Beiträge zur Embryologie von Aconitum Napellus L.

Von

Adolf Osterwalder.

Hiezu Tafel XI—XVI.

I. Entstehung und Keimung der Pollenkörner.

Die Anthere von Aconitum Napellus weicht in ihrer anatomischen Beschaffenheit von dem Bau der gewöhnlichen vierfächrigen Anthere nicht ab. Ihre Epidermiszellen sind in tangentialer Richtung gestreckt, während die darunter liegende fibröse Schicht radial gedehnt ist. Durch das Connectiv zieht sich ein Gefässbündel. Auch die Pollenbildung bietet nichts Aussergewöhnliches dar. Die Tetradenbildung vollzieht sich schon sehr früh, so dass wir in Blüthenknospen, bei denen das Archespor sich bereits herausdifferenzirt hat, meist schon getheilten Pollenmutterzellen begegnen. Sie schreitet von den äusseren Kreisen des Androeceums nach innen, also in centripetaler Richtung vor. Die in nächster Nähe des Gynoeceums stehenden Antheren können Pollenmutterzellen mit Kerntheilungsfiguren enthalten, während bei den peripherisch gelegenen die Pollenmutterzellen bereits in Tetraden zerfallen sind. Zwischen der ersten und zweiten Theilung können wir in den Pollenmutterzellen keine Membran wahrnehmen, somit findet die Bildung der Pollenkörner durch eine simultane Viertheilung statt. Die karyokinetischen Figuren lassen an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig. Es hat Guignard 1891 bei Lilium Martagon festgestellt, dass, während die Urpollenmutterzellen 24 Chromosomen enthalten, die Pollenmutterzellen stets nur 12 Chromosomen aufweisen, indem eine Reduction der Chromosomen stattfindet. Seine Beobachtungen wurden bestätigt durch Dr. Overton, der, unabhängig von Guignard, zu demselben Resultat kam. Seither wurden weitere Untersuchungen über diesen Reductionsvorgang bei anderen Pflanzen von Guignard, Strasburger und Overton angestellt, die alle ergaben, dass die Reduction der Chromosomen bei der ersten Theilung der Pollenmutterzellen stattfindet. Bei Aconitum Napellus fand Dr. Overton die Zahl der Chromosomen in den Pollenmutterzellen gleich 12, in den Urpollenmutterzellen mindestens 20. Was die erste Beobachtung anbetrifft, so bin ich im Falle, sie bestätigen zu können. Urpollenmutterzellen habe ich leider nicht zu Gesicht bekommen.

Der Tetradenzellkern ist ursprünglich in der Mitte der Zelle gelegen; er ist linsenförmig und sehr chromatinreich. Später nimmt

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0258-7

der Kern eine wandständige Stellung ein. Zu der Zeit, da sich der Embryosack durch Verdrängung seiner Schwesterzellen entwickelt und der Eiapparat und die Antipoden in Erscheinung treten, hat sich die Theilung des progamen Zellkerns (im Pollen) in einen generativen und einen vegetativen Kern bereits vollzogen, so dass wir annehmen dürfen, diese Theilung falle ungefähr mit der Archesportheilung zusammen. Wir sehen, dass die Anthere das Ziel ihrer Ausbildung fast erreicht hat, während das Gynoeceum noch um das Doppelte wachsen muss. Die Blüthen von Aconitum Napellus sind bekanntlich proterandrisch.

Der reife Pollenkern hat im optischen Querschnitt die Form eines gleichseitigen Dreiecks mit nach aussen gewölbten Seiten. (Taf. XI Fig. 1). Die gelblich gefärbte cuticularisirte glatte Exine keilt sich gegen die Austrittsöffnungen hin, deren 3 zu zählen sind, zur dünnen Membran aus. Bei mit Hämatoxylin behandelten Pollenkörnern sind der generative und der vegetative Kern nicht unschwer zu unterscheiden. Der erstere nimmt eine centrale Lage ein; er ist spindelförmig und unterscheidet sich von seinem Schwesterkern durch intensive Färbung. Nucleolen sind in demselben nicht wahrzunehmen, er scheint also eine homogene Masse zu bilden. Der vegetative Kern, ebenfalls eine homogene Masse, färbt sich etwas intensiver als das ihn umgebende stärkefreie Protoplasma. Oft hat er eine kahnförmige Gestalt, manchmal ist er auch sichelförmig gekrümmt und umgibt mit zwei Hörnern den generativen Kern, in dessen Nähe er liegt. Die Sichel des vegetativen Kernes kann zur Klammer werden, die in diesem Fall den generativen Kern fast ganz umfasst. (Taf. XI Fig. 3).

Ich stellte auch einige Versuche mit Pollenkulturen in einem hängenden Tropfen von Rohrzuckerlösung (feuchte Kammer) an. Die besten Resultate lieferte eine 20proc. Lösung, der noch Stücke von reifen Griffeln beigefügt wurden. Ohne letztere Zugabe keimen die Pollenschläuche nur schwer. Fixirt und gefärbt wurden die Pollenschläuche nach der Methode, die Dr. Overton in der „Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie und für wissenschaftliche mikroskopische Technik“ Bd. VII 1880, p. 9—16, für mikroskopisch kleine Objecte vorschlägt. Werden die Präparate mit Hämatoxylin etwas überfärbt und nachher zurückgefärbt, so werden sie an Deutlichkeit nur gewinnen. Anfangs geschieht das Austreiben des Pollenschlauches nur langsam. So hat derselbe nach einer Stunde oft kaum die Länge des Pollenkerns erreicht. In der zweiten Stunde ist die Wachsthumsbewegung eine beschleunigtere, so dass wir nach Verlauf von zwei

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0259-5

Stunden Pollenschläuche von achtfacher Länge des Pollenkernes finden. Nach $5^1/_2$ Stunden kann der Schlauch die zwanzigfache Länge des Kernes erreichen. Was den Austritt der beiden Kerne aus dem Pollenkern anbetrifft, so hängt derselbe wesentlich von ihrer gegenseitigen Lage ab. Wir sehen in dem einen Pollenkern, in dem die „Klammer" des vegetativen Kerns gegen den nahen Austrittsporus offen ist, den generativen Kern, der von der „Klammer" umgeben ist, zuerst austreten (Taf. XI Fig. 4). In dem nebenanliegenden Kern aber, wo die „Klammer" des vegetativen Kerns ihren Rücken gegen den Austrittsporus kehrt (Taf. XI Fig. 3), hat der vegetative Kern die Priorität, da der generative Kern unmöglich zuerst austreten kann. Es können auch Fälle vorkommen, wo beide Kerne zugleich in den Schlauch eintreten und den Schlaucheingang versperren, wie es Strasburger z. B. bei Allium gesehen. Man kann gelegentlich auch bemerken, dass der vegetative Kern beim Eintritt in den Pollenschlauch seine Gestalt in dem Sinne verändert, dass die „Sichel" oder die „Klammer" sich weit öffnet (Taf. XI Fig. 5). Der eine Schenkel verlängert sich, so dass der vegetative Kern im Pollenschlauche fadenförmig und gerade ausgezogen ist. Ist der generative Kern im Schlauch voraus, so wird er vom vegetativen Kern überholt. So kommt es dann auch vor, dass die beiden Kerne im Schlauch neben einander zu liegen kommen. In späteren Stadien, wo der Pollenschlauch eine bedeutende Länge erreicht hat, befindet sich der vegetative Kern immer vor dem generativen. Wenn im Pollenkorn nur die Zellkerne bemerkbar waren, so können wir im Schlauche hie und da die generative Zelle deutlich unterscheiden. Sie hat die Gestalt einer Linse (Taf. XI Fig. 7), deren Mitte durch den generativen Kern eingenommen wird. Der Pollenschlauch, der auf seiner ganzen Länge die ursprüngliche Breite beibehält, spitzt sich am vorderen Ende etwas zu. Die Zellulosemembran ist überall gleich dick; eine Zellulosekappe an der Spitze des Schlauches fehlt. Bei längeren Pollenschläuchen begegnen wir von Strecke zu Strecke Zellulosepfropfen, die dazu dienen, den protoplasmahaltigen Theil des Schlauches von der entleerten hintern Partie abzuschliessen. Bei einem Schlauche zählte ich deren 10. Beim Platzen des Pollenschlauches das oft genug vorkommt, nehmen generative und vegetative Kerne kugelrunde Gestalt an. Hat der Schlauch eine gewisse Länge erreicht, so tritt Theilung des generativen Kernes ein (Taf. XI Fig. 10). Typische Kerntheilungsfiguren bei der Theilung des generativen Kerns sind mir nie zu Gesicht gekommen. Wir bemerken wohl zarte

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0260-6

Chromatinfäden, dagegen keine Kernspindel oder eine Kernplatte. Die Bilder erinnern sehr an diejenigen von Paeonia. (Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen Taf. XI Fig. 20 und 21). Sind die beiden Tochterkerne des generativen Kerns in das Ruhestadium getreten, so nehmen wir um dieselben herum wieder die Conturen der Zellen wahr. In einem Präparat fand ich an Stelle der zwei generativen Kerne deren drei. In diesem Fall muss der eine der beiden Tochterkerne nochmals eine Theilung eingegangen sein. Ebenfalls drei generative Kerne beobachtete ich in einer Eizelle zur Zeit der Befruchtung. Zu der Zeit, da sich der generative Kern theilt, können wir den vegetativen Kern oft noch deutlich als ein langes, fadenförmiges Gebilde unterscheiden; oft findet er sich noch als eine dunkel tingirte Wolke in der Nähe seines Schwesterkerns (Taf. XI Fig. 10 und 11).

II. Entwickelung des Embryosackes. Befruchtung.

Die Untersuchungen von Strasburger, A. Fischer, Guignard etc. haben ergeben, dass die Angiospermen in der Embryosackentwickelung verschiedene Wege einschlagen. Während bei den einen, zu denen Lilium Martagon gehört, die Archesporzellen direct zum Embryosack wird, zerfällt sie bei anderen, z. B. Senecio vulgaris, in vier Tochterzellen, von denen die unterste die oberen drei verdrängt und zum Embryosack wird. Diese Entstehungsart soll bei den Monocotylen die grösste Verbreitung besitzen. Bei anderen Pflanzen findet nur einmalige Theilung der Archesporzelle statt, und es entwickelt sich die untere der beiden Tochterzellen zum Embryosack. (Narcissus). In anderen Fällen soll die Archesporzelle zuerst sogenannte Tapetenzellen abtrennen und dann sich mehrmals hinter einander theilen. Eine von den in einer axialen Reihe orientirten Zellen verdrängt die anderen und wird zum Embryosack. (Polygonum divaricatum). Wie verhält es sich nun mit Aconitum Napellus in dieser Hinsicht?

