt werden. Der vegetative Kern ist in dem hier dargestellten Pollenschlauche ebenfalls bis an den Nucellusscheitel mitgewandert.

Die beiden Spermakerne verlassen den Pollenschlauch gleichzeitig.

---

1) Nawaschin S., Neue Beobachtungen über die Befruchtung bei Fritillaria tenella und Lilium Martagon. Ref. im Bot. Centralblatt, 1899, I. Quart. pag. 62, II. Quart. pag. 241.

2) Guignard L., Sur les Anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. Revue générale de Botanique VI. Série T. XI, 1899, pag. 129.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0054-3

Sie sind stäbchenförmig und zeigen bei Hämatoxylinfärbung einen feinkörnigen, homogenen Bau. Der eine von ihnen legt sich an den Eikern an und nimmt dabei eine gedrungenere ellipsoide Gestalt an (Fig. 28 Taf. V); der andere wandert im seitlichen Wandbeleg tiefer in den Embryosack hinein.

Die Polkerne haben indessen ebenfalls ihre Lage verändert. Meistens wandert der untere mit einer grossen Plasmamasse gegen den Eiapparat hinauf. In der Mehrzahl der Fälle trifft der zweite Spermakern zuerst auf den oberen Polkern, so lange dieser noch in der Nähe des Eikerns ist (Fig. 29 Taf. VI). Die beiden Kerne wandern hierauf dem unteren Polkern etwas entgegen (Fig. 30 Taf. VI) und vereinigen sich mit demselben (Fig. 31 Taf. VI). In den beiden durch die Fig. 32 *a* u. *b* dargestellten Fällen scheint die Vereinigung der Polkerne schon weiter vorgeschritten zu sein, so dass es wahrscheinlich ist, dass der Spermakern die beiden Kerne bereits in Verschmelzung begriffen fand. Auch dieser zweite, während seiner Wanderung grösser gewordene Spermakern rundet sich nach der Berührung mit dem einen oder den beiden Polkernen ab. Durch die stärkere Färbung ist er immer sehr deutlich von den beiden Polkernen mit ihren grossen Kernkörperchen zu unterscheiden.

Zur Zeit der Copulation von Ei- und Spermakern bildet sich um die beiden Kerne eine deutliche Ansammlung von Protoplasma (Fig. 28 und 31 Taf. V und VI). Die Synergidenkerne sind entweder schon in Auflösung begriffen (Fig. 28 und 31) oder, wie in Fig. 29, noch erhalten.

Die Vergleichung meiner Figuren mit denjenigen Guignard's von Lilium Martagon wird wesentliche Unterschiede im Aussehen der Spermakerne feststellen. Diese haben bei Lilium Martagon sowohl nach Guignard's als auch nach Nawaschin's Untersuchungen eine Gestalt, die auffallend an die Spermatozoiden niederer Pflanzen erinnert. Guignard gibt von ihnen folgende Beschreibung: „Les noyaux mâles s'allongent l'un et l'autre en un corps qui s'incurve de façons variables, d'abord en forme de crochet, de croissant ou de boucle légèrement renflés au centre et parfois plus minces à l'un des bouts. Ils prennent un aspect vermiforme. Leur allongement s'accompagne d'une torsion, qui peut être celle d'une spirale comprenant un ou deux tours irréguliers. J'en ai observé un grand nombre dont les aspects très divers, marqués aussi par M. Nawaschin, pourraient faire supposer l'existence de mouvements." Da sich diese Kerne von den Spermatozoiden der höheren Kryptogamen nur durch das Fehlen

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0055-9

von Cilien unterscheiden, welch letztere übrigens bei jenen nach dem Eintritt in die weibliche Zelle auch abgeworfen werden, legt ihnen Guignard ebenfalls den Namen Spermatozoid bei.

Wie wir gesehen haben, treten in der Entwickelung der Samenknospen von Tulipa Gesn. die mannigfaltigsten Unregelmässigkeiten, wie Verkümmerung derselben, Ausbleiben der Kerntheilungen im Embryosack, Entwickelung tauber Samen, ferner Reductionen, wie das Ausbleiben der Zellbildung um Antipoden-, Synergiden- und Eikerne auf. Es ist deshalb nicht verwunderlich, wenn die gleiche Ursache, also die anhaltende vegetative Vermehrung von künstlich gezogenen Spielarten auch die Ausbildung der männlichen Sexualkerne beeinflusst hat. Das Aufgeben einer phylogenetisch alten Form der generativen Pollenkerne muss also wahrscheinlich mit den oben genannten Veränderungen in eine Reihe gestellt werden.

Stadien der weitergehenden Verschmelzung von Ei- und Spermakern, sowie der Polkerne mit dem zweiten Spermakerne liegen mir bis jetzt nicht vor.

III. Entwickelung des Embryo (Polyembryonie).

Nach der Befruchtung beginnt sich der Embryosack namentlich in seinem mittleren und unteren Theile auf Kosten des noch vorhandenen Nucellusgewebes rasch zu vergrössern. Die Eizelle (Fig. 33 Taf. VI) ist nun mit einer deutlichen Membran umgeben; sie hat eine bedeutende Grösse erreicht und nimmt die ganze Scheitelregion des Embryosackes ein. In ihrem breiteren, protoplasmareicheren unteren Theile ist der grosse Copulationskern. Dieser verharrt längere Zeit in einem Ruhestadium. Erst nachdem durch Theilung des primären Endospermkernes bereits vier oder acht Endospermkerne entstanden sind, findet auch die erste Theilung des Eikerns und der Eizelle statt.

Bei der ersten Theilung wird, wie die Untersuchungen von Hofmeister[1]), Hanstein[2]), Hegelmaier[3]) u. A. zeigen, bei den meisten Angiospermen durch eine horizontale Wand die plasmareiche Scheitelpartie der Eizelle von einem grösseren Basalstück abgetrennt. Von der kleinen Scheitelzelle aus erfolgt hierauf das gesammte weitere Wachsthum. Der junge Embryo wird, so lange er nicht in Embryo-

1) W. Hofmeister, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monocotyledonen. 1861.

2) Hanstein, Botanische Abhandlungen I. Band. 1874.

3) F. Hegelmaier, Vergleichende Untersuchungen über Entwickelung dicotyledoner Keime. 1878.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0056-4

körper und Embryoträger gegliedert ist, als Vorkeim bezeichnet. Ein bis drei scheitelständige Zellen desselben sind die Mutterzellen des Embryokörpers, welcher zunächst in der Form einer Zellkugel angelegt wird, die sich unter langsamer Differenzirung der verschiedenen Meristeme auch äusserlich zu dem typisch gebauten Embryo mit Cotyledon, Vegetationspunkt, hypocotylem Glied und Wurzelanlage umgestaltet. Die übrigen Zellen des Vorkeims bilden den Embryoträger, der nach Hofmeister bei den Monocotyledonen, durch die Quertheilungen der ursprünglichen Scheitelsegmentzelle bedingt, die Gestalt eines kürzeren oder längeren Zellfadens erhält. Durch das nachträgliche Wachsthum der 3—5 Zellen dieses Fadens und durch Quer- und Längswände erfolgende Theilungen wird die Regelmässigkeit des Aufbaues der fadenförmigen Vorkeime oft gestört. Solche Vorkeime bilden den Uebergang zu den keulig-massigen Embryoträgern vieler Gramineen und einzelner Liliaceen, welche durch vermehrte Theilungen der ursprünglich wenigzelligen Anlage gebildet werden.

Einen complicirteren Verlauf der Embryobildung lernen wir bei Tulipa Gesn. kennen. Die ersten Theilungen der befruchteten Eizelle führen zur Bildung eines unregelmässigen, aus grossen plasma- und kernreichen Zellen zusammengesetzten Körpers. Dieser bildet am Scheitel einen oder mehrere Vorkeime, von denen aber fast ausnahmslos nur einer sich zu einem Embryo entwickelt.

Auch bei Tulipa Gesn. wird die Eizelle durch die erste Theilung in eine grössere Basalzelle und eine kleinere scheitelständige Segmentzelle zerlegt. Gewöhnlich erfolgt diese Theilung aber durch eine schief gestellte Wand (Fig. 34 Taf. VI) oder sogar vollständig in der Längsrichtung der Eizelle (Fig. 40 Taf. VI). Die inäquale Theilung ist dabei in den meisten Fällen zu einer mehr oder weniger äqualen geworden. Dem entsprechend zeigen die entstehenden Tochterzellen später auch das gleiche Verhalten. Während bei inäqualer Theilung die entstehende grosse, plasmaarme Basalzelle nicht theilungsfähig ist und alles Wachsthum von der kleineren Segmentzelle ausgeht, betheiligen sich hier nun beide Zellen in gleicher Weise am Zellbildungsprocesse, ja die Theilung der Basalzelle kann sogar derjenigen der Scheitelzelle vorangehen (Fig. 35 Taf. VI).

Die in den Figuren 36—40 dargestellten, auf einander folgenden weiteren Entwickelungsstadien mit den unregelmässig geformten, nach aussen stark abgerundeten Zellen zeigen, dass hier nicht die Entwickelung eines gewöhnlichen Vorkeims mit mehr oder weniger deutlicher Etagenbildung eingeleitet ist. Wie ferner aus den Fig. 38 und 40

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0057-0

zu ersehen ist, haben schon in diesen jüngsten Stadien auch Theilungen in der Ebene der Zeichnungsfläche stattgefunden. Es entstehen also kleine Zellkörper, die, wie es in dem in Fig. 38 dargestellten Stadium der Fall ist, mit mehreren scheitelständigen Zellen wachsen. Nach weiteren regellos stattfindenden Theilungen entstehen aus diesen Anfängen unregelmässige, oft traubige Zellkörper, wie sie in den Fig. 41—46 dargestellt sind. Viele Zellen erfahren nach beendetem Wachsthum noch nachträgliche Theilungen. Sie sind dicht mit Protoplasma erfüllt und besitzen gewöhnlich eine grosse Anzahl von Kernen. Während diese in den jüngeren Stadien (Fig. 34—40) noch vollständig normales Aussehen haben und stets 1—2 Kernkörperchen zeigen, sind die Kerne der ausgewachsenen Zellen von ungleicher Grösse, ohne Kernkörperchen und scheinen bloss aus einer homogenen, stark färbbaren Grundsubstanz zu bestehen. Nach einigen Präparaten zu urtheilen, verlaufen auch die Kerntheilungen nicht mehr normal; die Zahl der unregelmässigen Chromosomen beträgt bei diesen nachträglichen Theilungen immer weniger als 24. In älteren Stadien finden wir die Kerne der einzelnen Zellen an einander liegend oder sogar zu undeutlichen, stark gefärbten Haufen geballt.

Seiner Function wegen wollen wir diesen Zellkörper als Vorkeimträger[1]) bezeichnen. An seinem Scheitel spaltet er sich nämlich in 2—5 Zellgruppen, die, wie ihre spätere Entwickelung zeigt, den Embryovorkeimen anderer Pflanzen entsprechen.

Tulipa Gesn. zeigt also die Erscheinung der Polyembryonie und zwar in ähnlicher Weise, wie dies von einigen Cupressineen und Abietineen[2]) bekannt ist, bei denen nach den ersten Theilungen der befruchteten Eizelle durch Querwände eine Spaltung in mehrere getrennt wachsende Embryoanlagen erfolgt, von denen im Laufe der Entwickelung eine die Oberhand gewinnt und die anderen verdrängt.

Wie ich nach Abschluss meiner Untersuchung beim Studium der einschlägigen Litteratur fand, ist die gleiche Art der Polyembryonie wie bei Tulipa Gesn. 1895 von Jeffrey[3]) bei Erythronium americanum,

---

1) Diese Bezeichnung ist zwar schon von Hegelmaier (op. cit. pag. 102) für ein ganz anders aussehendes Gebilde der Embryogenie von Corydalis ochroleuca gebraucht worden; sie scheint mir aber bei Tulipa Gesn. die allein passende zu sein.

2) K. Goebel, Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. Handbuch der Botanik von A. Schenk. III. Bd. pag. 160.