Zu der Zeit, da das innere Integument bereits als ringförmiger Wall sich hervorzuwölben beginnt, hat sich auch schon das Archespor aus dem Haufen indifferenter Zellen, die die junge Anlage des Gynoeceums bilden, herausdifferenzirt (Taf. XI Fig. 12). Es nimmt seinen Ursprung aus der subepidermalen Zellschicht. Wo zwei Zellschichten das Archespor überlagern, dürfen wir annehmen, dass sich die Epidermis bereits in zwei Zelllagen gespalten hat. Wir treffen nämlich auch Schnitte an, in denen die Epidermis über dem Archespor sich schon getheilt hat

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0261-2

während sie an einer anderen Stelle der jungen Anlage noch einschichtig ist. Die in axialer Richtung gestreckte Archesporzelle fällt uns in erster Linie durch ihre Grösse auf. Sie kann basalwärts bis zu dem Niveau reichen, in welchem das innere Integument angelegt wird. Oft verschmälert sich das Archespor nach unten und nimmt keilförmige Gestalt an. Es kann aber auch prismatische Form besitzen. Das Protoplasma besitzt ein homogenes Aussehen und ist gleichmässig in der ganzen Zelle vertheilt. Nach der Tinction zu schliessen, scheint es in dieser Zelle nicht viel reichhaltiger vorhanden zu sein, als in den benachbarten Zellen. Der Kern ist rund bis langrund und kann eine verschiedene Lage in der Zelle einnehmen: in deren oberen Hälfte oder in der Mitte liegen oder mehr der Basis genähert sein. Er unterscheidet sich von den mehr oder weniger langgestreckten Zellkernen der Umgebung durch seine Grösse, insbesondere aber durch seine Struktur. Wenige Nucleolen liegen zwischen den breiten Windungen eines langen, nach den verschiedenen Einstellungen zu schliessen, zusammenhängenden Chromatinfadens. Oft begegnen wir auf unseren Schnitten prächtigen Kerntheilungsfiguren im Nucellusgewebe. Immerhin lässt sich die Zahl der Chromosomen, ihres reichlichen Vorkommens wegen, nicht genau bestimmen. In geringerer Anzahl kommen die Chromosomen bei der Theilung des Archesporkerns vor, wie uns die Kerntheilungsfiguren des Archespors auf den ersten Blick lehren. Wir dürfen annehmen, dass die Reduction der Chromosomen auf Seite des Gynoeceums im Archespor geschieht, in dem morphologischen Aequivalent der Pollenmutterzelle. Bei der Theilung des Archespors zerfällt die Zelle in halber Höhe durch eine perikline, dicke, stark lichtbrechende Wand in zwei Hälften (Taf. XI Fig. 13), die sich ihrerseits nochmals theilen, so dass aus dem Archespor vier Zellen entstehen (Taf. XI Fig. 14). Die oberste Zelle kann durch eine manchmal schief gerichtete Wand nochmals in zwei Tochterzellen zerfallen (Taf. XI Fig. 15 u. 16), so dass man letztere leicht für Tapetenzellen halten könnte; dass sie keine Tapetenzellen sind, dafür spricht ihre Entstehungsweise. Nach Vesque theilt sich das Archespor bei Butomus umbellatus ebenfalls in zwei Tochterzellen, von denen jede sich nochmals theilt. Die oberste der vier Zellen theilt sich aber dann durch eine senkrechte Wand wieder in zwei. Vergleichen wir die diesbezüglichen Figuren von Butomus und diejenigen von Aconitum Napellus mit einander, so wird eine gewisse Aehnlichkeit zwischen ihnen nicht zu verkennen sein. Die Deszendenten des Archespors sind wenig charakteristisch, so dass es oft schwierig ist, ihre Entstehung und Ent-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0262-8

wickelung zu verfolgen. Sie zeichnen sich ebenso wenig wie das Archespor durch reichlichen Protoplasmagehalt aus. Die Gestalt der Zellen, oft auch ihre Kerne, dann die mittlere dicke Zellenmembran, die ohne Zweifel die Scheidewand der ersten beiden Tochterzellen des Archespors darstellt, können uns noch am ehesten als Erkennungszeichen dienen. Namentlich gegen den Scheitel des Nucellus hin wird es oft schwierig, zu unterscheiden, was Epidermis ist, resp. von ihr abstammt, und was aus dem Archespor hervorgegangen ist, da die Epidermis zu dieser Zeit sich oberhalb des Archespors in 2—3 Zellschichten getheilt hat.

Die unterste der vier Deszendenten des Archespors wird zum Embryosack, wie uns Präparate zeigen, in denen von den vier Zellen, mit Ausnahme der untersten, alle in Degeneration begriffen sind. Es kann dieser Degenerationsprocess von unten nach oben fortschreiten; es ist aber auch möglich, dass die oberen Zellen zuerst obliteriren.

Während der Theilung des Archespors tritt auch das äussere Integument deutlich auf als eine Hervorwölbung unterhalb der Ansatzstelle des inneren Integuments (Taf. XI Fig. 13). Nach Strasburger sollen sich die beiden Integumente gleichzeitig entwickeln. Wie Figur 19, XI, aber deutlich zeigt, kann das innere Integument vorhanden sein, ohne dass man von der Anlage des äusseren Integuments eine Spur bemerken kann. Einen charakteristischen Bau besitzt zu der Zeit der Archesporttheilungen das Nucellusgewebe (Taf. XI Fig. 16). Seine Zellen sind in Reihen geordnet, die, mit Sachs zu reden, wie die Strahlen eines Springbrunnens verlaufen. Diese typische Anordnung der Nucelluszellschichten ist ohne Zweifel durch die Zug- und Druckkräfte des wachsenden Archespors oder seiner Abkömmlinge zu stande gekommen. Die Embryosackzelle, nachdem sie jetzt die Stelle der vier Enkelzellen des Archespors einnimmt, ist oben oft noch bedeckt von einem Käppchen lichtbrechender Substanz, den letzten Ueberresten der obersten Zellen. Da sie auch etwas in die Breite gewachsen ist, so sind die Zellen, die sie seitlich begrenzen, plattgedrückt, zum Theil resorbirt worden. Am Scheitel wird der junge Embryosack überdacht von fünf bis sechs Zelllagen, die durch succedane tangentiale Theilungen der Epidermis entstanden sind (Taf. XI Fig. 18). Da sieht man dann oft sehr deutlich, wie ihre Zellwände nach der Längsaxe des Ovulums hin convergiren, nach aussen aber wie die Strahlen eines Springbrunnens verlaufen. So kommt es, dass die Zellen zwischen zwei solchen Strahlen, von aussen nach innen, gegen den Embryosack hin, an Grösse regelmässig abnehmen und die radialen Reihen sich in centripetaler Richtung immer mehr zukeilen. Die beiden Enden der jungen Embryo-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0263-4

sackzelle sind frei von Protoplasma (Taf. XI Fig. 17 u. 18); nur die Mittelzone derselben wird von Plasma und einem Kern occupirt. Der Nucleus ist kugelig, etwas grösser als die Nucelluszellkerne. Er enthält ein Kernkörperchen und ein nicht sehr chromatinhaltiges Kerngerüst. Oft nimmt er eine centrale Lage in der Zelle ein, oft ist er in die Nähe der Seitenwandungen gerückt. Schnitte mit einkernigen Embryosackzellen sind nicht selten, so dass wir annehmen dürfen, das einkernige Stadium dauere längere Zeit an. In diese Periode fällt auch ein intensives Wachsthum des Embryosackes, der, nachdem sich der Embryosackkern getheilt hat, beinahe doppelt so lang und so breit wie im einkernigen Zustand erscheinen kann (Taf. XI Fig. 19). Die beiden Tochterkerne wandern nach der Theilung des Embryosackkerns, ein jeder mit einer Portion Plasma, gegen die beiden Pole des Embryosacks hin und lassen zwischen sich eine grosse Vacuole (Taf. XI Fig. 19). Ein ähnliches Verhalten der beiden Kerne nach der ersten Theilung des Embryosackkerns schildert Strasburger z. B. bei Polygonum divaricatum, Sisyrinchium iridifolium. Auf das zweikernige Stadium folgt eine Verdoppelung der beiden Kerne, sowie ein intensives Wachsthum des Embryosackes, was wir nicht bloss in der Grösse des letzteren, sondern auch aus den zahlreichen benachbarten zerquetschten und in Desorganisation begriffenen Nucelluszellen erkennen können. Insbesondere zeichnet sich die obere Region des Embryosackes durch starke Dehnung aus, so dass schon jetzt die Tendenz des Embryosacks deutlich hervortritt, jene Gestalt anzunehmen, deren Längsschnitt uns zur Zeit der Befruchtung an die Umrisse eines Papierdrachen erinnert. Oben und unten liegen die Schwesterkerne im Embryosack neben einander und es befinden sich, wie uns die Figur zeigt, die beiden Kernpaare so ziemlich senkrecht über einander. Das untere Kernpaar füllt die Plasmabrücke, die den unteren schnabelförmigen Theil überspannt, bis auf ein weniges aus, während das obere Kernpaar die mittlere Partie der oberen Plasmaansammlung einnimmt. Es ist noch zu bemerken, dass die vier Kerne in ihrem Bau von ihren Vorgängern insoweit abweichen, als sie nicht mehr wie diese ein central gelegenes Kernkörperchen bergen, sondern deren mehrere, ferner dass ihr Kerngerüst auch chromatinhaltiger geworden ist. Alle vier Kerne sind von gleicher Grösse. Bis zur folgenden Theilung der beiden Kernpaare ändern die hinteren Kerne ihre gegenseitige Lage in dem Sinne, dass sie in der Richtung der Längsaxe hinter einander zu liegen kommen. Es liegen mir keine Präparate vor, in denen ich nicht nach der erfolgten Theilung der vier Embryo-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0264-0