3) Jeffrey E. C., Polyembryony in Erithronium americanum. Annals of Botany IX, 1895, pag. 537—541.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0058-6

einer wild wachsenden nahen Verwandten der Gattung Tulipa, entdeckt und beschrieben worden. Wie Jeffrey's Beschreibung und die beigegebenen sechs Figuren zeigen, findet auch bei Erythronium americanum die Bildung eines Vorkeimträgers statt. Auch hier gestaltet sich schon nach der ersten Zelltheilung die Weiterentwickelung höchst unregelmässig: „the first division is followed by others which have no fixed order or plane." Immerhin ist auch bei dieser Pflanze die Zelltheilung nicht auf die eine scheitelständige Zelle beschränkt, sondern es theilen sich beide Zellen wohl in gleicher Weise. In den jüngeren Stadien ist die Uebereinstimmung bei beiden Pflanzen eine auffallende, und Jeffrey's Figuren 3 und 4 könnten vollkommen mit meinen Figuren 35 und 37 vertauscht werden. Zwei seiner weiteren Zeichnungen zeigen ältere Vorkeimträger, von denen der eine sich am Rande zu gliedern beginnt, während der andere bereits vier „Embryonen" oder, wie sie wohl richtiger genannt werden, Vorkeimanlagen, ähnlich den in meinen Figuren 42 und 43 trägt. In der Form unterscheidet sich der ausgewachsene Vorkeimträger von Erythronium americanum freilich wesentlich von demjenigen von Tulipa Gesn. In jüngeren Stadien läuft auch bei Erythronium am. der Embryosack spitz gegen die Mikropyle aus, so dass der mit einer basalen Zelle beginnende embryonale Körper sich erst gegen den weiteren Theil des Embryosackes hin verbreitern kann und wie bei Tulipa Gesn. zu einem traubigen Körper zu werden scheint. Eine später erfolgende Verbreiterung auch dieses Theiles des Embryosackes erlaubt dem Vorkeimträger, sich mehr in die Breite zu entwickeln, so dass er in Jeffrey's Fig. 6 mit acht Zellen breiter Basis an das innere Integument anschliesst.

Auch bei Erythronium dens canis scheint, nach zwei Figuren Hofmeister's[1]) zu schliessen, der Bildung eines Embryos diejenige eines Vorkeimträgers oder doch eines grossen, keuligen Vorkeims voraus zu gehen.

Die auf dem Vorkeimträger von Tulipa Gesn. entstehenden Vorkeime (Fig. 41 Taf. VI nnd Fig. 42 und 43 Taf. VII) haben ganz ungleiche Grösse und Form. Viele sind kugelig und in Quadranten oder Octanten getheilt, andere zeigen unvollständige und unregelmässige Segmentirung, einige endlich zeichnen sich durch eine merkwürdige Segmentation aus (Fig. 42 Taf. VII), die auffallend an die bekannten Abbildungen junger Moosknospen oder Equisetenscheitel, also an junge, mit Scheitelzellen wachsende Sprosse, erinnert.

1) W. Hofmeister, op. cit. Taf. XIX Fig. 5 u. 6.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0059-4

Wie schon gesagt worden ist, können am Scheitelende des Vorkeimträgers mehrere solcher Vorkeime entstehen (in Fig. 41 sind deren fünf, in Fig. 42 dagegen vier). Da der Vorkeimträger nicht nur in einer Fläche, sondern als Körper entwickelt ist, kommt es nicht selten vor, dass (Fig. 43 Taf. VII) solche Vorkeime über einander liegen. Wenn die Entwickelung des Vorkeimträgers zur Bildung eines mehr oder weniger symmetrisch gebauten Körpers führt, schliesst dieser oft mit einer einzigen Vorkeimanlage ab, welche sich in die beiden Theile des Embryos, in Embryoträger und Embryokörper, zu differenziren beginnt. Auch auf den Vorkeimträgern mit mehreren gleich stark entwickelten Vorkeimen wächst schliesslich nur einer zu einem wirklichen Embryo aus, während die übrigen, sowie der Vorkeimträger selbst, nicht mehr weiter wachsen. Das ganze Gebilde erhält dadurch bald eine asymmetrische Form (Fig. 46). Auch bei Erythronium am. entsteht auf einem Vorkeimträger, wie Jeffrey bemerkt, nur ein einziger ausgewachsener Embryo.

Am Scheitel des bevorzugten Vorkeimes bilden sich zunächst einige kleinere, etagenförmig gelagerte Zellen (Fig. 47 Taf. VII), die nur einen oder zwei gut ausgebildete Kerne enthalten. Nach einigen weiteren Theilungen beginnt die Differenzirung des aus scheibenförmigen Zellen sich aufbauenden Embryoträgers und des kugeligen Embryokörpers. Ob zur Bildung des in Fig. 48 dargestellten Octanten eine oder zwei Zellen des undifferenzirten Vorkeimes verwendet werden, vermag ich nicht zu entscheiden. Es kann ja auch nicht Aufgabe dieser Arbeit sein, die nun rasch vorwärts schreitende Entwickelung von Embryoträger und -Körper Schritt für Schritt zu verfolgen. Ueberdies haben die zahlreichen embryologischen Untersuchungen bei Monocotyledonen und Dicotyledonen zur Genüge festgestellt, dass in der Embryoentwickelung immer grosse individuelle Abweichungen vorkommen und deshalb nur für wenige Pflanzen bis zu einer grösseren Zellenzahl eine genaue Theilungsfolge aufgestellt werden kann.

Der Embryoträger besteht meistens aus 4—6 Etagen (Fig. 49 u. 50), von denen jede mehrere Kerne enthält. Durch Theilungen in tangentialer Richtung findet in dem rasch wachsenden Embryokügelchen bald eine Differenzirung in das oberflächliche Dermatogen und in innere Schichten statt, welche sich später wiederum in Plerom und Periblem theilen.

Eine besondere Erwähnung verdient noch ein in Fig. 51 Taf. VI dargestelltes Präparat. Es ist dies der einzige Fall, in welchem zwei benachbarte Vorkeime desselben Vorkeimträgers sich zu Embryonen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0060-5

zu entwickeln begonnen haben. Es scheint mir nicht wahrscheinlich, dass sich in diesem Falle beide vollständig entwickelt hätten. Abgesehen davon, dass der eine bereits bedeutend stärker ausgebildet ist als der andere und diesen vielleicht noch vollständig verdrängt hätte, sind beide auch insofern anormal gestaltet, als ihre Embryokörper ohne eigens differenzirten Träger auf dem Vorkeimträger aufsitzen.

Es ist schon vielfach die Vermuthung ausgesprochen worden, dass in Fällen einer ausserordentlichen Entwickelung des Embryoträgers dieser die Nahrungszufuhr in den Embryo zu vermitteln habe. Könnte dem Vorkeimträger von Tulipa Gesn. die gleiche Function, vielleicht noch in erhöhtem Maasse zukommen? Das Aussehen desselben und sein Schicksal geben auf diese Frage eine verneinende Antwort. Schon während der Entstehung des Vorkeimträgers sind namentlich seine älteren Theile mit dicken Membranen umgeben, während die jüngeren Theile, und besonders die an der Scheitelpartie entstehenden Vorkeime, ganz dünne Membranen haben, welche der Nahrungsaufnahme weniger hinderlich sind. In der That findet man um diese Vorkeime und später um den sich entwickelnden Embryo immer dichtes Plasma mit grossen, in Auflösung begriffenen Kernmassen. Während der Entwickelung des Embryo verschwindet allmählich der Inhalt der grossen, vorher so plasma- und kernreichen Zellen des Vorkeimträgers (Fig. 49 Taf. VIII). Dieser ist nutzlos geworden und degenerirt. Die in den flüssigen Bestandtheilen seiner Zellen noch aufgespeicherten Stoffe finden zum Aufbau des Embryo Verwendung. Die verdickten Zellwände des Vorkeimträgers dagegen sind noch im reifen Samen theilweise zu finden.

Die Samen von Tulipa Gesn. sind Mitte Juli reif. Der in ihnen enthaltene Embryo (Fig. 60 Taf. VIII) ist etwa 4 mm lang. Er stimmt in seinem Bau mit demjenigen anderer Liliaceen überein. Er ist meistens dem convexen Rand des Samens parallel schwach gekrümmt und liegt in einer Höhle des wenigschichtigen Endosperms. Seine Differenzirung ist noch nicht weit vorgeschritten. Wurzelanlage und Vegetationskegel sind schwach entwickelt; durch bedeutende Grösse dagegen zeichnen sich das walzenförmige hypocotyle Glied und der verbreiterte Cotyledon aus. Die äusserste Schicht des letzteren besteht aus radial gestreckten, schmalen Zellen, die bei der Keimung vielleicht als Saugorgan die Nahrungsaufnahme aus der Reservecellulose des Endosperms besorgen. Die Zellen des Embryo enthalten weder Stärke, noch Oel; ihr Inhalt gibt eine schwache Zuckerreaction, besteht aber zum grössten Theile aus Eiweisssubstanzen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0061-1

IV. Bildung des Endosperms.

Der Entdeckung des Copulationsvorganges des zweiten Spermakerns mit den beiden Polkernen durch Nawaschin und Guignard sind vor wenigen Monaten zwei nicht minder interessante Untersuchungen von De Vries[1]) und Correns[2]) gefolgt, in welchen die beiden Forscher zeigen, dass bei Bastardirung zweier, mit verschiedenartigem Endosperm ausgerüsteter Maisvarietäten, des sog. Zuckermais und des gewöhnlichen Stärkemais, nicht nur der Embryo, sondern auch das Endosperm Eigenschaften beider Eltern erhält. Damit ist also der experimentelle Nachweis erbracht, dass auch die Copulation des zweiten Spermakernes mit den Polkernen, wie diejenige von Ei- und Spermakern eine wirkliche Befruchtung mit Uebertragung vererbbarer Eigenschaften ist.

Von den zum primären Endospermkern vereinigten Kernen besitzen bei Tulipa Gesn. zwei, der Spermakern und der obere Polkern, die reduzirte Chromosomenzahl 12, während der untere Polkern eine zwischen 12 und 24 schwankende Zahl von Chromosomen aufweist. Es wäre deshalb von grossem Interesse, festzustellen, ob nun in den Prophasen der ersten Theilung die Zahl der Chromosomen wirklich zwischen 36 und 48 liegt und in welcher Weise in den folgenden Theilungen die Reduction auf die gewöhnliche Zahl von 24 Chromosomen stattfindet. Leider bin ich aber erst im Besitze von Präparaten, wo vier Endospermkerne in Theilung begriffen sind, die sich nicht einmal gut zur Darstellung eignen, da immer zwei Kerntheilungen fast über einander liegen und nur bei verschiedener Einstellung aus einander gehalten werden können. Immerhin ist mit Bestimmtheit zu ersehen, dass die Chromosomenzahl dieser vier Kerne noch je etwa 30 beträgt.

Die ersten Endospermkerne (Fig. 33 Taf. VI) sind von bedeutender Grösse. Sie liegen in einem centralen Strang von Protoplasma, während die peripherischen Partien des stark wachsenden Embryosackes noch viele Vacuolen aufweisen. Erst nachdem 16—32 Kerne gebildet worden sind, zieht sich das gesammte Plasma mit den Kernen allmählich gegen die Peripherie des Embryosackes und bildet schliesslich einen an der ganzen Oberfläche gleichmässig entwickelten Wandbeleg von schaumiger Struktur.

---

1) H. de Vries, Sur la fécondation hybride de l'albumen. Comptes rendus de l'acad. d. sciences, 1899, Nr. 23 pag. 973—975.

2) C. Correns, Untersuchungen über die Xenien bei Zea Mays. Ber. der Deutschen bot. Ges. Bd. XVII, 1899, Heft 10 pag. 410—417.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0062-7

Das Wachsthum des Vorkeimträgers und die rasch erfolgenden Theilungen der Endospermkerne bedingen zunächst eine starke Ausdehnung des Embryosackes in die Breite, was theils durch das allgemeine Wachsthum der ganzen Samenanlage, theils durch die Verdrängung der seitlich gelagerten Nucelluszellen ermöglicht wird. Die vollständige Resorption der Nucelluszellen wird zuerst durch die mittleren Partien des Embryosackes vollzogen, so dass hier der kernreiche Wandbeleg des Embryosackes unmittelbar auf das innere Integument zu liegen kommt. Erst jetzt wächst der Embryosack auch langsam gegen die Chalaza hin, indem eine vacuolige, kernlose Plasmamasse, die dem Nucelluskörper auf seiner ganzen Fläche aufliegt, durch Resorption seiner Zellen zugleich die Vergrösserung und die Ernährung des Embryosackes besorgt.

Der beiderseits von einer Hautschicht begrenzte Wandbeleg des Embryosackes ist bei Tulipa Gesn. sehr dünn. In gleichmässigen Abständen von einander (Fig. 53 Taf. VIII) liegen die kugeligen oder ovoiden Kerne. Sie zeichnen sich durch ein zartes Gerüstwerk feiner Lininfäden aus, in welchem zahlreiche Chromatinkörperchen eingemischt sind. Die Nucleolen, 2—5 an Zahl und von ganz ungleicher Grösse, sind wie die Chromatinsubstanz durch Hämatoxylin stark färbbar.

Nicht selten erfolgen in einem grossen Theile des Wandbeleges die Kerntheilungen gleichzeitig. Meistens schreiten sie in diesem Falle in einer bestimmten Richtung vorwärts, so dass man z. B. in der Nähe der Mikropyle die Anaphasen, am Chalazaende des Embryosackes das beginnende Knäuelstadium und dazwischen alle übrigen Stadien der Karyokinese treffen kann. Ich bin im Besitze mehrerer Präparate, welche ähnliche Bilder bieten wie Strasburger's Fig. 218, pag. 615, seines Bot. Practicums von Fritillaria imperialis. Trotzdem von geeignetem Material leicht eine grössere Anzahl von guten Präparaten hergestellt werden könnte, würden sich diese doch nicht zu eingehenden Kernstudien eignen, da es wegen der eigenartigen Biegungen und Stellungsverhältnisse der Chromosomen z. B. schon unmöglich ist, ihre Zahl genau zu bestimmen (Fig. 54 Taf. VIII).

Ein glücklicher Zufall hat mir zu einem Präparate verholfen, in welchem der Verlauf der letzten Kerntheilung vor der Segmentirung des Wandbeleges zur ersten Endospermschicht genau zu verfolgen ist. Von einigem Interesse dürfte eine kleine Beobachtung sein, die ich an den Anaphasen dieser Theilung machen konnte. Die Chromosomen sammeln sich an den Polen der Spindelfigur (Fig. 55 und 56 Taf. VIII),

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0063-3

verschmelzen mit ihren Enden und bilden die Tochterknäuel. Innerhalb der dem umgebenden Cytoplasma angehörenden Kernmembranen lösen sich die Chromosomen in feine Fäden und Körnchen auf, es bilden sich in dem jungen Kern das Liningerüst und 2—3 Nucleolen. Zwischen den Tochterkernen spielen sich indessen die Vorbereitungen zur Membranbildung ab. Wenn die aus einander weichenden Tochterchromosomen sich zu den Knäueln anordnen, sind diese nur durch wenige gerade und parallel verlaufende Spindelfasern verbunden. Der ganze zwischen ihnen liegende Raum unterscheidet sich vom umgebenden Cytoplasma durch eine intensivere Färbung, was darauf hindeutet, dass daselbst eine fein zertheilte Substanz vorhanden ist. In dem Maasse, als die Zahl der Spindelfasern sich nun vermehrt und die Spindelfigur tonnenförmig wird, beginnt sich diese schwach gefärbte Substanz von den beiden Kernen weg zu einem Gürtel um den Aequator der Tonne zu concentriren und sich nach und nach den Spindelfasern anzulagern, so dass diese in ihrer mittleren Partie dicker und stärker gefärbt sind. Indem sich diese Substanz schliesslich zwischen den Spindelfasern zu kleinen Anschwellungen zusammenzieht, die mit einander verschmelzen, entsteht eine scharfe, dunkel gefärbte Zellplatte (Fig. 57 Taf. VIII).

Bekanntlich findet während der Prophasen der Kerntheilung eine Auflösung der Kernkörperchen statt. In Präparaten mit solchen Stadien hat der Kernraum eine intensivere Färbung als das umgebende Cytoplasma (siehe auch Fig. 14 Taf. IV). Es erscheint deshalb wahrscheinlich, dass diese Färbung von einer Vertheilung der Nucleolarsubstanz herrührt, die beim Auseinanderweichen der Chromosomen an ihrer Stelle verbleibt, sich dann später an den äquatorialen Theilen der Spindelfasern sammelt und zur Bildung der Zellplatte verwendet wird.

Das Vorhandensein einer tingirbaren Substanz zwischen den Spindelfäden ist auch von Strasburger (Bot. Pract. pag. 618) bei Fritillaria imperialis constatirt worden, und er spricht ebenfalls die Vermuthung aus, dass diese Substanz, die sich nach der äquatorialen Zone zieht, sich dort an der Bildung der Zellplatte betheilige: „Es macht den Eindruck, als wenn Nucleolarsubstanz auch zu dieser Bildung, die mit einer Vermehrung und äquatorialen Anschwellung der Verbindungsfäden verbunden ist, nöthig wäre."

Durch die vollständige Ausbildung der Zellplatte (auch bei den vorhergehenden Endospermkerntheilungen wird eine Zellplatte angelegt, die aber bald wieder aufgelöst wird) zwischen den Tochterkernen der letzten Kerntheilung ist nun auch bereits die simultane Zellbildung

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0064-9

eingeleitet, welche den vielkernigen Wandbeleg des Embryosackes zur ersten Wandschicht des Endosperms umwandelt. Bei der Abtheilung des Wandbeleges in die prismatischen Plattenzellen kommen sehr häufig 2—4 Kerne in dieselbe Zelle zu liegen. In wenigen Fällen werden sie durch nachträglich eingeschaltete Wände von einander getrennt. Meistens nähern sie sich, werden von einer gemeinsamen Plasmaschicht umgeben und verschmelzen schliesslich zu einem grossen Kern. Ein entsprechendes Verhalten erwähnt Strasburger für Corydalis cava.[1])

In der Folge wird diese erste Zelllage durch zahlreiche sowohl centrifugal als centripetal erfolgende Theilungen zu dem 8—10 Zellschichten starken Endosperm. Da die Samen von Tulipa Gesn. auch im ausgereiften Zustande sehr dünn sind, so stellt das Endosperm fast durchgehends ein geschlossenes Gewebe dar; nur um den walzenförmig gestreckten Embryo bleibt ein Rest des früheren Hohlraumes als Embryonalhöhle erhalten.

Zum Schlusse mögen noch einige Bemerkungen über die gesammte Samenanlage und die Vertheilung der Nährstoffe in den verschiedenen Zeiten ihrer Entwickelung folgen. Fig. 52 Taf. VIII gibt das Bild einer gut entwickelten Samenanlage drei Wochen nach der Befruchtung. Am Scheitel des Embryosackes sehen wir den Vorkeimträger, dessen Scheitel drei Vorkeime zu differenziren beginnt. Der Embryosack hat sich stark entwickelt und den Nucelluskern bis zur Insertionsstelle des inneren Integumentes verdrängt. Das innere Integument ist nur noch in den Partien an der Mikropyle zwei- oder dreischichtig, weiter unten sind den beiden begrenzenden Epidermisschichten noch 2—3 Schichten grösserer und locker zusammenschliessender Zellen eingefügt. Das äussere Integument ist auf der gekrümmten Seite etwa zehn Zelllagen mächtig, die mit dem Funiculus verschmolzene und vom Leitbündel durchzogene innere Seite ist noch mächtiger entwickelt.

In den jüngsten Stadien bilden die Fruchtblätter die alleinigen Reservestoffbehälter; schon zur Zeit der Befruchtung werden sie zum grossen Theil entleert, indem das Reservematerial in die Samenknospen wandert und dort besonders in den Zellen des Funiculus und des äusseren Integumentes in Form von Stärke aufgespeichert wird. Als Merkwürdigkeit mag noch erwähnt werden, dass sich auf der ganzen Samenanlage, besonders aber in der Nähe der Ansatzstelle des Funiculus in der Epidermis des äusseren Integumentes, vereinzelte Spalt-

1) Bot. Practicum, 3. Aufl., pag. 619.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0065-4

öffnungen finden. Ihre Schliesszellen enthalten im Gegensatz zu den anderen Epidermiszellen zahlreiche Stärkekörner. In allen stärkeführenden Zellen sind die meisten Körner in Ringen um die Kerne gruppirt, was wohl dadurch veranlasst wird, dass die sie erzeugenden Leucoplasten stets in der Nähe der Kerne vorkommen. Wenn das Wachsthum des Fruchtknotens und der Samen abgeschlossen ist, wandern die noch in den Fruchtblättern vorhandenen Nahrungsstoffe in die Samen hinein und werden nun hauptsächlich dem Endosperm zugeleitet. Auch die Integumente, die durch das wachsende Endosperm stark reduzirt werden, geben ihre Reservestoffe an dasselbe ab und werden schliesslich zu der dünnen, nur noch aus einer deutlichen Zellschicht bestehenden Samenhaut.

Im Endosperm erfolgt die Aufspeicherung der Nahrungsstoffe für den Keimling in Form von Reservecellulose, die den ursprünglichen Membranen unter Verengerung und Abrundung der Zelllumen angelagert wird (Fig. 59 und 60 Taf. VIII). An zahlreichen Wandstellen findet die Celluloseanlagerung in viel schwächerem Maasse statt, so dass jede Zelle mit den benachbarten durch grosse, wohl von feinen Poren durchsetzte Stellen in Verbindung bleibt. Der Inhalt der Endospermzellen besteht aus dem Kern, dem stark färbbaren Protoplasma und zahlreichen grossen Oelkugeln.

V. Uebersicht über die Art der Entstehung von Polyembryonie bei den Angiospermen.

Bei den Gymnospermen bedingen bekanntlich die in den einzelnen Familien und Gattungen wechselnden morphologischen Verhältnisse der Samenknospe, wie die Anlage mehrerer Embryosäcke, die Mehrzahl der Archegonien in demselben Embryosack, sowie die eigenthümliche Erscheinung, dass aus der befruchteten Eizelle durch Isolirung der sich zunächst bildenden Zellen mehrere Embryoanlagen entstehen können, zahlreiche Unregelmässigkeiten in der Ausbildung der Embryonen. Viel einheitlicher und constanter gestaltet sich im Vergleich zum Umfang der Reihe die Embryobildung bei den Angiospermen, indem die einzige Eizelle einer Samenanlage nach der Befruchtung direct zum Embryo wird. Abweichende Fälle, in welchen sich in einem Samen mehrere Embryonen befinden, oder sich doch im Laufe seiner Entwickelung zu bilden beginnen, werden unter der Bezeichnung Polyembryonie zusammengefasst. Sie ist auch bei den Angiospermen eine viel häufigere Erscheinung als man gewöhnlich anzunehmen pflegt. Das Vorkommen mehrerer Embryonen in dem-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0066-0

selben Samen ist schon in den ersten Jahrzehnten unseres Jahrhunderts von vielen Botanikern an einer grösseren Reihe von Angiospermen beobachtet worden. A. Braun[1]) hat im Anschluss an seine Untersuchung über die „Polyembryonie und Keimung von Caelebogyne ilicifolia" eine ausführliche Uebersicht über 63 damals bereits bekannte Fälle gegeben.

Die Zahl derjenigen Pflanzen, bei welchen Polyembryonie normal, d. h. bei einem grossen Procentsatz aller Samen, vorkommt, ist klein, dagegen dürften die meisten, vielleicht alle Angiospermen gelegentlich polyembryonische Samen bilden. Polyembryonie führt bald zur Erzeugung mehrerer keimungsfähiger Embryonen, bald fallen die in Mehrzahl angelegten Embryonen von einem gewissen Stadium an der stärkeren Entwickelung eines einzigen zum Opfer.

Die Frage nach der Entstehung der Polyembryonie konnte erst gelöst werden, nachdem die Befruchtungserscheinungen genau bekannt waren. Es ist das Verdienst Strasburger's[2]), zuerst bei einer Anzahl der als polyembryonisch bekannten Pflanzen die Entwickelungsgeschichte ihrer Embryonen erforscht zu haben. Eine Reihe von Arbeiten auf embryologischem Gebiete haben seither die Frage nach der Entstehung der Polyembryonie wieder berührt und für dieselbe die verschiedensten Entstehungsarten festgestellt. Da viele dieser sehr interessanten Angaben über Polyembryonie in grösseren Arbeiten und Zeitschriften zerstreut sind, ist es wohl gerechtfertigt, diese Litteraturangaben zu einer orientirenden Uebersicht zusammen zu stellen.[3])

A. Unächte Polyembryonie,

entstehend durch:

1. Verwachsen von Samenanlagen.

Pirus Malus. A. Braun, Ueber Polyembryonie pag. 141.

Loranthus europaeus. A. Braun, op. cit. pag. 132.

Viscum album. A. Braun, op. cit. pag. 148.

Diese Art von Polyembryonie wurde für Pirus Malus an einem einzigen Beispiele beobachtet, in welchem durch die Verschmelzung

1) A. Braun, Ueber Polyembryonie und Keimung von Caelebogyne. Abh. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1859.

2) E. Strasburger, Ueber Befruchtung und Zelltheilung. 1878. — Ueber Polyembryonie. S.-A. aus der Zeitschr. f. Naturwissensch. XII. N.F. V, 4. 1878.