sackkerne im vorderen Theil des Embryosacks die drei Zellen des Eiapparates, in dessen hinterem Theil die drei Antipodenzellen gefunden, so dass wohl anzunehmen ist, dass mit dem letzten Theilungsschnitt auch eine Differenzirung von Zellen um je drei Kerne in den beiden Enden des Embryosackes verbunden ist (Taf. XII Fig. 20 u. 21). Die Antipodenzellen füllen den schnabelförmigen unteren Theil des Embryosackes vollständig aus, während der Eiapparat das diametral entgegengesetzte Ende des Embryosackes occupirt. Die Kerne der Antipodenzellen, des Eiapparates, sowie die beiden Polkerne, besitzen ein mehr oder weniger central gelegenes Kernkörperchen. Die Antipodenkerne sind immer etwas grösser als die Kerne des Eiapparates; von ihrer Entstehung an werden sie von einem rascheren Wachsthum ergriffen als die Kerne der Eizelle und der beiden Synergiden, wie denn auch ihre Zellen bedeutend rascher wachsen als Eizelle und Gehilfinen, so dass sie letztere schon zur Zeit der Bestäubung um ein Vielfaches an Grösse übertreffen. Nach der Entstehung der beiden Polkerne wandert der eine nach dem andern hin, oder es wandern beide gegen einander. Dabei schwellen sie etwas an. Die Kerngerüste verschmelzen früh mit einander, nicht aber die Nucleolen. Schnitte mit diesem Verschmelzungsstadium der beiden freien Embryosackkerne (Polkerne) (Taf. XII Fig. 20), wo die beiden Kernkörperchen sich noch nicht vereinigt haben, sind häufig, so dass wir nicht im Zweifel sein müssen über die Herkunft des primären Endospermkerns. Die Verschmelzung kann in der Nähe der Antipoden, des Eiapparates oder an der Seitenwandung des Embryosackes stattfinden. Sie ist vollendet, wenn das Ei empfängnissfähig geworden ist (Taf. XII Fig. 23). Der primäre Endospermkern, das Verschmelzungsprodukt der beiden Polkerne, zeichnet sich durch seine Grösse, kugelrunde Gestalt und einen grossen central gelegenen Nucleolus, der sich intensiv färbt, aus. Das Kerngerüst ist chromatinreicher als dasjenige der beiden Komponenten.

Wir sehen also aus der ganzen Darstellung, dass sich Aconitum Napellus, was die Anlage des Embryosackes und die Vorgänge innerhalb desselben bis zur Befruchtung anbetrifft, der Mehrzahl der Phanerogamen, die bis dato Gegenstand der Untersuchung geworden sind, anschliesst. Nachdem wir früher schon einiges mitgetheilt haben über die Entstehung der beiden Integumente, mögen hier noch kurz einige Bemerkungen über den weiteren Entwickelungsgang derselben bis zur Zeit der Befruchtung folgen. Schon zu der Zeit, da der junge Embryosack noch einen einzigen Kern besitzt, ist das innere Integument in seinem Wachsthum so weit fortgeschritten, dass seine Ränder über

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0265-5

dem Nucellus zusammenwachsen, durch vermehrte Zelltheilungen einen Wulst bilden und den Mikropylenhügel darstellen, in dessen Innern der Mikropylengang liegt. Mit Ausnahme jenes Wulstes besteht das innere Integument aus zwei Schichten isodiametrischer Zellen, deren Lumen mehr als zur Hälfte je durch einen grossen, kugelrunden, intensiv gefärbten Zellkern erfüllt ist. Diese Integumentzellkerne unterscheiden sich wesentlich von den meist langgestreckten Nucelluskernen der inneren Nucelluslagen. Die peripherische Schicht des Nucellus, an die sich das innere Integument anlehnt, setzt sich dagegen aus Zellen zusammen, die weit mehr Aehnlichkeit haben mit denjenigen des Integumentes, so dass es oft schwierig ist, auseinanderzuhalten, was Integument und was Nucellus ist. Das äussere Integument ist dem Wachsthum des innern gefolgt bis etwa zur halben Höhe des Mikropylenhügels. Es zählt 4—5 Zellschichten im unteren Theil; nach oben wird es schmaler und besitzt noch 4 oder 3 Zelllagen. Zellen und Kerne stimmen in den wesentlichen Merkmalen mit denen des inneren Integumentes überein. Bis zur Zeit der Befruchtung dehnt sich die obere Partie des Embryosackes hauptsächlich in die Breite aus, so dass diesem Wucherungsprozess immer mehr Nucellusgewebe zum Opfer fällt. Dieses Wachsthum des Embryosackes, sowie dasjenige des Nucellus bewirken, dass die benachbarten inneren Zellen des inneren Integumentes schief gedrückt werden und wie gequetscht erscheinen. Der Druck kann so gross werden, dass das Lumen der oben erwähnten Zellen auf ein Minimum reduzirt wird und die innere Zelllage des inneren Integumentes kaum mehr sichtbar ist.

Zur Zeit der Anthese, die in günstigen Jahren schon mit Ende Juni beginnen kann, ist der Fruchtknoten ca. 1 cm lang. Gewöhnlich befinden sich deren 3 in einer Blüthe; es können aber auch 4 und 5 Fruchtknoten in einer Blüthe vorkommen. So fand ich in der Nähe des Seealpsees ein Exemplar von Aconitum Napellus mit ungefähr 30 Blüthen, von denen $^1/_3$ mit 4 Fruchtknoten versehen war. Die Blüthen sind proterandrisch und werden nur von Hummeln besucht, was schon der alte Konrad Sprengel beobachtete. Bei stundenlanger Beobachtung wird man kein anderes Insekt als Hummeln die Blüthen von Aconitum besuchen und bestäuben sehen. Hermann Müller nennt als A. Napellus besuchende Hummeln folgende Species: Bombus alticola, B. hortorum, B. mastrucatus, B. mendax, B. pratorum und B. terrestris. Auf Bergeshalden, wo A. Napellus oft massenhaft vorkommt, scheinen die Hummeln es nur auf diese Blüthen abgesehen zu haben. Sie lassen andere Blüthen unberührt und fliegen von

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0266-1

einer Aconitumblüthe zur anderen, ohne Zweifel der reichlichen Kost willen, die sie hier in den wohl entwickelten Nektarien finden. Bei Aconitum Lycoctonum kommt es häufig vor, dass Bombus mastrucatus auf illegitime Weise zu den Nektarien gelangt, indem diese Hummel ein Kelchblatt durchbeisst und so den kürzesten Weg nach dem „gedeckten Tisch" einschlägt. Bei längerer Beobachtung war es mir nie geglückt, ähnliches bei Aconitum Napellus zu beobachten. Hermann Müller berichtet dagegen in seinen „Alpenblumen" von Blüthen von Aconitum Napellus, die von Bombus mastrucatus räuberisch überfallen wurden. Wohl sind mir hie und da in der Nähe der Nektarien durchfressene Kelchblätter in die Hände gekommen. Ich möchte aber das Zerstörungswerk hier eher auf Raupen etc. zurückführen; denn sehr häufig, namentlich bei ungünstiger Witterung finden wir im Innern der Blumenkrone Raupen, Ohrwürmer, Ameisen, ja sogar kleine Schnecken. Zur Zeit der Reife ist der Griffeltheil blauviolett gefärbt. Jeder Fruchtknoten enthält ca. 12—22 Samenknospen, die in zwei in einander greifenden Serien längs der Bauchnaht angeordnet und mittelst kurzer Funiculi an den beiden Carpellrändern befestigt sind. Die Anordnung der Samenknospen im Fruchtknoten wird uns namentlich auf Längsschnitten durch das Gynoeceum klar. Auf horizontal geführten Querschnitten erhält man meist nur je eine Samenknospe deutlich. Der Funiculus als freier Stiel ist nur sehr kurz, da er in seiner grössten Ausdehnung mit der Samenknospe verwachsen ist und eine Raphe bildet (Taf. XIII Fig. 47). Zu der Zeit, da der Embryosack noch einkernig ist, durchziehen deutliche Prokambiumstränge mit oft sehr langgestreckten Zellkernen den Funiculus. Zur Zeit der Anthese finden wir an Stelle der Procambiumstränge deutliche Gefässbündel, die unterhalb der Chalaza endigen. Die einzelnen Samenknospen liegen horizontal und sind anatrop. Die Drehung in die anatrope Lage vollzieht sich in der Periode, während welcher aus dem Archespor die junge Embryosackzelle gebildet wird. Die Mikropyle ist gegen die Placenta, also gegen die Bauchnaht, hin gerichtet und wird durch einen unregelmässig gekrümmten Gang gebildet, den die oben zusammengewachsenen Ränder des inneren Integumentes in ihrer Mitte frei lassen. In dem Winkel, den der Funiculus mit dem Carpell bildet, finden wir am Carpell Epidermiszellen, die sich von denen ihrer Nachbarschaft durch ihre Gestalt unterscheiden (Taf. XIII u. XIV Fig. 47 u. 64). Sie sind in radialer Richtung gestreckt, von mässiger Breite, nach aussen leicht rund gebogen, so dass sie mehr oder weniger papillösen Charakter