3) Eine unvollständige Zusammenstellung findet sich als Einleitung zu Tretjakow's Arbeit „Die Betheiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei Allium odorum L." Ber. der Deutschen bot. Ges. 1895.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0067-6

der Integumente die beiden Endospermkörper mit den enthaltenen Embryonen in die gleiche Samenschale eingeschlossen waren. Sie ist dagegen häufig bei Viscum album und einigen Loranthusarten, indem durch Verschmelzung mehrerer unvollkommener Samenanlagen scheinbar eine einzige entsteht, die mehrere Embryosäcke enthält und infolge dessen auch mehrere Embryonen erzeugen kann.

2. Theilung des Nucellus.

Morus alba. W. Hofmeister. Pringsheim's Jahrbücher f. w. Bot. I, 1858, pag. 98.

Orchis Morio. A. Braun op. cit. pag. 142.

Gymnadenia conopea. E. Strasburger, Ueber Polyembryonie, 1878, pag. 21.

Coffea arabica (?). Hanausek, Ueber sym. u. polyembr. Samen von C. arab. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XIII, 1895, pag. 73.

Bei Gymnadenia conopea und Orchis Morio ist die Theilung des Nucellus vor, bei Morus alba dagegen nach der Anlage des inneren Integumentes erfolgt. Nur bei Coffea arabica werden auf diese Weise in einer grösseren Anzahl von Samenanlagen zwei Embryonen gebildet.

3. Entwickelung mehrerer Embryosäcke in demselben Nucellus.

Cheiranthus Cheiri. Schacht, Ueber Pflanzenbefruchtung. Pringsheim's Jahrb., 1858, pag. 203.

Rosa spec. Hofmeister op. cit. pag. 100.

Rosa livida. E. Strasburger, Ueber Befruchtung und Zelltheilung pag. 36.

Trifolium pratense. Jönsson, Bot. Centralbl. 1883, XVI, pag. 171.

Taraxacum officinale. S. Schwere, Zur Entwickelungsgeschichte der Frucht von T. officinale. Flora 1896 Heft 1.

Besonders häufig finden sich mehrere Embryosäcke im gleichen Nucellus bei Rosa livida; wie bei den anderen angeführten Beispielen entwickelt sich aber nur in einem derselben ein keimungsfähiger Embryo.

B. Aechte Polyembryonie.

a) Die Embryonen nehmen ihren Ursprung aus ausserhalb des Embryosackes gelegenen Zellen; sie werden extrasaccal angelegt.

1. Entwickelung von Adventivembryonen aus Nucelluszellen.

Funkia ovata. E. Srasburger, Ueber Befruchtung und Zelltheilung pag. 63. — Ueber Polyembryonie pag. 2. — Angaben älterer Litteratur: A. Braun op. cit. pag. 146.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0068-2

Nothoscordon fragrans. E. Strasburger, Ueber Befruchtung pag. 65; Ueber Polyembryonie pag. 4. — Angaben älterer Litteratur bei A. Braun op. cit. pag. 145.

Citrus aurantia. E. Strasburger, Ueber Polyembryonie pag. 6. — Angaben älterer Litteratur bei A. Braun op. cit. pag. 160.

Mangifera indica. E. Strasburger, Ueber Polyembryonie pag. 11.

Evonymus latifolius. E. Strasburger, Ueber Polyembryonie pag. 12.

Evonymus americanus. A. Braun op. cit. pag. 156.

Caelebogyne ilicifolia. E. Strasburger, Ueber Polyembryonie pag. 13. — A. Braun, Ueber Polyembryonie und Keimung von C. ilicifolia.

Clusia alba. Goebel, Biolog. Centralblatt XX pag. 571.

Opuntia vulgaris. Ganong W., Upon polyembryony and its morphology in Opuntia vulgaris. Botanical Gazette 1898, pag. 221. Ref. in Beihefte z. Bot. Centralbl. 1898, pag. 299.

Nach Befruchtung der Eizelle wird der sich bildende Eiembryo durch Adventivembryonen verdrängt, die aus den plasmareichen Nucelluszellen am Scheitel des Embryosackes entstehen (bei Citrus aur. auch im Innern des Nucellusgewebes) und in den Embryosack hineinwachsen. Von diesen Adventivembryonen entwickeln sich gewöhnlich mehrere und liefern bei der Keimung selbständige Pflänzchen. Caelebogyne bildet diese Adventivembryonen ohne vorausgehende Befruchtung der Eizelle.

2. Adventivembryonen aus Zellen des inneren Integumentes.

Allium odorum. F. Hegelmaier, Zur Kenntniss der Polyembryonie von All. odorum. Bot. Ztg. 1897 pag. 1. — S. Tretjakow, Die Betheiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei All. odorum. Ber. d. D. bot. Ges. 1895.

Nach den Untersuchungen der beiden Forscher zeigt Allium odorum eine Vielseitigkeit der Befähigung zur Embryobildung, wie sie noch bei keiner anderen Pflanze gefunden worden ist. Die Befruchtung der Eizelle und die Entwickelung eines normalen Eiembryo leiten die Entstehung von nicht weniger als dreierlei Adventivembryonen ein. Es entstehen nämlich: Synergiden- und Antipodenembryonen, sowie wandständige Adventivvorkeime. Diese letzteren, die nur von Hegelmaier beobachtet worden sind, finden sich nach ihm etwa in $^1/_4$ der untersuchten Samen. In ihrer Ausbildungsweise sind sie mit derjenigen von Citrus, Nothoscordon u. s. w. zu vergleichen; sie bilden

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0069-0

sich indessen in gleichmässiger Entfernung von Eiapparat und Antipoden auf der convexen Seite der stark campylotropen Samenanlage aus den äussersten Schichten des Integumentes. Da die inneren Schichten des Integumentes und das Nucellusgewebe längst verdrängt worden sind, wachsen sie in den Embryosack hinein.

b) Die Embryonen werden aus Elementen des Embryosackes, also intrasaccal gebildet.

1. Normale Existenz zweier Eizellen.

Santalum album. E. Strasburger, Befruchtung und Zelltheilung pag. 46.

Sinningia Lindleyana. E. Strasburger op. cit. pag. 46.

Der Eiapparat von Santalum album besteht in vielen Fällen aus vier Zellen, von denen zwei, die Synergiden, das vordere Ende des schlauchförmigen Embryosackes ganz ausfüllen; nach hinten schliesst sich jeder derselben eine Eizelle an. Strasburger nimmt an, dass der für die Eizelle bestimmte Kern sich nochmals theile und so die für zwei Eier erforderlichen Kerne liefere. Er schliesst dies daraus, dass die Bildung der beiden Eier meistens etwas später erfolgt als diejenige der Synergiden und weil er öfters am Grunde des Embryosackes zwei in Verschmelzung begriffene Kerne fand, ein Beweis, dass auch hier ein Kern (von den vier) des Eiapparates an den Embryosack abgegeben worden ist und nicht etwa die Stelle eines zweiten Eikernes vertritt.

Bei Sinningia Lindleyana wurde die Anwesenheit von zwei Eizellen nur in zwei Fällen gefunden.

2. Synergidenembryonen.

Glaucium luteum. F. Hegelmaier, Vergl. Untersuchungen über Entwickelung dicotyledoner Keime, 1878, pag. 76.

Mimosa Denhartii. } L. Guignard, Rech. sur l'embryogénie d. Légu-
Schrankia uncinata. } mineuses. Ann. d. sc. nat. VI s. Bot. T. XII. 1881.

Iris sibirica. A. Dodel, Beiträge zur Kenntniss der Befruchtungserscheinungen bei Iris sibirica. 1891.

Lilium Martagon. E. Overton, Beitrag z. Kenntniss d. Entwickelung u. Vereinig. d. Geschlechtsprodukte bei L. M. 1891.

Vincetoxicum nigrum u. — medium. G. Chaveau, Sur la fécondation dans les cas de polyembryonie. Comptes rendus de l'acad. d. sc. Paris CXIV, 1892, pag. 504.

Allium odorum. S. Tretjakow op. cit. und F. Hegelmaier op. cit.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0070-1

Taraxacum officinale. S. Schwere, Zur Entwickelungsgeschichte der Frucht von Taraxacum off. Flora 1896.

Aconitum Napellus. A. Osterwalder, Beiträge zur Embryologie von Aconitum Napellus. Flora 1898 pag. 254.

Den beiden Zellen, welche mit der Eizelle den sog. Eiapparat bilden, wurde früher eine Function bei Befruchtung der Eizelle zugeschrieben. Sie führen aus diesem Grunde noch immer den Namen Synergiden (Gehilfinnen). Guignard vermuthete, dass die von ihm bei Mimosa Denhartii beobachteten Embryonen aus ihnen entstanden sein könnten. Die Entstehung dieser Art von überzähligen Embryonen ist aber erst von Prof. Dodel genau erforscht worden, indem er nachwies, dass bei Iris sibirica die Synergiden wie die Eizelle durch Spermakerne befruchtet werden können. Er leitete daraus den Satz ab, „dass die Synergiden in den Embryosäcken der Angiospermen nichts anderes sein können als rückgebildete Eizellen, resp. rückgebildete Archegonien".

Diesem morphologischen Werthe der Synergiden entsprechend wird diese Art der Polyembryonie wohl bei allen Angiospermen gelegentlich auftreten.

Eine besondere Erwähnung verdienen noch Vincetoxicum officinale und V. medium. Im Gegensatze zu den übrigen Beispielen dieser Gruppe wird Polyembryonie in einer grossen Zahl ihrer Samen gefunden; die Zahl der in einer Samenknospe auftretenden, entwickelungsfähigen Embryonen beträgt gewöhnlich 2—3, zuweilen sogar 4 oder 5. (Die Polyembryonie von Vinc. med. und Vinc. off. ist übrigens nicht, wie Chaveau glaubt, von ihm zuerst entdeckt worden, sondern schon lange bekannt. Siehe A. Braun op. cit. pag. 153.) Nach Chaveau finden sich zur Zeit der Befruchtung am Scheitel des Embryosackes drei, in vielen Fällen vier bis fünf gleichartige Zellen, die sich alle zu Embryonen zu entwickeln vermögen. Da nach seinen Untersuchungen besonders bei Vinc. medium die Pollenkörner häufig zwei generative Kerne enthalten (die sich nachher nochmals theilen), schliesst Chaveau, dass wir es bei dieser Pflanze noch mit einer Mehrheit der weiblichen und männlichen Organe zu thun haben, während bei den meisten anderen Phanerogamen unter dem Einfluss allmählicher Vervollkommnung ihre Anzahl reducirt worden ist und schliesslich im Embryosacke die Geschlechtsfunction fast immer auf eine einzige, besonders wohl differenzirte Zelle übertragen worden ist.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0071-7

3. Spaltung des eibürtigen Embryovorkeims.

Loranthus europaeus. A. Braun op. cit. pag. 139.

Am unteren Ende eines langen Vorkeims entstehen durch kreuzweis gestellte Längswände vier Zellen, die durch wiederholte Theilungen die Bildung eines aus vier Zellreihen bestehenden Körpers bewirken. Gewöhnlich erfolgt aber nur an einer der vier Reihen die Bildung eines eigentlichen Embryo.

Die Embryobildung von Loranthus zeigt also viel Aehnlichkeit mit derjenigen von Taxus und Juniperus.

4. Entwickelung eines Vorkeimträgers mit mehreren Embryovorkeimen.

Erythronium americanum. E. C. Jeffrey, Polyembryony in Erith. am. Annals of Botany Vol. IX, 1895, pag. 537.

Erythronium dens canis (?). W. Hofmeister, Neue Beiträge z. Kenntniss d. Embryobildung d. Phanerogamen. II. Monocotyledonen. Taf. XIX Fig. 4—6.

Tulipa Gesneriana.

Aus der befruchteten Eizelle entwickelt sich durch unregelmässige Zelltheilungen ein verschieden gestalteter Zellkörper aus grossen, plasma- und kernreichen Zellen. Dieser Vorkeimträger bildet an seinem Scheitel 1—6 Vorkeime, von denen in der Regel nur einer zu einem differenzirten, entwickelungsfähigen Embryo auswächst. Der Inhalt der Vorkeimträgerzellen wird in einem späteren Stadium resorbirt und zum Aufbau des Embryo verwendet.

5. Antipodenembryonen.

Allium odorum. S. Tretjakow op. cit.; F. Hegelmaier op. cit.

Etwa in $^1/_8$—$^1/_2$ aller Samenanlagen finden sich bei Allium odorum Antipodenembryonen. Ihre Entwickelung aus den Antipodenzellen beginnt gleichzeitig mit derjenigen der befruchteten Eizelle. Nach Tretjakow gleicht eine Antipodenzelle der Eizelle und unterscheidet sich von den beiden anderen in Aussehen und Entwickelungsfähigkeit, wie jene von den Synergiden. Nach Hegelmaier dagegen stimmen die drei Antipoden in ihrem Bau überein und besitzen die Fähigkeit zur Weiterentwickelung in gleichem Maasse. Im Gegensatze zu Tretjakow erklärt er ferner, dass diese Keimentwickelung nicht zur Ausbildung von lebensfähigen Embryonen führe, weil das Gewebe, auf welchem sie sitzen, frühzeitig zu schrumpfen beginne

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0072-3

und andererseits das Endosperm im hinteren Theile des Embryosackes nicht früh genug zur Entwickelung komme, um die Antipodenvorkeime einzuschliessen und ihre Ernährung zu sichern.

Nach den Arbeiten von Nawaschin, Guignard und de Vries darf man nun (wie es übrigens bereits früher geschehen ist) das durch die Copulation des zweiten Spermakerns mit einem oder beiden Polkernen entstehende Endosperm ebenfalls als Embryo auffassen, so dass also eigentlich in jedem typischen Angiospermensamen zwei Embryonen vorhanden sind, von welchen allerdings nur der aus der Eizelle entstandene der Fortpflanzung dient, während der andere durch eine Functionsänderung zu seinem Nahrungsbehälter geworden ist. Es wäre nun nicht unmöglich, dass bei einer Pflanze ein oder mehrere Theile dieses Nährembryo in selbständiger Weiterentwickelung die ihnen ursprüngliche Function wieder aufnehmen und so zur Bildung einer neuen Art von Polyembryonie Veranlassung geben könnten. Eine ähnliche Art der Embryobildung ist übrigens bei Balanophora elongata beobachtet und von Treub[1]) in einer interessanten Arbeit beschrieben worden. Nachdem der ganze Eiapparat bei ausbleibender Befruchtung vollständig abortirt ist, theilt sich der obere Polkern und von den beiden Tochterkernen führt der obere zur Entstehung des Endosperms. In diesem geht aus einer Zelle ein fünf- bis zehnzelliger Pseudo-Embryo hervor, dessen Keimung bis jetzt allerdings noch nicht beobachtet worden ist.

Erst nachdem ich die vorliegende Arbeit bei der philosophischen Facultät der Universität Zürich als Dissertation eingereicht hatte, kam mir Guignard's Arbeit „L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes" (Annales des sciences nat. VIII série Botanique Tome XI Nr. 5 et 6, 15 Mai 1900) zu.

Guignard's Untersuchung befasst sich hauptsächlich mit den Arten Tulipa Celsiana und silvestris. Er fand für diese folgende Entwickelung des Embryosackes. Bis zur ersten Kerntheilung ist die Archesporzelle vollständig mit Protoplasma erfüllt; nun bildet sich an ihrem Grunde eine Vacuole, welche mit dem Wachsthum des Embryosackes ebenfalls an Grösse stetig zunimmt. Daher kann die Anordnung der Kerne und Zellen im Embryosacke nicht mit der gewöhnlichen übereinstimmen, bei welcher z. B. die Antipoden stets

1) M. Treub, L'organe femelle et l'apogamie du Balanophora elongata. Annales du jardin botanique de Buitenzorg. Vol. XV. I partie. 1898.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0073-8

den unteren Theil des Embryosackes einnehmen. Nachdem die dritte Kerntheilung stattgefunden hat, bilden die acht Kerne nicht zwei Tetraden, sondern sind unregelmässig in dem Plasma über der Vacuole gruppirt. Guignard hat die Chromosomenzahl der acht Kerne nicht bestimmen können; er vermuthet aber, dass sie bei allen je 12 betrage.

Von diesen acht Kernen differenziren sich nur drei, während die fünf anderen lange Zeit im Knäuelstadium verharren. Die zwei dem Scheitel des Embryosackes zunächst gelegenen Kerne bleiben kleiner als die anderen und sind stärker färbbar; ihr späteres Verhalten charakterisirt sie als Synergidenkerne. Ein dritter Kern ist ebenfalls etwas kleiner als die fünf im Ruhezustand verharrenden; er wandert weiter gegen die Vacuole hin und bildet den Basalkern, dem später die Function des unteren Polkernes zukommt. Zu keiner Zeit bilden sich um die Kerne wirkliche Membranen. Das Plasma ist gleichmässig und ohne Grenzen zwischen denselben vertheilt, erst später entstehen ausserordentlich feine Linien, welche gleichsam um jeden Kern eine Protoplasmamasse abgrenzen. Selbst unmittelbar vor der Befruchtung sind unter den fünf grösseren Kernen Eikern und oberer Polkern nicht zu erkennen. Wenn der Pollenschlauch in den Embryosack eindringt, copulirt einer der fünf Kerne als oberer Polkern mit dem Basalkern und zwar vor der Vereinigung mit einem der Spermakerne. Diese haben eine nur wenig verlängerte Form, sind oft sogar gerundet und stimmen also nicht mit den spiralig gewundenen Spermakernen von Lilium Martagon überein.

Da Guignard bei Tulipa Gesn. auf die nämlichen Schwierigkeiten in der Untersuchung stiess, die ich in den beiden ersten Kapiteln meiner Arbeit erwähnte, verzichtete er darauf, seine Untersuchung auch bei dieser Art durchzuführen. Immerhin glaubt er constatiren zu können, dass bei den in den Gärten cultivirten Varietäten die Entwickelung des Embryosackes und der Befruchtungsvorgang von der für Tulipa Celsiana und silvestris geschilderten Weise abweichen und mit den Vorgängen bei Lilium und Fritillaria überein zu stimmen scheinen.

Die beiden ersten Kapitel meiner Arbeit enthalten eine ausführliche Darstellung dieser Verhältnisse bei Tulipa Gesn. Aus derselben ergibt sich, in wie weit Tulipa Gesn. in der Entwickelung des Embryosackes und den Befruchtungserscheinungen mit Lilium und Fritillaria, anderseits aber auch mit den übrigen Tulpen übereinstimmt. Diese Ausführungen bilden also eine Ergänzung zu denjenigen Guignard's über den Sexualapparat und die Befruchtungserscheinungen der Tulpen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0074-4

Verzeichniss der benutzten Litteratur.

Braun A., Ueber Parthenogenesis bei Pflanzen. Abh. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1856.

— — Ueber Polyembryonie und Keimung von Caelebogyne. Abh. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1859.

Chaveau G., Sur la structure de l'ovule et le développement du sac embryonnaire du Domptevin. Comptes rendus de l'acad. d. sc. de Paris CXIV, 1892, pag. 313.

— — Sur la fécondation dans les cas de polyembryonie. Comptes rendus de l'acad. d. sc. CXIV. 1892.

Correns, Untersuchungen über die Xenien bei Zea Mays. Ber. der D. bot. Ges. Bd. XVII 1899 Heft 10.

De Vries, Sur la fécondation hybride de l'albumen. Comptes rendus de l'acad. des sciences. Paris 1899 Nr. 23.

Dodel A., Beiträge zur Kenntniss der Befruchtungserscheinungen bei Iris sibirica. Zürich 1891.

Goebel K., Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. (Handb. d. Botanik von A. Schenk. III. Bd. 1884.)

Guignard L., Recherches d'embryogénie végétale comparée. (I. Légumineuses.) Ann. des sc. nat. VI série Bot. 1881.

— — Recherches sur le noyau cellulaire. Ann. d. sc. VI série. 1885.

— — Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. sc. VI série. 1891.

— — Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. Revue générale de Botanique. XI. 1899.

Hegelmaier F., Vergleichende Untersuchungen über die Entwickelung dicotyledoner Keime. 1878.

— — Zur Kenntniss der Polyembryonie von Allium odorum. Bot. Ztg. 1897.

Hofmeister W., Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monocotyledonen. 1861.

Jeffrey E. C., Polyembryony in Erythronium americanum. Annals of Botany. Vol. IX. 1895.

Nawaschin S., Neue Beobachtungen über Befruchtung bei Fritillaria tenella und Lilium Martagon. Ref. im Bot. Centralbl. 1899, II. Quartal pag. 62 und III. Quartal pag. 241.

Overton E., Beitrag zur Kenntniss der Entwickelung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei Lilium Martagon. Zürich 1891.

— — Ueber die Reduktion der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Gesellsch. in Zürich. 1893.

Schwere S., Zur Entwickelungsgeschichte der Frucht von Taraxacum officinale. Flora 1896 Heft I.

Solms-Laubach, Weizen und Tulpe und deren Geschichte. 1899.

Strasburger E., Ueber Befruchtnng und Zelltheilung. 1878.

— — Ueber Polyembryonie. 1878.

— — Die Angiospermen und die Gymnospermen. 1879.

— — Neue Untersuchungen über d. Befruchtungsvorgang b. d. Phanerogamen. 1884.

— — Das bot. Practicum. 3. Aufl. 1897.

— — Ueber Reduktionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. 1900.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0075-0

Tretjakow S., Die Betheiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei Allium odorum. Ber. der D. bot. Ges. 1895.

Treub M. et J. F. Mellink, Notice sur le développement du sac embryonnaire dans quelques angiospermes. Arch. néerlandaises d. sc. exactes et naturelles. T. XV. 1880.

Treub M., L'organe femelle et l'apogamie du Balanophora elongata Bl. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg. Vol. XV. I partie. 1898.

Vesque J., Développement du sac embryonnaire des Phanerogames angiospermes. Ann. d. sc. nat. VI série Bot. 1878.

Erklärung der Figuren.

Tafel IV.

Fig. 1. Junger Nucellarhöcker aus einem Fruchtknoten, der Ende März fixirt wurde. Die Archesporzelle ist cubisch und gehört der subepidermalen Zellschicht an. Kern derselben nicht so intensiv gefärbt wie die Nucelluszellkerne, dagegen 2—3 Nucleolen aufweisend. *a* Archesporzelle, *i* Initialzellen des inneren Integumentes. 370 : 1.

Fig. 2. Scheitelpartie des Nucellushöckers aus einem am 10. April fixirten Fruchtknoten. Archesporzelle gewachsen unter Verdrängung von Nucelluszellen. Kern derselben mit drei Nucleolen. *a* Archesporzelle, *iJ* inneres, zweischichtiges Integument, *aJ* äusseres Integument. 370 : 1.

Fig. 3. Embryosack zweikernig; zwischen den aus einander weichenden Tochterkernen ist noch die Spindelfigur mit der transitorischen Zellplatte sichtbar. (Fix. nach dem Oeffnen der Blüthe.) 370 : 1.

Fig. 4. Die beiden Kerne sind aus einander gerückt; die Chromosomenknäuel haben sich aufgelöst und Kernwand und Kernkörperchen sind bereits gebildet worden. 370 : 1.

Fig. 5. Embryosack zweikernig; zwischen den beiden Kernen hat sich eine Vacuole gebildet. Die beiden Kerne sind in Theilung begriffen; die Theilungsebenen stehen senkrecht zu einander. Die gegen die Mikropyle hin gelegene kleinere Theilungsfigur wird als Kernplatte von 12 Chromosomen, die grössere, mit den langen und dünnen Chromosomen dagegen in der Seitenansicht wahrgenommen. 510 : 1.

Fig. 6. Embryosack vierkernig; über der grossen Vacuole zwei kugelige Kerne mit je einem deutlichen Nucleolus. Die beiden Kerne unter der Vacuole beginnen zu wachsen und sich zu verbreitern. 370 : 1.

Fig. 7. Von den beiden Kernen am Antipodialende des Embryosackes hat der unter der Vacuole gelegene die Form einer Scheibe angenommen. 370 : 1.

Fig. 8. Die beiden unteren Kerne des Embryosackes in Form von unregelmässig gewölbten Schalen. 510 : 1.

Fig. 9. Die vier Kerne des Embryosackes sind zu einer Reihe geordnet; im zweikernigen Stadium des Embryosackes ist die Bildung einer centralen Vacuole unterblieben. Statt derselben entstehen nun zwischen allen Kernen zahlreiche kleine Vacuolen. 370 : 1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0076-6

Fig. 10. Die Vacuolen zwischen dem obersten und den drei anderen Kernen beginnen sich zu vergrössern und drängen die drei Kerne zum späteren Antipodialende des Embryosackes hin. 370 : 1.

Fig. 11. Die Trennung des einen von den drei anderen Kernen ist noch deutlicher geworden. 370 : 1.

Fig. 12. Untere Kerntheilung im zweikernigen Embryosack; die beiden Tochterkerne haben sich ungleich weit entwickelt. Der obere hat bereits die typische Kerngestalt angenommen und beginnt sich zu verbreitern; die Chromosomen des unteren Kerns stehen erst im Begriff, den Knäuel zu bilden. 510 : 1.