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0267-7

besitzen. Die benachbarten Epidermiszellen sind in tangentialer Richtung gestreckt, können drei- bis viermal so lang sein und besitzen gerade Aussenwände. Die nach aussen etwas vorgewölbten papillösen Zellen zeichnen sich durch einen bräunlichen Zellinhalt aus. Von ihnen aus wachsen die Pollenschläuche hinüber zu der Mikropyle. Wir haben es hier ohne Zweifel mit dem Leitgewebe für die Pollenschläuche zu thun. Machen wir einen Querschnitt durch den oberen Theil des Gynoeceums, so bemerken wir einen Kanal, der durch das Verwachsen der Carpellränder zu stande kommt. Er wird begrenzt von isodiametrischen, kubischen Zellen, die sich mit Jod intensiv braungelb färben und sich durch reichlichen Plasmagehalt von den darunter liegenden Zellen unterscheiden. Diesen epidermalen Zellen fehlt auch die Stärke, nicht aber den subepidermalen. Die an den Kanal grenzende stark verdickte Cellulosewand der Epidermis wird von einer fein gefältelten dünnen Cuticula bedeckt. An fixirtem Material habe ich bei einigen Querschnitten den erwähnten Kanal mit einer bräunlichen Masse erfüllt gesehen, welche wohl von den Epidermiszellen unter Abhebung der Cuticula ausgeschieden wurde. Bei einzelnen Schnitten kann man auch in der That das Abheben der Cuticula stellenweise beobachten. Schnitte, die wir an einer tieferen Stelle des Gynoeceums machen, zeigen uns, dass nicht mehr der ganze Kanal von den beschriebenen charakteristischen Zellen begrenzt wird. Es localisirt sich das Leitgewebe nach unten immer mehr auf den der Bauchnaht benachbarten Theil. Ich habe dieses Leitgewebe zuerst übersehen; aufgefallen war mir nur, so wunderselten Pollenschläuche in reifen bestäubten Fruchtknoten anzutreffen. Nachdem mich aber Herr Prof. Dodel auf das Gewebe aufmerksam gemacht hatte, fand ich auch in den verschiedenen Präparaten an jener Stelle Pollenschläuche zur Genüge. An einem Schnitt war auch noch die abgehobene Cuticula vorhanden, wie es Taf. XIV Fig. 64 zeigt. In anatomischer Hinsicht erinnert dieses Leitgewebe sehr an dasjenige von Iris sibirica. (Siehe Dodel: „Beiträge zur Kenntniss der Befruchtungserscheinungen bei Iris sibirica“ Taf. XII Fig. 12). Es gleichen diese Leitgewebezellen auch sehr den Epidermiszellen der inneren Septalnektarien, wie sie uns Schniewind in seinen „Beiträgen zur Kenntniss der Septalnektarien“ von einigen Monokotylen, z. B. Polygonatum multiflorum und Ornithogalum pyrenaicum, vor Augen führt. Schniewind sagt von den erwähnten Zellen ebenfalls, dass sie sich durch Dichte ihres Cytoplasmas, sowie durch dessen hellbräunliche Färbung von dem Zellinhalt des umgebenden Parenchyms unterscheiden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0268-3

Auf die Narbe gefallen, treiben die Pollenkörner ihre Schläuche in senkrechter Richtung durch den erwähnten Kanal. Bei den Samenknospen angelangt, machen die Schläuche eine Knickung, um in horizontaler Richtung nach der Mikropyle hinzuwandern, aus der wohl eine den Schlauch anlockende Substanz tritt. Da der Embryosack von ca. fünf Zelllagen des Nucellus überdacht wird, so muss sich der Pollenschlauch vor seiner Ankunft bei der Eizelle auch noch den Weg durch die Kernwarze bahnen. Gehen wir noch zu einer Beschreibung des Nucellus des Embryosackes und seines Inhaltes zur Zeit der Bestäubung über! Die Epidermis des Nucellus, von der wir schon früher gesagt, dass sie sich von den übrigen Nucelluszellen unterscheide, wird durch protoplasmareiche Zellen mit grossen kugeligen bis ovalen Zellkernen, die sich stark färben, charakterisirt. Auch die subepidermale Schicht kann noch protoplasmareich sein und grosse Kerne besitzen; es fehlen ihr aber die regelmässig prismatisch gebauten Zellen der Epidermis, die keine Spur von Druck, der auf sie ausgeübt würde, erkennen lassen. Am Scheitel des Nucellus geht die Epidermis über in die 4—5 Zellschichten, die den Embryosack bedecken. Nach unten lässt sie sich verfolgen bis zur Basis des Nucellus, wo sie in protoplasmaärmere Zellen verschiedenster Gestalt, deren Zellkerne nicht mehr so gross und so intensiv gefärbt sind, übergeht. Diese Basis des Nucellus fällt um so mehr auf, als unter derselben die Chalaza mit einer grossen Anzahl von Kernen in gefärbten Präparaten durch eine schwarze Stelle markirt wird, während nach oben, gegen die Antipoden hin, die Zellen ebenfalls an Plasma zunehmen und stärker tingirt werden. Der Embryosack reicht in seinem Längendurchmesser ungefähr bis zur Hälfte des Nucellus. Vom Scheitel an gegen die Mitte hin verbreitert er sich, um dann chalazawärts in einen Schnabel zu endigen, in dem die Antipoden stecken. (Taf. XII Fig. 23). Der Umriss des Embryosackes ist auch jetzt noch in vielen Schnitten demjenigen eines Papierdrachen nicht unähnlich. In dem Plasma, das sich mit dem Wachsthum des Embryosackes vermehrt hat, liegt, bald in der Mitte, bald gegen den Eiapparat oder die Antipoden hin, der primäre Endospermkern, den wir bereits beschrieben (Taf. XII Fig. 23). Er hängt oft mit dem Wandbeleg des Embryosackes durch Protoplasmaplatten zusammen. Der Eiapparat, der etwas seitlich vom Embryosackscheitel inserirt ist, besteht aus der Eizelle und den beiden Gehilfinen (Taf. XII Fig. 23). Alle drei Zellen enthalten wenig Protoplasma. Die grösste derselben, die Eizelle, wird von den Synergiden bedeckt

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0269-1

und ragt nur mit dem plasmahaltigen vorderen Theil unter den Gehilfinen hervor. In dieser vorderen Plasmapartie liegt auch der Eikern, der sich seit seiner Entstehung nicht wesentlich verändert hat. Die beiden Synergiden sind etwas kürzer als die Eizelle, unterscheiden sich aber weiter von ihr dadurch, dass bei ihnen das Plasma an der basalen Partie sich angesammelt hat. Während bei der Eizelle eine grosse Vacuole in der hinteren Region liegt, befinden sich in den Synergiden die Vacuolen vorn. Wie das Plasma, so liegen auch die Kerne bei den Synergiden hinten. Unterscheidende Merkmale im Bau der Ei- und Synergidenkerne sind nicht vorhanden. Von ungefähr gleicher Grösse, kugelrunder oder ovaler Gestalt, zeigen alle drei im Innern ein rundes Kernkörperchen. In einem meiner Präparate kann man die Beobachtung machen, dass die beiden Synergiden in ihrer Entwickelung Eicharakter angenommen haben. Im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Verhalten der Gehilfinen befindet sich in diesem Fall das Protoplasma mit dem Kern im vorderen Theil der Synergidenzellen, während die Vacuolen nach hinten zu liegen kommen. Da unterscheidet sich die Eizelle nur durch grösseres Volumen und einen etwas grösseren Kern von den Synergiden, welcher Unterschied kein wesentlicher sein kann. Es ist deshalb nicht undenkbar, dass solche eiähnliche Synergiden befruchtet werden können und sich hernach zu Embryonen entwickeln. Zweimal bin ich auch bei meinen Untersuchungen auf Samen gestossen, die Polyembryonie zeigen (Taf. XV Fig. 4 u. 5). In dem einen Fall waren die beiden Embryonen nur wenig zellig; der eine war ein wenig grösser als der andere. In einem anderen Präparat sind die beiden Embryonen vielzellig, jeder mit ca. 150—200 Zellen. Auch da übertrifft der eine den anderen etwas an Grösse. Beide sehen aber so gesund und normal aus, als wären sie aus zwei ebenbürtigen Eiern hervorgegangen. Die Möglichkeit, dass bei Aconitum Napellus die Synergiden nach allen histologischen Regeln Eicharakter annehmen können, sowie die gegenseitige Lage der Embryonen in Fällen von Polyembryonie machen es mehr als wahrscheinlich, dass der eine von ihnen ein Synergidenembryo ist. Aconitum Napellus würde also ebenfalls für die Richtigkeit der Behauptung sprechen, dass die Synergiden nichts anderes sind, als rückgebildete Eizellen resp. rückgebildete Archegonien. Nachdem früher schon im hiesigen Laboratorium für wissenschaftliche Botanik Fälle von Synergidenbefruchtung und von Polyembryonie nachgewiesen worden sind, z. B. bei Iris sibirica, Lilium Martagon, Taraxacum officinale, ferner Polyembryonie bei einigen Mimosen auch

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0270-2

von Guignard beobachtet wurde, wird obenerwähnten Vorkommnissen etwelche Bedeutung nicht abzusprechen sein. Es sei mir noch gestattet, hier auf einen weiteren anormalen Fall im Bau des Eiapparates aufmerksam zu machen. Der betreffende Eiapparat ist leider an der basalen Partie angeschnitten worden. Man sieht aber gleichwohl, dass die Synergiden, insbesondere die eine derselben die Eizelle an Grösse übertreffen. Ihre Kerne dagegen sind kleiner als derjenige der Eizelle. Alle drei Kerne zeigen den charakteristischen Nucleolus. Die grössere der beiden Synergiden besitzt im vorderen Theil eine Vacuole; das Plasma der anderen Synergide ist besonders im hinteren Theil vacuolig, während dasjenige der Eizelle sich mit Hämatoxylin intensiver färbte und reichlicher vorhanden ist als dasjenige in den beiden Gehilfinen. Man könnte annehmen, dass hier die Zellen in Degeneration begriffen seien, vielleicht infolge nicht stattgehabter Befruchtung. (Die benachbarte Samenknospe enthält bereits Endosperm.) Das gesunde Aussehen der Zellen aber, namentlich die scharf umschriebenen Zellkerne mit ebenso deutlich begrenzten Kernkörperchen sprechen gegen die Annahme von Desorganisationserscheinungen. Haben wir es wirklich nicht mit einer pathologischen Erscheinung zu thun, so können wir aus den oben citirten Beobachtungen folgern dass weder Gestalt, noch Grösse der Zellen, noch Lage der Zellkerne als Kriterium für Synergiden und Eizelle dienen können.