Fig. 13. Die vier Kerne des Embryosackes im Beginne des Knäuelstadiums; die Kernmembranen sind noch vorhanden. Der dritte Kern zeigt noch deutlich Scheibenform. 510 : 1.

Fig. 14. Die zwei Kerne am Scheitel zeigen lockere Knäuel von je sechs Chromosomen; beim einen Kern zeigt der Kernraum eine starke Färbung. Die beiden unteren Kerne bilden dichte Knäuel mit einer nicht bestimmbaren Chromosomenzahl. 510 : 1.

Fig. 15. Scheitelpartie des Embryosackes; die beiden Kerne bilden Knäuel von 12 Chromosomen, die im Schnitte gesehen werden. 680 : 1.

Fig. 16. Nucellusscheitel einschichtig; Kerne der Zellen ohne Kernkörperchen. Die 12 Chromosomen der beiden Embryosackkerne ordnen sich zur Kernplatte. Die eine Kernplatte ist von oben, die andere von der Seite sichtbar. 680 : 1.

Fig. 17. Die Längsspaltung der Chromosomen ist erfolgt und die Tochterchromosomen rücken zum Diaster aus einander. Die Zahl der Chromosomen (12) ist bei beiden Theilungsfiguren deutlich zu erkennen. 800 : 1.

Tafel V.

Fig. 18. Embryosack aus einer oberen breiteren und einer unteren schmäleren Partie bestehend. Am Ovarialende sind zunächst dem Scheitel die beiden schwach gekrümmten, homogen gefärbten Synergidenkerne. Unter jedem derselben ist eine kleine Vacuole. Eikern und oberer Polkern sind kugelig; ausser durch die Stellung sind sie gewöhnlich noch durch die bedeutendere Grösse des oberen Polkernes zu unterscheiden. Die Antipodialseite des Embryosackes steht mit der Ovarialseite nur durch einen dünnen Wandbeleg in Verbindung. Antipodenkerne und unterer Polkern liegen in derselben vacuoligen Protoplasmaansammlung. Der untere Polkern ist grösser als seine drei Schwesterkerne. Ein Strang langgestreckter Zellen mit langen Kernen und dichtem Protoplasma setzt den Embryosack mit den kleinen Zellen der Chalaza in Verbindung, welche den Anschluss an das Leitbündel vermitteln. *sk* Synergidenkerne, *eik* Eikern, *opk* oberer Polkern, *lz* langgestreckte Leitzellen, *ch* Zellen der Chalaza. 370 : 1.

Fig. 19 u. 20. Die Antipodenkerne zerfallen durch Fragmentation in Stücke; die einzelnen Stücke haben unregelmässige Form, entbehren einer Kernmembran und stehen oft noch mit einander in Verbindung. 370 : 1.

Fig. 21. Pollenkörner. Die generative Zelle nimmt oft einen grossen Theil des Kornraumes ein; sie besitzt eine dicke Membran. Die beiden Kerne erscheinen gleich intensiv gefärbt. *ex* Exine, *in* Intine, *gz* generative Zelle, *gk* generativer Kern, *vk* vegetativer Kern. 370 : 1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0077-2

Fig. 22. Das Plasma des Pollenkornes tritt, von der Intine umgeben, in Form eines dicken Schlauches aus. Die Spitze desselben wird von der Vacuole *v* eingenommen. 370 : 1.

Fig. 23. Die beiden Kerne wandern der Pollenschlauchöffnung zu; im entgegengesetzten Ende des Pollenkornes bilden sich Vacuolen. 370 : 1.

Fig. 24. Der vegetative Kern und die generative Zelle treten aus dem Pollenkorne in den Pollenschlauch über. *vk* vegetativer Kern, *gz* generative Zelle, *gk* generativer Kern. 370 : 1.

Fig. 25. Narbenpapillen gegen das Ende der Bestäubung. Die Papillen enthalten einen kleinen Kern, nur noch wenig Protoplasma, dagegen grosse Vacuolen. *np* Narbenpapille, *pk* Pollenkorn. 100 : 1.

Fig. 26. Längsschnitt durch eine Rinne des Hohlraumes im obersten sterilen Theil des Fruchtknotens. Die Epidermiszellen sind zu ein- oder zweizelligen Papillen mit drüsigem Charakter ausgewachsen. Ihr Plasma ist dicht und die Kerne stark färbbar. *pz* Papillen. 100 : 1.

Fig. 27. Querschnitt durch die Placenten an der Verwachsungsstelle zweier Fruchtblätter. Die linke Placenta ist zwischen zwei Samenanlagen getroffen worden; die rechte setzt sich in den Funiculus einer Samenknospe fort. Die Epidermiszellen der Placenten haben wie diejenigen der zwischen ihnen gelegenen Spalte Drüsencharakter. *pl* Placenta, *f* Funiculus, *pz* Papillenzellen, *lb* Leitbündel. 100 : 1.

Fig. 28. Der Pollenschlauch hat mit seinem keulig angeschwollenen Ende die Nucelluszellschicht über dem Scheitel des Embryosackes durchstossen. Die Kerne der Nucelluszellen sind dabei in Stücke zerdrückt worden. Im Innern des Pollenschlauches ist noch der vegetative Kern nebst einem Rest des Protoplasmas wahrzunehmen. Die beiden generativen Kerne sind bereits in den Embryosack hineingedrungen. Der eine hat sich an den Eikern angelegt und nimmt nun ovoide Gestalt an. Der andere wandert im Wandbeleg tiefer in den Embryosack hinein. Um den Eikern hat sich eine deutlich wahrnehmbare Ansammlung von Protoplasma gebildet. Von den Synergidenkernen ist nur noch der eine sichtbar. *psch* Pollenschlauch, *vk* vegetativer Pollenkern, *eik* Eikern, spk_1 Spermakern, *sk* Synergidenkern, spk_2 zweiter Spermakern. 510 : 1.

Tafel VI.

Fig. 29. Scheitelende des Embryosackes. Zwischen den Synergidenkernen und ebenso zwischen diesen und dem Eikern befinden sich mehrere Vacuolen; die Synergidenkerne sind noch gut erhalten. Der obere Polkern liegt unter dem Eikern und wird von diesem theilweise verdeckt. An den Eikern legt sich der eine Spermakern an. *sk* Synergidenkerne, *opk* oberer Polkern, *eik* Eikern, spk_1 Spermakern. 800 : 1.

Fig. 30. Die beiden Polkerne wandern sich an den gegenüber liegenden Seiten des Embryosackes entgegen. Jeder ist von einer dichten Protoplasmaschicht umhüllt. Der obere Polkern ist bereits vom zweiten Spermakern erreicht worden. Dieser ist durch die stärkere Färbung der feinkörnigen Chromatinsubstanz leicht kenntlich. *opk* oberer Polkern, spk_2 zweiter Spermakern, *upk* unterer Polkern. 800 : 1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0078-7

Fig. 31. Der Pollenschlauch hat sich über dem Nucellusscheitel kropfartig verdickt und ist nur mit einem dünnen Kanal zum Embryosack durchgedrungen. Am Scheitel des Embryosackes ist um den mit einem Spermakern sich vereinigenden Eikern eine Protoplasmaansammlung entstanden. Auch die beiden Polkerne und der zweite Spermakern sind in Copulation begriffen. *eik* Eikern, *spk* Spermakern, *sk* Rest eines Synergydenkerns, *opk* oberer Polkern, spk_2 zweiter Spermakern, *upk* unterer Polkern. 510 : 1.

Fig. 32. Zwei weitere Beispiele der Copulation der beiden Polkerne mit dem einen Spermakern. Die Polkerne besitzen immer ein oder zwei ausnehmend grosse Kernkörperchen. In beiden Fällen scheint der Spermakern stark gewachsen zu sein; das Gefüge seiner Chromatinsubstanz ist lockerer geworden. Die eigentliche Verschmelzung der drei Kerne hat noch nicht begonnen. *upk* unterer Polkern, spk_2 zweiter Spermakern. 800 : 1.

Fig. 33. Embryosack nach vollzogener Befruchtung. Er dehnt sich auf Kosten des Nucellusgewebes besonders in die Breite aus. In seinem mittleren Theile vollzieht sich die Verdrängung der Nucelluszellen am raschesten, so dass der Wandbeleg des Embryosackes in dieser Region bald direct auf dem inneren Integument liegt. Im dargestellten Stadium bildet das Protoplasma hauptsächlich noch einen starken centralen Strang, in welchem die beiden aus der Theilung des primären Endospermkerns hervorgegangenen Tochterkerne liegen. Dieselben sind von aussergewöhnlicher Grösse, besitzen mehrere Kernkörperchen und ein deutliches Chromatinfadennetz. Die Scheitelpartie des Embryosackes betheiligt sich nur wenig am Breitenwachsthum. Sie wird vollständig von der grossen Zelle eingenommen, welche sich um den Copulationskern (Verschmelzungsprodukt von Ei- und Spermakern) gebildet hat. *eiz* Eizelle, *ck* Copulationskern, *ek* Endospermkerne. 370 : 1.

Fig. 34. Die Eizelle ist nach vorausgegangener Kerntheilung durch eine schief liegende Wand fast äqual getheilt worden. Beide Zellen enthalten gleiche Mengen Protoplasma und sind in gleichem Maasse entwickelungsfähig. 370 : 1.

Fig. 35. Die basale Zelle des jungen Embryo hat sich bereits getheilt; in der scheitelständigen dagegen ist zwischen den beiden Kernen noch keine Membran gebildet worden. 370 : 1.

Fig. 36—39. Auf einander folgende weitere Entwickelungsstadien des jungen Embryo. Die Zelltheilungen finden schon jetzt ohne bestimmte Theilungsfolge statt. Die entstehenden Zellen wölben sich nach aussen und zum Theil auch gegen einander stark vor. Ihr Plasma ist vacuolig und ihre Kerne haben ein vollständig normales Aussehen. 370 : 1.

Fig. 40. Die erste Theilung der Eizelle ist vollständig äqual durch eine Längswand erfolgt. Die Theilung der beiden Tochterzellen fand hierauf parallel zur Zeichnungsfläche statt. 370 : 1.

Fig. 41. Vorkeimträger aus grossen, stark gewölbten Zellen bestehend. Am Scheitel ist eine Spaltung in fünf Vorkeime erfolgt. 150 : 1.

Tafel VII.

Fig. 42. Vorkeimträger mit vier scheitelständigen Vorkeimen. Die Segmentirung des einen derselben erinnert an die bekannten Figuren der Moosknospe,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0079-6

des Equisetenscheitels, also an mit einer Scheitelzelle wachsende junge Sprosse. 150 : 1.

Fig. 43. Scheitel eines Vorkeimträgers mit zwei über einander liegenden Vorkeimen. Der eine scheint aus zwei vierzelligen Etagen zu bestehen. Der untere ist schon weiter entwickelt; die Theilungen desselben haben wohl in der angegebenen Reihenfolge stattgefunden. An seinem Scheitel wären nun einige etagenförmig gelagerte Zellen gebildet worden. *vkm* Vorkeime. 600 : 1.

Fig. 44. Der Scheitel des ziemlich regelmässig gebauten Vorkeimträgers läuft in einen einzigen Vorkeim aus. Alle Zellen enthalten eine grössere Anzahl Kerne. *vkm* Vorkeim, *fek* freie Endospermkerne. 150 : 1.

Fig. 45. Stark entwickelter Vorkeimträger aus vielen Zellen bestehend, die mehrere Kerne enthalten. Vorkeim durch Quertheilungen eine grössere Anzahl von Scheibenzellen bildend. 110 : 1.

Fig. 46. Der Vorkeimträger hat sich bereits in der Mitte in zwei Theile gespalten, die getrennt wachsen und zwischen sich eine Lücke freilassen. Am Scheitel sind mehrere Vorkeime angelegt worden, von denen sich einer zum Embryo zu entwickeln begonnen hat. Die Kerne einiger Zellen an der Basis des Vorkeimträgers sind in Auflösung begriffen. *vkm* Vorkeime; *emb* Embryo. 130 : 1.

Fig. 47. Scheitel eines Vorkeimes, aus kleinen Zellen bestehend. Plasma dicht; Kerne mit deutlichen Kernkörperchen. 370 : 1.

Fig. 48. Differenzirung des Vorkeimes in Embryokörper und Embryoträger. Der erstere ist kugelig und besteht aus acht Octanten, der letztere aus den niederen Scheibenzellen. *emk* Embryokörper, *emt* Embryoträger. 370 : 1.

Fig. 50. Kugeliger Embryokörper *emk*, aus vielen Zellen bestehend. *emt* Embryoträger. 160 : 1.