III. Embryoentwickelung.

Ist der generative Kern in die Eizelle eingetreten, so ist das Plasma in der letzteren ziemlich gleichmässig vertheilt. Der Eikern schwillt etwas an; das Kerngerüst wird chromatinreicher, während der Nucleolus vacuolig wird. Es war mir leider nicht vergönnt, Stadien der Verschmelzung von Spermakern und Eikern anzutreffen, so dass ich darüber keine weiteren Notizen geben kann. Nach der Befruchtung theilt sich die Eizelle durch eine horizontale Scheidewand in einen zweizelligen Embryo, der nicht viel grösser als die Eizelle ist (Taf. XII Fig. 24). Oft kann man an der Stelle der horizontalen Wand eine schwache Einschnürung bemerken. Die erste Theilung der Eizelle kann eine äquale sein, wenn die beiden Tochterzellen in ihrer Grösse sich nicht unterscheiden. Sie kann aber auch eine inäquale sein, so dass die der Mikropyle benachbarte Basalzelle ihre Schwesterzelle, die oft nur durch ein kleines Segment gebildet wird, an Grösse bedeutend übertrifft. Es kann auch vorkommen, dass die Segmentirung der Eizelle nicht in horizontaler, sondern in mehr

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0271-8

weniger schiefer Richtung stattfindet (Taf. XII Fig. 30 u. 34). Die Theilung kann in solch schiefer Richtung erfolgen, dass man sie eher eine meridionale heissen könnte. In allen Fällen zeichnet sich der zweizellige Embryo durch reichlichen Protoplasmagehalt und durch grosse Kerne aus. Bei horizontaler Theilung können die Kerne, die oft die Gestalt eines Ellipsoids besitzen, in den beiden Schwesterzellen so angeordnet sein, dass ihre Längsaxen der Scheidewand parallel sind. Kernkörperchen finden wir in den Kernen ebenfalls und zwar deren 1—2. Schon beim zweizelligen Embryostadium können die Synergiden verschwunden oder in Degeneration begriffen sein. So fand ich an der Basis eines Embryo, der aus dem zweizelligen in das dreizellige Stadium tritt, nur noch die eine Synergide, die obliterirte (Taf. XII Fig. 25). Das Plasma bildet in der Synergide noch einen Wandbelag, im Innern eine grosse Vacuole frei lassend. An Stelle des centralen Kernkörperchens sind in dem Kern, der seine frühere Lage beibehalten, mehrere getreten. In vielen Fällen wird nun nach der ersten Theilung in der Basalzelle des Embryos eine schiefe Wand gebildet (Taf. XII Fig. 26), die die erste horizontale Wand unter einem Winkel von 40—70° treffen kann und die Basalzelle in zwei ungleiche Stücke theilt, in eine kleinere Zelle, die sektorartig aus dem Embryo geschnitten worden und eine grössere, durch die der Embryo befestigt wird. Namentlich bei dieser Theilung muss uns auffallen, dass hier die sonst gewöhnliche Regel, nach der die Theilzellen, welche gleichzeitig entstehen, einander an Volumen gleich sind und die neu auftretenden Theilungswände rechtwinkelig auf die schon vorhandenen aufgesetzt sind, nicht gelten kann. Es kommt oft vor, dass der junge Embryo nicht genau symmetrisch ist, nach dieser oder jener Seite eine Ausbuchtung zeigt. In dieser Störung der Symmetrie, ferner in der oft nicht horizontalen Lage der ersten Scheidewand könnte man die Ursache für die zweite schiefe Theilung erblicken. Ohne Zweifel wird eine erste schiefe Wand einer zweiten schiefen Wand rufen. Dagegen zeigen uns auch Präparate, dass eine schiefe Theilung eintreten kann bei Embryonen, die symmetrisch sind und deren erste Theilungsmembran horizontal liegt (Taf. XII Fig. 26). Es ist nun aber auch möglich, dass die zweite Theilung zuerst in der äusseren Zelle erfolgt und letztere durch eine senkrechte oder schiefe Wand halbirt wird. Wo die zweite Theilung zuerst erfolgt, ob in der innern oder äusseren Zelle, scheint wesentlich von dem Grössenverhältniss der beiden Schwesterzellen abzuhängen. Bildet die äussere Zelle des zweizelligen Embryos nur ein kleines Segment, so

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0272-4

wird die geräumige Basalzelle zuerst eine Theilung eingehen. Ja, die beiden Tochterzellen der Basalzelle können sich schon weiter getheilt haben (Taf. XII Fig. 29), bevor die äussere Zelle sich einmal segmentirt hat. Ist aber das Grössenverhältniss ein umgekehrtes, d. h. die äussere Zelle grösser als die Basalzelle, so wird sich auch erstere zuerst theilen. Wir können aus dem Vorausgehenden entnehmen, dass der drei- bis fünfzellige Embryo in verschiedenen Modificationen auftreten kann und dass schon in diesen Stadien eine bestimmte Regel in der Segmentirung nicht innegehalten wird; es ist das ein Umstand, der denjenigen Beobachter, der nach einer Gesetzmässigkeit in den ersten Zelltheilungen sucht, nicht wenig aufhält. Ist die primäre Theilungswand schief gerichtet und setzt sich in der äusseren Zelle eine Wand in senkrechter Richtung an dieselbe an, so kann es vorkommen, dass eine Zelle entsteht, die einer Scheitelzelle von Equisetum nicht unähnlich sieht (Taf. XII Fig. 28). Dass es aber keine Scheitelzelle ist und das Wachsthum des Embryos kein solches mit einer Scheitelzelle sein kann, zeigen uns die darauf folgenden Zelltheilungen. Im vierzelligen Embryo können die hintere schiefe Wand und die senkrechte Wand in der halbirten äusseren Zelle sich einander anschliessen, so dass wir den Eindruck bekommen, die beiden Wände bilden eine einzige zusammenhängende Scheidewand, die die primäre Membran schneide. Ist letztere etwas schief, so kommt dadurch eine Xförmige Figur zu stande, die wir noch in vielzelligen Embryonen verfolgen können (Taf. XII Fig. 36 u. 40). Die Lage der primären Theilungswand, sowie diejenige der schiefen Wand lässt sich überhaupt noch eine geraume Zeit während der Entwickelung des Embryos erkennen an den hellen Strichen in den gefärbten Präparaten. Es sei gleich hier bemerkt, dass es schwierig ist, beim Embryo Zellwände zu sehen, da sie oft ausserordentlich zart sind. Man ist desbalb in der Beurtheilung der embryogenetischen Vorgänge manchmal darauf angewiesen, den Verlauf der Zellmembranen aus der gegenseitigen Lage der Zellkerne zu erkennen. Weil ich bemüht war, das mikroskopische Bild möglichst getreu wiederzugeben, so habe ich auch bei einigen Darstellungen von Embryonen keine Membranen eingezeichnet. Doch wird es keine Schwierigkeiten bieten, an Hand der Zeichnungen, die Zelltheilungen bis zu einem gewissen Stadium genau verfolgen zu können. Der kleinere Abschnitt, der durch die schiefe Wand in der Basalzelle abgetrennt wurde, kann sich in der Folge in der Weise theilen, dass die nächste Scheidewand senkrecht auf der primären Scheidewand steht, also in der Zeichenebene liegt. Die

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0273-9

Theilung kann aber auch senkrecht zur Zeichenebene erfolgen. Die grössere Schwesterzelle theilt sich meist in horizontaler Richtung (senkrecht zur Zeichenebene) in zwei gleiche oder ungleiche Theile, von denen der grössere meist mikropylwärts gelegen ist. Wie wir früher schon erwähnt, kann die äussere Zelle zu der Zeit, da die Basalzelle schon in vier Abschnitte zerfallen ist, noch ungetheilt sein. Sie kann aber auch, wenn ihr bei der ersten Theilung der Eizelle ein grosses Stück zugefallen ist, zu dieser Zeit schon vierzellig sein und eine Art Quadrantenstadium bilden (Taf. XII Fig. 34). Die Quadranten können in der Weise entstehen, dass die äussere Zelle durch eine in der Richtung der Zeichenebene liegende meridionale Wand halbirt wird, worauf die beiden Tochterzellen sich nochmals theilen. Embryonen mit dem Octantenstadium habe ich keine bemerkt. In den jüngern Embryonen sind Kerntheilungsfiguren nicht selten anzutreffen (Taf. XII Fig. 25 u. 29). Doch gelingt es nicht, die Chromosomenzahl zu bestimmen. Die Kernspindel tritt deutlich hervor. Im Allgemeinen zeichnen sich die Kerne durch ihre Grösse aus. Sie können, besonders im Knäuelstadium, eine solche Grösse erreichen, dass sie in dieser Hinsicht nicht viel hinter den Endospermkernen zurückstehen.

Die Segmentirung des Embryos ist keine gleichmässig fortschreitende. Das beweist uns z. B. Figur 35. Da liegen grössere Complexe, die noch nicht segmentirt sind, neben kleinen Zellen (Taf. XII Fig. 35). Daher rührt auch die auffallende Ungleichheit der Kerne im gleichen Embryo. Die grössten Kerne im Knäuelstadium erreichen fast Endospermkerngrösse, während die kleinsten ca. viermal kleiner sein können.

Figur 33 stellt einen ganzen Embryo dar, an dem wir keine Spuren von Verletzungen bemerken können. Bei hoher Einstellung sehen wir zwei Kerne (2 u. 3) mit mehreren Kernkörperchen; bei mittlerer Einstellung (4, 5, 6 u. 7) vier Kerne mit je einem Nucleolus und bei tiefer Einstellung noch einen Kern (8) ebenfalls mit einem Nucleolus. Der ganze Embryo wird getragen von der Zelle mit dem Kern 1, der ebenfalls nur ein Kernkörperchen enthält. Wir denken uns die Entwickelung des Embryos aus der Eizelle folgendermassen: Durch eine schiefe, fast meridionale Wand ist die Eizelle in zwei ungleichgrosse Zellen (mit den Kernen 2′ u. 3″) zerfallen. Der grössere Abschnitt mit dem Kern 3″ gab die untere Zelle mit Kern 1 ab. Dann haben sich die beiden Zellen (mit 3′ und 2′) durch eine Wand die in der Bildfläche liegt, in je zwei Tochterzellen (mit Kern 3, 2, 5′, 4′) gehalten. Von den hinteren Zellen (5′ u. 4′) gliedern sich nach oben

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0274-5

die Zellen mit den Kernen 6 und 7 ab). So kommt es, dass der dem Antipoden zugekehrte äussere Theil des Embryos aus zwei ganzen Zellen (auf der uns weggekehrten Seite) und aus den oberen Partien der beiden uns zugekehrten grossen Zellen (mit Kern 2 u. 3) besteht. Es ist zu vermuthen, dass die beiden Kerne 2 und 3 mit ihren kleinen Nucleolen sich auf das Knäuelstadium vorbereiten. Die Kerntheilung würde da wohl zur Folge haben, dass auch auf der uns zugekehrten Seite nach oben zwei Zellen abgegeben würden. Wir hätten dann im apikalen Theil vier Quadranten, deren Entstehungsweise von der gewöhnlichen Quadrantenbildung bedeutend abweichen würde. Die unten gelegene Zelle mit Kern 8 kann durch Längsspaltung der Zelle mit Kern 5 entstehen.

Wir sehen aus den bisherigen Darstellungen, dass es mit Ausnahme jener schiefen Wand, schwer zu sagen ist, wo die ersten Theilwände und in welcher Reihenfolge sie gebildet werden. Der Embryo erlaubt sich schon in den ersten Theilungsvorgängen bedeutende Freiheiten, so dass es unmöglich wird, ein Schema aufzustellen, nach dem die Segmentirung stattfindet. Die Dermatogenabspaltung beginnt ungefähr zu der Zeit, da der Embryo 28—34 Zellen zählt. (Taf. XII Fig. 38), in einem Stadium, wo die erste horizontale und die zweite schiefe Wand sich noch erkennen lassen. Ist die Dermatogenbildung einmal eingeleitet worden, so vermehren sich die Zellen an der Peripherie rasch. Der Embryo nimmt gegen den apikalen Theil hin immer mehr Kugelgestalt an; nach hinten verjüngt er sich regelmässig und endigt in einer Keimträgerzelle (Taf. XII Fig. 43). Im Kugelstadium können wir im optischen Längsschnitt ca. 90 Zellen zählen, die uns durch ihre geringe Differenzirung auffallen. Nur die Epidermis und die zu dieser Zeit auftretende Wurzelhaube, deren Bildung durch tangentiale Spaltung des Dermatogens am basalen Ende des Embryos eingeleitet wird, lassen sich unterscheiden. Innerhalb der Epidermis liegen isodiametrische und langgestreckte Zellen, die mit einander abwechseln. Die Kotyledonen entstehen dadurch, dass der Scheiteltheil des Embryos in seinem Wachsthum so zu sagen still steht, die seitlichen Partien aber weiter wachsen und als kleine Protuberanzen hervortreten. So entsteht am Scheitel zuerst eine sanfte Ausbuchtung, die durch das Heranwachsen der beiden Kotyledonen zur tiefen Spalte wird. Zu der Zeit, da die Kotyledonen sich anlagern, ist die Wurzelhaube durch weitere tangentiale Spaltungen der schon vorhandenen Zelllagen mehrschichtig geworden (Taf. XII Fig. 42). Auch hat sich die innere Differenzirung in Plerom und Periblem vollzogen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0275-1

Ersteres bildet im hypocotylen Glied einen centralen, dunkel tingirten Cylinder, der sich oben in zwei Aeste gabelt, die nach den Kotyledonaranlagen verlaufen. Das Periblem ist in concentrischen Schichten angeordnet. Von der Zeit an, da die Kotyledonen sich anlegen, bis zur Samenreife wächst der Embryo noch um das Doppelte (Taf. XII Fig. 44). Im reifen Embryo hat sich die Differenzirung in die drei Gewebe Dermatogen, Periblem und Plerom sowohl im hypocotylen Glied, wie in den Kotyledonen in schönster Weise vollzogen. Bei tingirten Präparaten fallen uns vor Allem Epidermis und Pleromcylinder durch intensive Färbung auf. Bei ungefärbten Schnitten erscheinen uns diese zwei Gewebe gelblich. Sie zeichnen sich aus durch reichlichen Plasmagehalt, während das Periblem, das sich nur wenig färbt, mit Stärke angefüllt ist. Der Pleromcylinder, aus langgestreckten schmalen Zellen mit langen Zellkernen bestehend, gabelt sich unterhalb der Vegetationsspitze, die durch eine leichte Hervorwölbung zwischen den beiden Kotyledonen markirt wird, in zwei Aeste, die die Kotyledonen durchziehen und bis in die Nähe ihrer Enden zu verfolgen sind. Die Epidermis besteht aus typischen in der Längsrichtung des Embryos gestreckten Epidermiszellen mit grossen runden Zellkernen. Ebenfalls grosse runde Zellkerne, die meist noch ein Kernkörperchen enthalten, weist das Periblem auf, das in concentrischen Schichten angeordnet ist, wie uns deutlich der Querschnitt durch das hypocotyle Glied vor Augen führt (Taf. XIII Fig. 46). Die Kotyledonen können ungefähr den vierten Theil der ganzen Länge des reifen Embryos einnehmen. Auf dem Querschnitt sind sie halbmondförmig gebogen (Taf. XIII Fig. 45) und kehren einander die concave breite Seite zu. Ihr Periblem lässt ebenfalls wie dasjenige des hypocotylen Gliedes mehr oder weniger schichtenweise Anordnung erkennen. Wie schon erwähnt, sind sie von procambialen Strängen durchzogen und unterscheiden sich in dieser Hinsicht von den von Hegelmaier untersuchten Ranunkeln, bei denen es in dem inneren Meristem des Kotyledonengewebes während des Samenzustandes nicht zur Differenzirung von durch Zellenform ausgezeichneten procambialen Strängen kommt. Die Kotyledonen lassen zwischen sich eine breite Spalte frei, die mit Endosperm angefüllt ist, von dem aber ein Theil durch den Keim resorbirt wird. Auffallend ist, dass zwischen den beiden Kotyledonen noch reichlich Endosperm vorhanden ist, während die den Embryo unmittelbar umgebenden Endospermschichten resorbirt worden sind. Die Wurzelhaube besteht aus 4—5 Zellschichten da, wo sie dem Keimträger aufsitzt. Nach den Seiten hin keilt sich

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0276-7

die Wurzelhaube in eine einzige Zelllage aus. Der Embryo wird durch eine Trägerzelle an den Nucelluszellen der Kernwarze, die jetzt cuticularisirt sind, befestigt.

Nach Hanstein können wir in der Entwickelungsgeschichte des Embryos drei Phasen unterscheiden: 1. Bildung einer Zellkugel ohne äussere Differenzirung. 2. Anlage der Kotyledonen. 3. Vergrösserung des Embryos. Es wird nicht schwer sein, auch bei der Entwickelung des Embryos von Aconitum Napellus, wie wir sie geschildert haben, die drei genannten Etappen zu erkennen. Seit Hanstein, dem bekannten Pflanzenembryologen, weiss man auch, dass ein Theil der Dikotylen, für welche Capsella bursa pastoris als Schema gedient, den Keimkörper aus der Endzelle und der sogenannten Hypophyse des dreizelligen Vorkeims aufbauen. Die End- oder Keimzelle soll die Hauptmasse des Embryos liefern, die Hypophyse hingegen den Anschluss des Keimträgers mit der Hauptmasse vermitteln, also die Scheitelgruppen der Keimwurzel, wie auch ihre Haube bilden. Man hat diesen Typus der Embryobildung, dem eine grössere Reihe von dikotylen Familien sich anschliessen, auf welchen man aber im Lauf der Zeit alle anderen dikotylen Pflanzen in ihrer Embryoentwickelung zurückführen wollte, den Kruziferentypus geheissen. Es ist dann das Verdienst Hegelmaier's gewesen, vor Aufstellung eines allgemein giltigen Schemas gewarnt und auf mannigfache Abweichungen vom Kruziferentypus aufmerksam gemacht zu haben. Hegelmaier sagt: „Für die Dikotyledonen ergibt sich aus den Zusammenstellungen schon in den primitiven Vorgängen der embryonalen Architektonik eine Willkürlichkeit, welche es nicht gerechtfertigt sein lässt, auch nur in dieser fundamentalsten Richtung von einem für sie existirenden Schema zu sprechen und für die Monokotyledonen mag wohl das Resultat nicht viel anders ausfallen. Wir wissen kaum mehr, als dass irgend ein Stück des als Vorkeim entstehenden Zellencomplexes (unter Umständen dieser Complex in toto) den Anfang des Keimes bildet etc.“ Die Resultate, die sich aus der Entwickelungsgeschichte des Embryos von Aconitum Napellus ergeben, sprechen zu Gunsten von Hegelmaier's Ansicht. Von einer Hypophyse im Sinne Hanstein's kann bei unserem Embryo keine Rede sein. Erstens vermitteln zwei Zellen im dreizelligen Vorkeim den Anschluss an die sogenannte Keimzelle. Zweitens bilden diese zwei Zellen nicht nur den Abschluss des Embryos auf der Mikropylseite, sondern sie liefern auch, wie vergleichende Untersuchungen ergeben, noch das Material zu einem schönen Theil der hypokotylen Hälfte

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0277-3

und stellen im Vergleich zum ganzen Embryo nicht etwa eine „quantité négligeable" dar. Der Complex des Vorkeims in toto bildet den Anfang des Keimes, während nach Hegelmaier bei den Ranunkeln die erste Anlage des Keimes aus einer Endzelle und der Hypophyse gebildet wird. Auch in den ersten Theilungen in der Haupt- oder Keimzelle schliessen sich die Ranunkeln noch dem Kruziferentypus an. Wir sehen, dass systematisch nahe verwandte Pflanzen in der Embryobildung verschieden verfahren können. Was die Dermatogensonderung anbetrifft, so tritt sie später auf als bei denjenigen Pflanzen, die dem Kruziferentypus angehören, bei denen das Dermatogen nach erfolgter Octantenbildung abgetrennt wird. Sie erfolgt ungefähr zur gleichen Zeit, wie bei den von Hegelmaier untersuchten Ranunkeln. Während aber bei den letzteren zu gleicher Zeit, in der basalen Hemisphäre der Octanten wenigstens, das Plerom markirt wird durch langgestreckte Zellen, verstreicht bei Aconitum Napellus noch eine geraume Zeit bis zur Pleromausscheidung. Der nächste Differenzirungsprocess, der nach der Dermatogenbildung auftritt, beginnt mit der Bildung der Kalyptra. Von jetzt ab verläuft der innere Differenzirungsprocess ziemlich schnell. Die Differenzirung des Keimes verläuft also nicht nach dem Dikotyledonenschema der sogenannten Familienwirthschaft Fleischer's, nach welchem schon in frühen Stadien jeder neu entstandenen Zelle eine bestimmte Aufgabe zugewiesen wird, sondern nach dem für die grosse Mehrzahl der Monokotylen giltigen Schema des sogenannten Genossenschaftwesens von Hanstein, nach welchem zuerst eine grössere Anzahl Zellen gebildet werden, die sich später zu Geweben differenziren.