Fig. 51. Am Scheitel eines Vorkeimträgers haben sich zwei Vorkeime zu Embryonen zu entwickeln begonnen. Sie sind nur durch einige Zellen mit vacuoligem Protoplasma und grösseren Kernen von einander getrennt. Die Bildung von Embryoträgern ist unterblieben, so dass die Embryokörper direct auf dem Vorkeimträger inserirt sind. 370 : 1.

Tafel VIII.

Fig. 49. Embryo bereits deutlich in Embryokörper *emk* und Embryoträger *emt* differenzirt. Die meisten Zellen des Vorkeimträgers sind vollständig entleert, da ihr Inhalt zum Aufbau des Embryo verbraucht worden ist.

Fig. 52. Uebersichtsbild einer Samenknospe im Längsschnitt. Drei Wochen nach Befruchtung. *aJ* äusseres Integument auf der convexen Seite, etwa aus zehn Zellschichten bestehend. *lb* Leitbündel, den Funiculus durchziehend, *iJ* inneres Integument, an der Mikropyle zwei- bis dreischichtig, an der Insertionsstelle fünf- bis sechsschichtig. *n* Nucellus; sein Gewebe wird durch eine kernlose Schicht des Embryosackes bedeckt und allmählich resorbirt. *es* Embryosack mit freien Endospermkernen, gegen die Chalaza hin ist er schief angeschnitten, *vkt* Vorkeimträger mit drei Vorkeimen. 25 : 1.

Fig. 53. Freie Endospermkerne mit 3—5 Nucleolen und zahlreichen Chromatinkörperchen in schaumigem Protoplasma. 370 : 1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0080-7

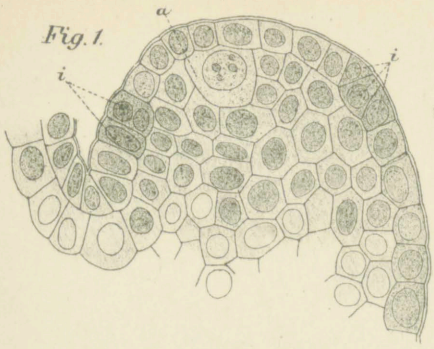
Fig. 54—57. Kerntheilungsstadien aus dem Verlauf der letzten Theilung der freien Endospermkerne. Fig. 54: Die Chromosomen ordnen sich zur Kernplatte, einige liegen vollständig in der Aequatorialebene. Fig. 55 und 56: Die Tochterchromosomen weichen aus einander. Der Raum zwischen den Spindelfasern ist von einer fein zertheilten Substanz erfüllt, welche sich nach und nach von den entstehenden Tochterkernen weg, den Spindelfasern entlang, in die Aequatorialzone der Tonnenfigur hinzieht. Fig. 57: Die Spindelfasern sind in ihrem mittleren Theile durch die Anlagerung der erwähnten Substanz stark verdickt; die Zellplatte ist bereits als scharfe Linie deutlich sichtbar. 510 : 1.

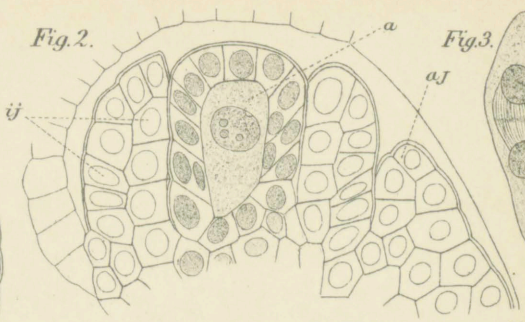
Fig. 58. Zellen der ersten Endospermzellschicht. Bei der Abtheilung des Wandbeleges werden oft mehrere Kerne in dieselbe Zelle eingeschlossen. In den wenigsten Fällen werden sie durch nachträgliche Zelltheilungen noch von einander getrennt. Von einer gemeinsamen Plasmaschicht umgeben, nähern sie sich immer mehr und verschmelzen zu einem grossen Kerne 110 : 1.

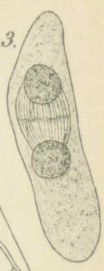
Fig. 59 *a* u. *b*. Endospermzellen des reifen Samens. Durch Anlagerung von Reservecellulose an die Membran wird das Lumen der Zellen stark verkleinert. An einzelnen, wohl von feinen Poren durchzogenen Stellen, findet diese Anlagerung in viel schwächerem Maasse statt, so dass jede Zelle mit den benachbarten durch zahlreiche, nur schwach verdickte Flächen in Verbindung bleibt. Die Endospermzellen enthalten einen kleinen Kern, stark färbbares Protoplasma und zahlreiche Oelkugeln. *m* ursprüngliche Membranen, *zk* Zellkern, *ok* Oelkugeln. Fig. 59 *a*: 110 : 1. Fig 59 *b*: 510 : 1.

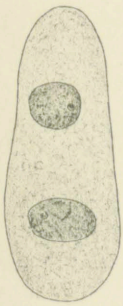
Fig. 60. Reifer Samen. *s* Samenschale aus den Resten des äusseren und inneren Integumentes, *end* Endosperm mit Embryohöhle, *emb* Embryo. 8 : 1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0081-3