IV. Entstehung und Entwickelung des Endosperms.

Die Theilung des primären Endospermkerns kann sich vollziehen, bevor die Verschmelzung des Spermakerns mit dem Eikern stattgefunden hat. So treffen wir u. A. in einem Präparat die Spermakerne in der Eizelle; der Eikern ist etwas angeschwollen, zeigt aber deutlich noch den Nucleolus, während der primäre Endospermkern bereits ins Knäuelstadium eingetreten ist. Gewöhnlich trifft man den primären Endospermkern zur Zeit der Theilung in der Nähe der Antipoden an (Taf. XIV Fig. 52). Er ist in eine stark tingirbare Protoplasmawolke gehüllt. Schon die erste Theilung ist von einer typischen Kerntheilungsfigur begleitet. Ich erwähne dies besonders, weil nach Hegelmaier's Untersuchungen über die Morphologie des Dikotylenendosperms es bei Caltha, einem Vertreter aus der gleichen Familie wie

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0278-9

Aconitum Napellus, bei den ersten Theilungen (bis zum achtzelligen Zustand) nicht zur Entstehung typischer Kerntheilungsfiguren kommt. Der grossen Anzahl der Chromosomen wegen ist es unmöglich, dieselben zu zählen. Bevor der Kern sich zur Theilung anschickt, füllt sich das Kerngerüst, das früher sozusagen kein Chromatin enthalten, mit Chromatinkörnchen. Der Nucleolus wird vacuolig. Während der Theilung werden Nucleolen ins umgebende Plasma ausgestossen, eine Erscheinung, die z. B. auch bei den Pollenmutterzellen von Lilium Martagon während ihrer Theilung beobachtet wurde. (Man vergleiche meine Fig. 85 und 86 mit der Fig. 83 in Zimmermann's Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns.) Extranucleäre Nucleolen beobachtete Zimmermann auch während der ersten Theilungsstadien des primären Embryosackkerns von Lilium Martagon, sowie auch im Embryosackbelag von Fritillaria imperialis. Welche Bedeutung hier diesen ausgestossenen Nucleolen des primären Endospermkerns beigemessen werden soll, weiss ich nicht. Es wäre denkbar, dass sie Zerfallsprodukte der Nucleolen im Endospermkern sein würden. Nach der Befruchtung erweitert sich der Embryosack bedeutend. In der oberen Hälfte des Nucellus wird sämmtliches Nucellusgewebe verdrängt mit Ausnahme der Zellen, die die Kernwarze bilden, sowie der äussersten Nucellusschicht, jener Epidermis, von der wir früher schon einiges mitgetheilt haben. Der Embryosack wuchert auch nach unten. Rings um die Zellen herum, die schon frühzeitig cuticularisiren und die Antipoden unterlagern, wächst der Embryosack chalazawärts. Der grösste Theil des Nucellusgewebes wird resorbirt; nur an der Basis des Nucellus, seitlich der Antipodenscheide, die wie ein Postament in den Embryosack hineinragt, erhalten sich noch mehrere Zelllagen. Ihre Zellen sind unter dem Druck des wuchernden Embryosackes in radialer Richtung gestreckt worden. Ist der Wucherungsprocess des Embryosackes beendigt, so nimmt der letztere den grössten Raum des Nucellus ein. Er besitzt dann die Form eines Eies, dessen Spitze mikropylwärts, dessen stumpfer Theil chalazawärts gerichtet ist (Taf. XIV Fig. 53). Die beiden Tochterkerne des primären Endospermkerns enthalten mehrere (bis 7) stabförmige Kernkörperchen und ein schwach gefärbtes Kerngerüst. Ihre Deszendenten zeichnen sich aus durch ihre Grösse und deutliche Struktur. Das Kerngerüst besteht aus deutlich gewundenen Chromatinfäden, zwischen denen bis fünf Nucleolen gelagert sein können. Zu der Zeit, da der Embryo zweizellig ist, hat sich das Plasma mit den Endospermkernen nach den Wandungen des Embryosackes zurückgezogen und bildet einen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0279-7

Wandbelag, der auch die äusseren Wandungen der Antipodenscheide überzieht. Die Endospermkerne, die zu dieser Zeit in der Zahl von 32 vorhanden sein mögen, ragen aus dem Wandbelag als kleine schwarze Hügel, die in gleichen Distanzen von einander entfernt sind, hervor. Die Kerne können an der der Embryosackhöhle zugekehrten inneren Oberfläche des Wandbelages liegen. Es ist sogar möglich, dass der Wandbelag eine Art Ausstülpung in den Embryosack (Taf. XIV Fig. 58) hineintreibt, auf der, wie von einem Stiel getragen, der Endospermkern liegt. Nach meiner Auffassung ist diese Erscheinung als Kunstprodukt zu deuten, als Folge ungleichartiger Contraction des Embryosack-Cytoplasmas und der Endospermkerne. Die einzelnen Kerne haben ellipsoidisch rundliche Gestalt, besitzen mehrere Nucleolen von verschiedener Grösse und Gestalt. Die zahlreichen Chromatinkörnchen des Kerngerüstes verleihen dem Kern ein marmorirtes Aussehen. Das Protoplasma des Wandbelages besitzt eine schaumige Struktur und ist überall gleichmässig vertheilt, so dass wir um die Endospermkerne herum in der Flächenansicht des Belages nicht etwa eine dichtere Ansammlung von Plasma bemerken können. Beim dreizähligen Embryo zählen wir im Endosperm, ungefähr 256 Kerne, um die herum sich jetzt das Plasma mehr oder weniger deutlich in radialen Streifen, die mit einander communiciren, angeordnet hat. Diese radiäre Struktur des Plasmas im Wandbelag und diese sonnenähnlichen Bilder im Endosperm sind auch bei anderen Pflanzen, z. B. Myosurus, Agrimonia, Adonis autumnalis etc., beobachtet worden. Zwischen den Strahlen zweier benachbarter Endospermkerne treten im Stadium mit dem ca. 14zelligen Embryo zarte Zellwandungen auf, bei denen es oft schwierig zu sagen ist, ob wir es nur mit feinen Granulationen oder schon mit einer homogenen Cellulosemembran zu thun haben. Es erfolgt die Bildung des Endosperms in Zellen von fünf- oder sechseckiger Gestalt, so dass die Wand des Embryosackes mit einer einfachen Schicht tafelförmiger Zellen bedeckt ist. Wie bei anderen Pflanzen, so kann es auch hier vorkommen, dass zwei Kerne von einer Zelle eingeschlossen werden, die sich nachträglich wohl noch theilt, da wir in späteren Stadien in den Endospermzellen immer nur einen einzigen Kern antreffen. Es ist noch nachzutragen, dass die Kerntheilungen im noch nicht segmentirten Wandbelag zu gleicher Zeit sich abspielen, und dass es aus diesem Grunde nicht gerade häufig vorkommt, dass man Kerntheilungsfiguren im jungen Endosperm begegnet. Bei den karyokinetischen Figuren ist nur die grosse Zahl der Chromosomen zu bedauern. Im Uebrigen lassen die Bilder an

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0280-8

Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig und es könnten dieselben ohne Zweifel auch zu Kernstudien sich eignen. Die Kerntheilungen schreiten in einer bestimmten Richtung fort. Wir finden die Kerne in der Mikropylgegend noch in Ruhe, während sie an der Chalaza bereits in zwei Tochterkerne zerfallen sind. Zwischen Mikropyle und Chalaza sind dann sämmtliche Stadien der Karyokinese anzutreffen. Ich verweise hier auf das „Botanische Praktikum" von Strasburger Fig. 190. Jenes Bild, das uns den protoplasmatischen Wandbelag aus dem Embryosack von Fritillaria imperialis vor Augen führt, könnte ebensogut den Wandbelag zur Zeit der Theilung aus dem Embryosack von Aconitum Napellus darstellen. Eine bestimmte Richtung, die die Kernspindeln innehalten, herrscht nicht vor. Die einen sind parallel zur Längsaxe des Embryosackes, andere sind quer zur Längsaxe, wieder andere in schiefer Richtung gestellt.

Die Kerne in der segmentirten Erstlingsschicht besitzen ein bis zwei Nucleolen und ein chromatinreiches Kerngerüst. Besitzt der Embryo 20—25 Zellen im optischen Längsschnitt, so hat sich die Erstlingsschicht des Endosperms verdoppelt (Taf. XIV Fig. 57). Nur die Mikropylgegend weist drei Zelllagen auf. Die zwei Schichten des Endosperms unterscheiden sich wesentlich voneinander. Die Zellen der inneren Schicht sind in radialer Richtung gestreckt und bedeutend länger als diejenigen der peripherischen Endospermanlage. Bei dieser letzteren Schicht sind die Kerne in der Mitte der Zelle gelegen, umgeben von Plasma, das nach den Zellwänden hin strahlenförmige Fortsätze schickt. Die Zahl der Kernkörperchen beträgt häufig 2. Bei den Zellen der inneren Schicht lehnen sich die Kerne im Ruhestadium mit 1 oder 2 Nucleolen der Innenwand, d. h. der an die Endospermhöhle grenzenden Membran an. Auch das Protoplasma hat sich grösstentheils auf dieser Seite angesammelt und ist mit den Seitenwänden durch feinere Plasmastränge verbunden. Schickt sich der Kern zur Theilung an, so verlagert er sich von der Wand gegen die Mitte der Zelle hin. Ein ähnliches Verhalten des Zellkerns der inneren Endospermschicht schildert Hegelmaier auch bei Adonis automnalis. Er sagt in seinen „Untersuchungen über die Morphologie des Dikotyledonen-Endosperms" pag. 19: „Eine andere Erscheinung, deren Bedeutung nicht klar und die auch bei anderen Pflanzen sehr verbreitet ist, besteht darin, dass die Kerne der jeweils innersten (an den Rest der Keimsackhöhle grenzenden) Zellen eine Wanderung an die sehr zarte, diese Höhle begrenzende Innenwand der Zellen vornehmen und sich während der zwischen zwei Theilungen fallenden Ruhepausen dieser

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0281-3

Wand anliegend halten, welche alsdann an der betreffenden Stelle oft concav eingezogen wird." Auch letztere Erscheinung, die concave Einbiegung der Zellmembran an der Stelle, wo der Kern liegt, habe ich wiederholt beobachtet. Nach den ausgedehnten wichtigen Untersuchungen von Haberlandt über Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen, deren Publication aus dem Jahre 1887 datirt scheint uns oben geschildertes Verhalten des Zellkerns nicht mehr räthselhaft zu sein. Nach Haberlandt befindet sich der Kern von jungen, sich entwickelnden Pflanzenzellen „meist in grösserer oder geringerer Nähe derjenigen Stelle, an welcher das Wachsthum am lebhaftesten vor sich geht oder am längsten andauert". Da die Endospermzellen der inneren Schicht sich bedeutend strecken und ihnen nur auf der Seite der Endospermhöhle ein freier Raum zu Gebot steht, so ist es sehr wahrscheinlich, dass auch an der diesem Raum benachbarten Stelle das grösste Wachsthum erfolgt, was auch die Lage des Zellkerns erklären würde.