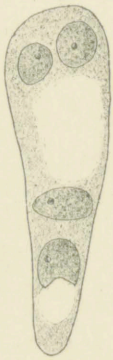


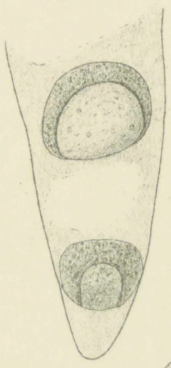




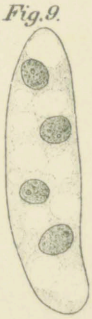


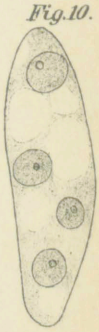


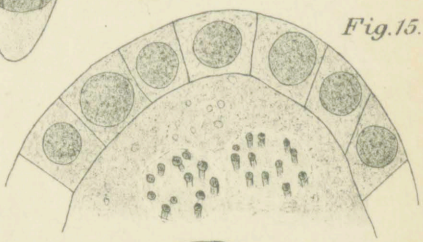




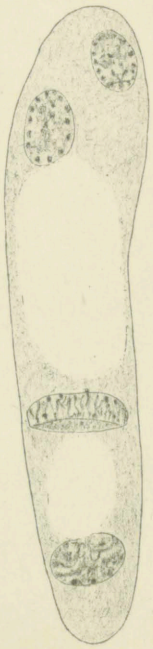




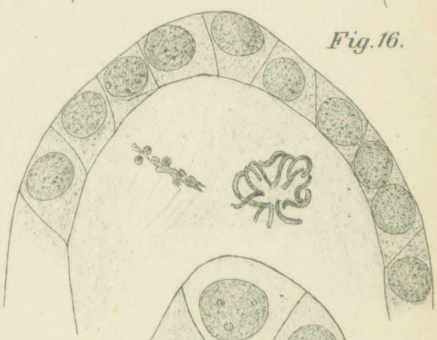


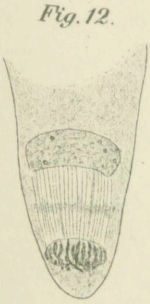


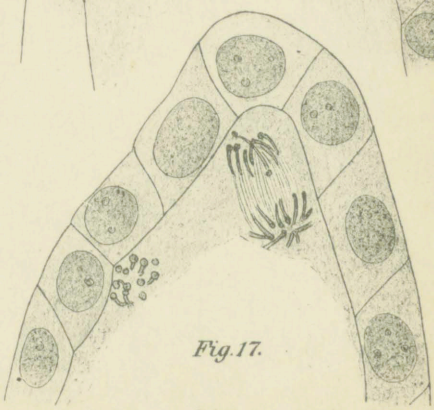








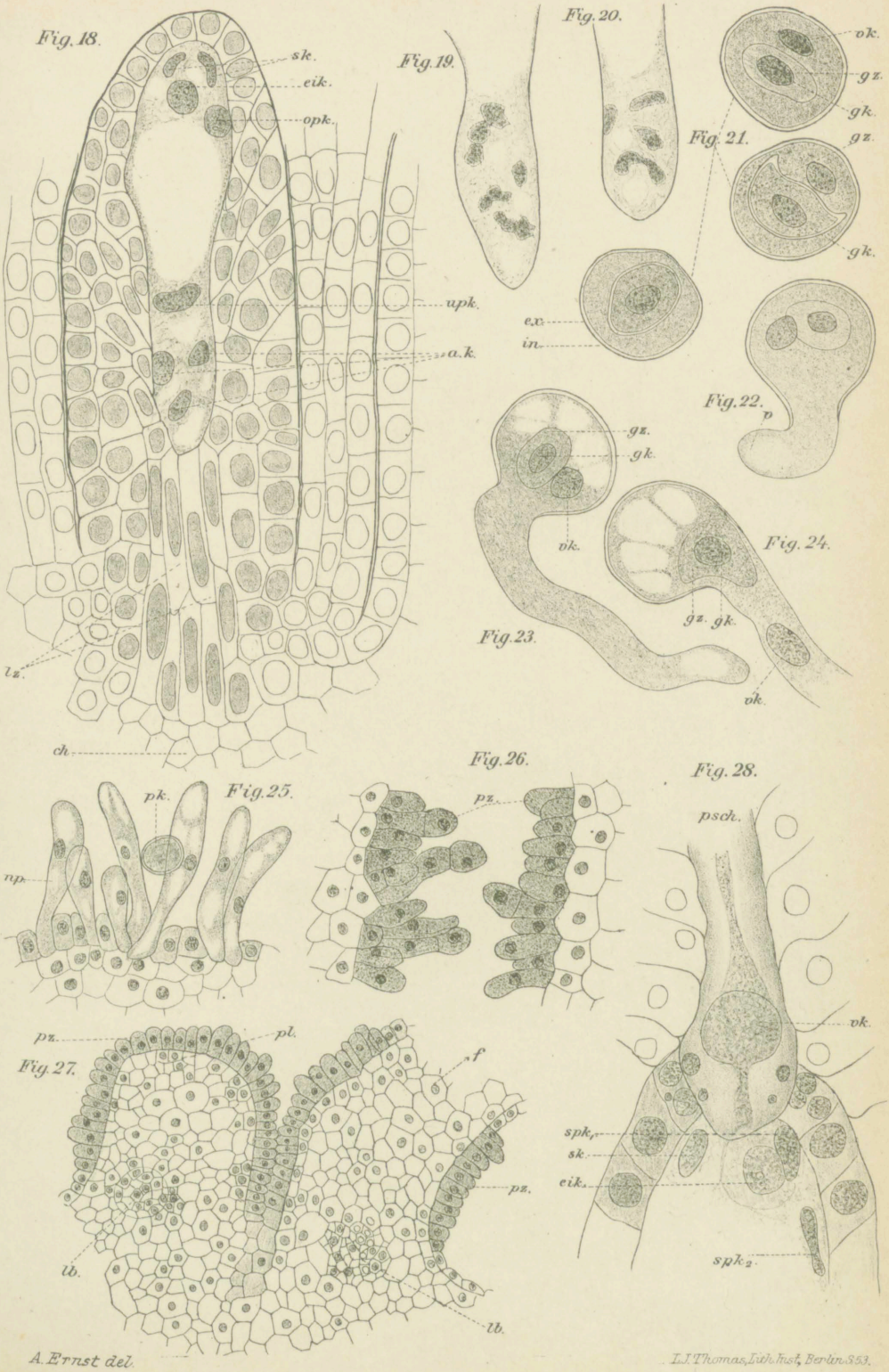


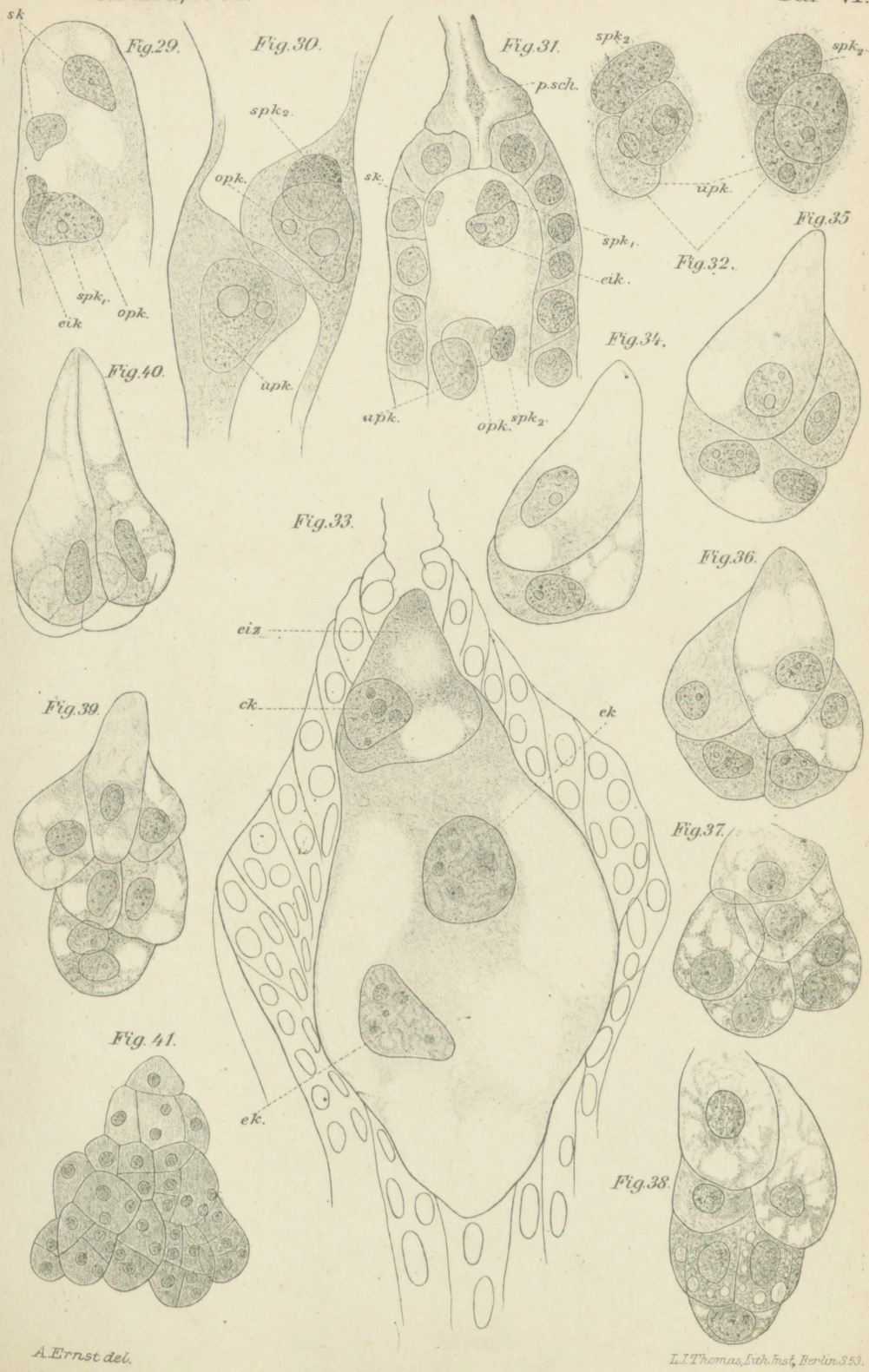


A. Ernst del.

L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin S. 53.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0156-0


Fig. 18.
sk.
eik.
opk.
upk.
a.k.
lz.
ch.
Fig. 19.
Fig. 20.
Fig. 21.
ok.
gz.
gk.
ex.
in.
Fig. 22.
p
Fig. 23.
vk.
Fig. 24.
Fig. 25.
pk.
np.
Fig. 26.
pz.
Fig. 27.
pz.
pl.
f
lb.
Fig. 28.
psch.
spk1.
sk.
eik.
spk2.
A. Ernst del.
L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin S.53.



A. Ernst del.

L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin S 53.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0158-2

Fig. 42.



Fig. 43.

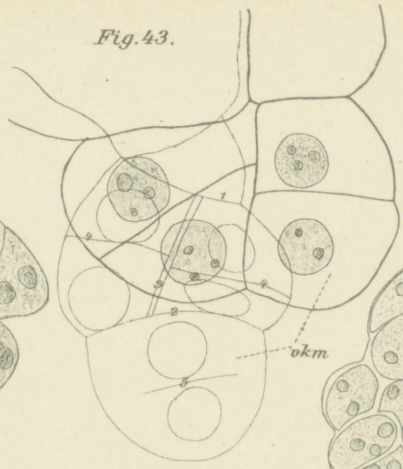


Fig. 45.



Fig. 44.

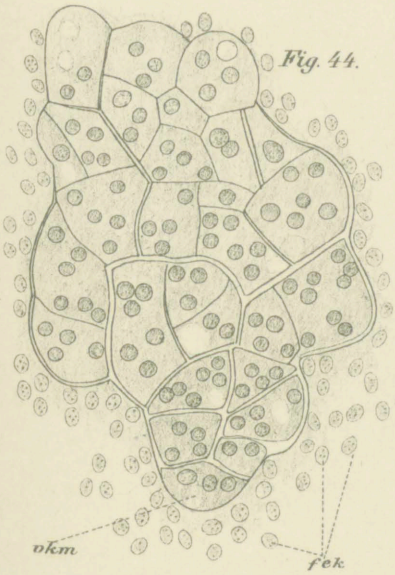


Fig. 46.

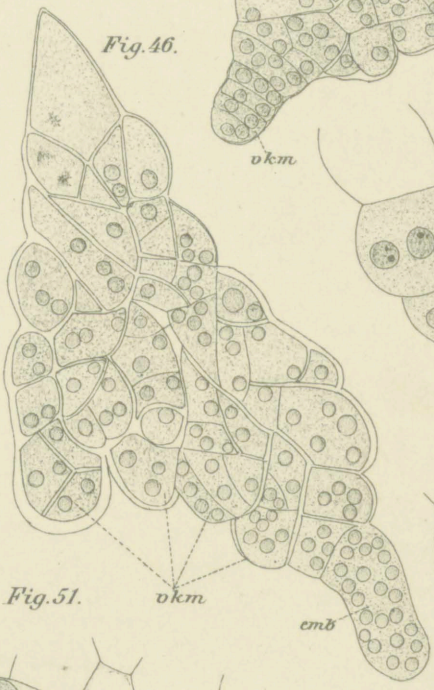
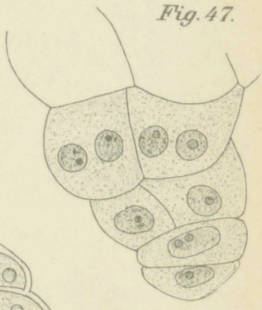


Fig. 47.



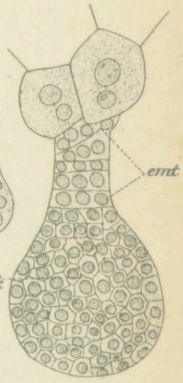


Fig. 48.

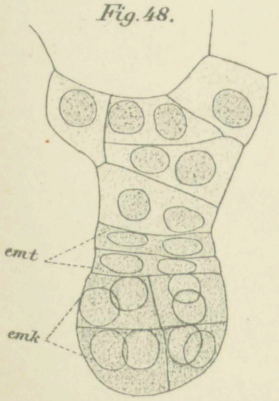


Fig. 51.

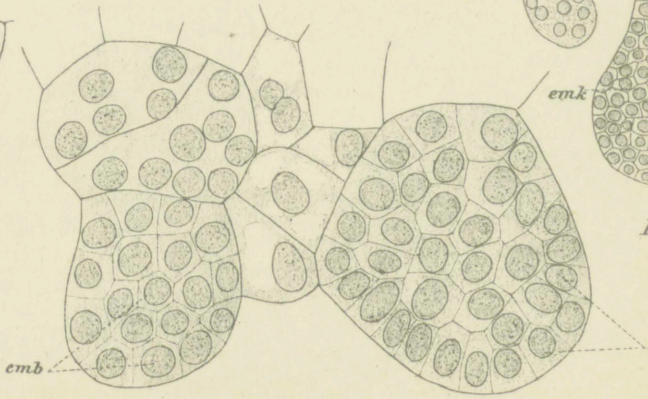
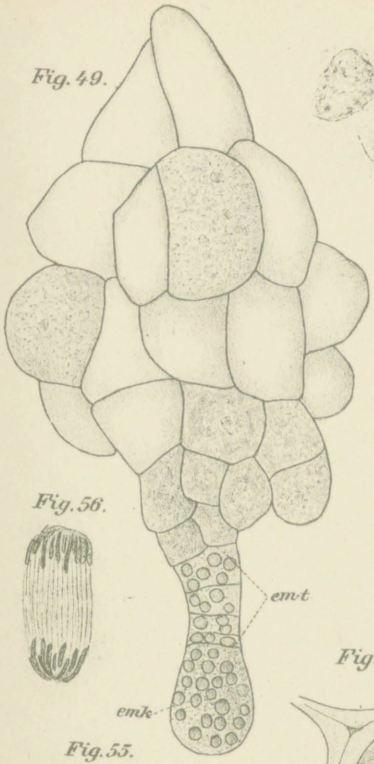


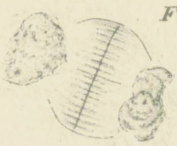
Fig. 50.

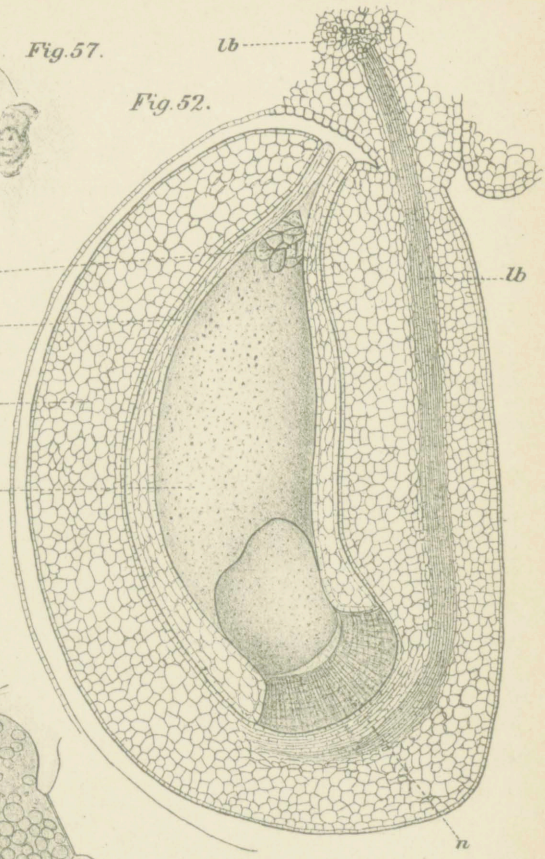
A Ernst del.

L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin S. 53.

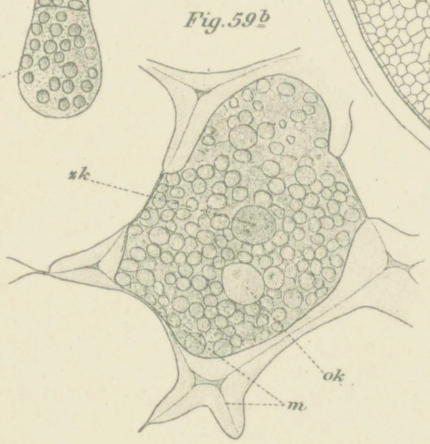
Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0159-0

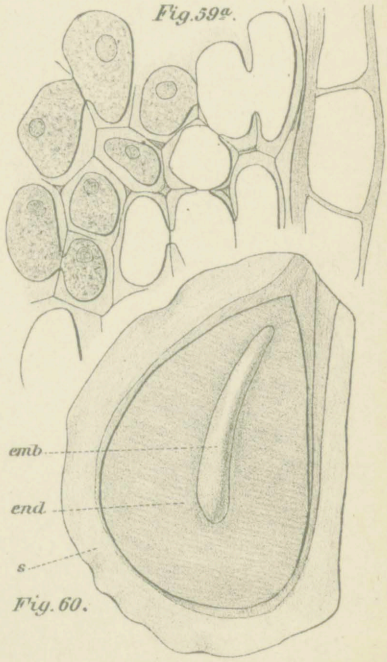


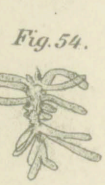


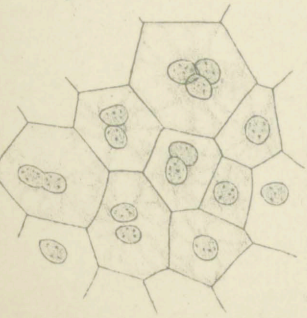


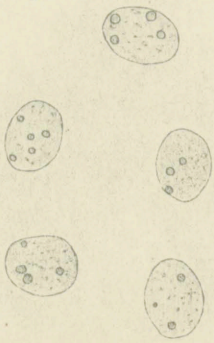












A Ernst del.

L.J. Thomas, Lith. Inst. Berlin S. 53.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05171-0160-1

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: 88

Autor(en)/Author(s): Ernst Alfred

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von Tulipa Gesneriana L. 37-77