Die Seitenwände der palissadenförmigen Innenzellen des Endosperms sind meist nicht straff gespannt, sondern fein gewellt. Bei den drei Schichten an der Mikropyle haben die beiden äusseren Zelllagen die centrale Lage des Kerns und Protoplasmas mit einander gemein, während die innere Schicht aus Zellen besteht, die länger in radialer Richtung gedehnt sind als die entsprechenden Zellen auf den Seiten des Endospermkörpers. Der Embryo kann Kugelgestalt annehmen, also vielzellig sein, während die basale Hälfte des Endosperms immer noch zweischichtig ist. Nach oben nimmt das Endosperm an Dicke zu, indem zunächst drei Schichten auftreten, die gegen die Mikropyle hin bis auf fünf Schichten anwachsen können. Die Massverhältnisse der einzelnen Schichten zeigen uns deutlich, dass die dritte Schicht durch Theilung der äusseren hervorgegangen ist. Da der Embryosack zur Zeit der Endospermbildung noch ganz bedeutend wächst, was sich auch in der bedeutenden Vergrösserung des Fruchtknotens äussert, so findet nicht nur centripetales Wachsthum der Endospermschichten statt, sondern auch centrifugales resp. interkalares. Wir finden deshalb oft verschiedene Schichten zugleich in Theilung. In diesen Stadien, in denen der Endospermkörper durch centripetales und centrifugales resp. interkalares Wachsthum den Embryosack auszufüllen im Begriffe ist, begegnen wir oft den prächtigsten Kerntheilungsfiguren. Wie bei der von Hegelmaier untersuchten Adonis autumnalis „überspannen auch hier nach dem Auseinanderweichen der Tochterkerne nach den beiden Polen die sehr reich und

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0282-9

kräftig entwickelten Bündel der Verbindungsfäden mitunter gleichzeitig den ganzen Durchmesser der Zellen, so dass die Scheidewand simultan ganz im Bereich des Fadenbündels angelegt werden kann". Hier war ich auch so glücklich, bei einer Kerntheilungsfigur zwei Centrosomen zu bemerken. Die Chromosomen hatten sich getheilt und schickten sich eben an, die Wanderung nach den beiden Polen anzutreten. An dem einen Pol beobachteten wir zwei kugelige stark tingirte Körperchen, die unter dem Miskroskop wie zwei Punkte aussehen. Die beiden Körperchen, von denen ein jedes von einem hellen Hof umgeben ist, liegen nicht auf gleicher Höhe, sondern in einer zur Aequatorialebene der Kernspindel schief gelegenen Ebene. Nach dem Stadium der Kerntheilung zu schliessen, können sich die beiden Centrosomen noch nicht lange vorher gebildet haben. Dass die beiden Körperchen, mit dem sie umgebenden hellen Hof wirklich existiren, davon überzeugten sich auch die Herren Professor Dr. Dodel und Privatdocent Dr. Overton, welche beiden Beobachter die genannten Körper an derselben Stelle vorhanden, jeder unabhängig vom anderen die respektiven Lagen der beiden Centrosomen, resp. Centrosphären deutlich erkennend und in Zeichnungen markirend. Es verdient dies Factum hervorgehoben zu werden, angesichts der Thatsache, dass neuestens die Frage der Centrosomen auf botanischen Gebieten wieder sehr ins Schwanken gerathen und der diesfallsige Centrosomenglaube vorübergehend erschüttert worden ist. Die beiden genannten Körper für Kunstprodukte zu halten, dagegen spricht die zu regelmässige Gestalt der beiden kugeligen Centren, sowie der sie umgebenden kreisförmigen hellen Höfe. Im ferneren passen zu dem betreffenden Stadium der Kerntheilung auch die Lage und die Zahl der Centrosomen, so dass wir kaum darüber im Zweifel sein können, dass wir es hier wirklich mit Centrosomen zu thun haben, wenn wir auch nichts von einer strahlenförmigen Anordnung des Plasmas um dieselben herum bemerken. Der betreffende Schnitt war mit Alkohol absolut fixirt und mit Hämatoxylin gefärbt. Geeignete Fixirungs- sowie Tinktionsmethoden würden in diesen Präparaten ohne Zweifel noch weitere Centrosomen hervortreten lassen. — In einem anderen Endospermkern waren das Rabl'sche Polfeld und die Gegenpolseite sichtbar und konnten wir an demselben die Schlingen der Chromosomen, sowie ihre Richtung deutlich unterscheiden. In den ruhenden Kernen, die sich oft durch ausserordentliche Grösse auszeichnen, namentlich in der Umgebung der Endospermhöhle, bemerken wir deutlich gewundene Chromatinfäden, ein bis zwei Nucleolen, die

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0283-5

lichtbrechende Einschlüsse enthalten. Durch das allseitige centripetale Wachsthum des Endospermparenchyms wird die Endospermhöhle immer kleiner, so dass schliesslich in der Mitte des Samens nur noch eine Spalte frei bleibt, die auf Medianschnitten deutlich zu Tage tritt. Es erfolgen dann noch in den palissadenförmigen Innenzellen, die an die Spalte grenzen, weitere weniger regelmässige Zelltheilungen, so dass die Endospermhöhle geschlossen wird durch unregelmässig gebaute Zellen mit ebenso unregelmässig gestalteten stark tingirbaren Zellkernen. Da die Periklinen und Antiklinen des Endospermparenchyms oft mit einander correspondiren, so tritt bei manchen reifen Samen auf den Querschnitten die concentrische Schichtung deutlich hervor (Taf. XIV Fig. 60). Nur in Schnitten, die durch die zuletzt angefüllte Spalte geführt werden, wird das concentrische Gefüge gegen die Mitte hin undeutlich. Das centripetale und centrifugale resp. interkalare Wachsthum erklären es auch, dass die Zellen von innen nach aussen in radialer Richtung an Länge abnehmen. Wir haben gesehen, dass die freien Endospermkerne alle zugleich in Theilung begriffen waren, und dass auch im Endospermparenchym eine gewisse Zeit lang die Zellen der einzelnen Schichten im gleichen Moment sich theilten. Wir müssen daraus schliessen, dass das Wachsthum des Endosperms kein gleichmässiges, sondern ein stossweises, periodisches ist. Hegelmaier unterscheidet beim Process der Endospermentwickelung folgende Theilvorgänge: 1. Die Bildung der Endospermkerne; 2. die Constituirung der ersten Zellen des Endosperms; 3. den Aufbau eines mehr oder weniger massigen Gewebekörpers aus diesen Anfängen. Auch bei Aconitum Napellus lassen sich die drei genannten Phasen, wie aus der Entwickelungsgeschichte des Endosperms deutlich hervorgeht, genau von einander abgrenzen.

Die reifen Samen enthalten im Endosperm Oel und Proteinstoffe. Namentlich die äussere peripherische Zellschicht des Endosperms enthält auffallend viel Proteinstoffe und erinnert uns an die Kleberschicht der Gramineen. Im ungefärbten Zustand besitzt sie jene gelbliche Farbe, wie wir sie im protoplasmareichen Plerom und in der Epidermis des reifen Embryo beobachtet haben. Die Endospermzellwände werden von H_2SO_4 aufgelöst, färben sich mit $J + H_2SO_4$ nicht blau. Sie scheinen aus einer Art Reservecellulose zu bestehen. Die Zellkerne sind im Vergleich mit denjenigen jüngerer Stadien klein und kugelrund.

Es mögen hier gleich noch einige Bemerkungen folgen über die Vertheilung der Nährstoffe in den Samenknospen in den verschiedenen Entwickelungsstadien. Zur Zeit der Anthese enthalten Carpell, Funi-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0284-1

culus, Raphe und die Integumente, sowie ein Streifen unterhalb der Chalaza Stärke. Sie fehlt hingegen an der Mikropyle, im Nucellus und in der Chalaza. Carpell und äusseres Integument sind sogar, mit Ausnahme der Epidermis, chlorophyllhaltig und assimilationsfähig. Glycose finden wir nur in den nach unten blattartig entwickelten Filamenten, in denen ein reichlicher Cu-Niederschlag entsteht, wenn wir sie mit Fehling'scher Lösung behandeln. Nach der Befruchtung nimmt der Stärkegehalt in den Integumenten sowie unterhalb der Chalaza bedeutend zu. Es tritt auch neben der Stärke Glycose auf. Ist der Same mit Endosperm erfüllt, so zieht sich die Stärke mehr nach den peripherischen Theilen zurück, in den ausserhalb der Raphe gelegenen Theil und im äusseren Integumente nach der Stelle, die das Gefässbündel an der Chalaza seitlich umgibt. Das Obige kurz zusammenfassend, können wir uns dahin ausdrücken, dass Raphentheil und das äussere Integument nach der Befruchtung sich mit Stärke und Glycose anfüllen, als Nährschicht functioniren und ein Depot bilden, aus dem das Endosperm seine Nahrung schöpft, so dass im Depot zur Zeit der Samenreife nur noch wenige Vorräthe verbleiben.

Ich habe auch einen frischen Samen, in dem der Embryo aus ungefähr fünf Zellen bestand, in toto in H_2SO_4 gebracht und die Beobachtung gemacht, dass eine prächtig carminrothe Färbung eintritt, die zuerst in der Gegend der Chalaza beginnt, sich aber nach und nach über den ganzen Samen verbreitet. Am darauffolgenden Tag war die rothe Farbe verschwunden. Nach der neuen Auflage von Strasburger's „Botanischem Praktikum" tritt bei Behandlung von Aconitin mit H_2SO_4 die genannte Färbung ein. Ich bin deshalb geneigt, in dem Alkaloid Aconitin die Ursache für die carminrothe Färbung zu erblicken. Leider besitze ich keine weiteren Daten über die Zeit des ersten Auftretens vom Aconitin; ich kann auch keine näheren Angaben machen über die Localisation des Stoffes. Bei fast reifen Samen finden wir auf Längsschnitten, die mit H_2SO_4 behandelt wurden, dass die äussersten (2—3, an der Mikropyle 5—6) Schichten des Endosperms, unmittelbar nach dem Zufügen von H_2SO_4, sich hellgrün färben, während an der Chalaza die carminrothe Farbe auftritt. Es ist möglich, dass die grüne Färbung von einem Zersetzungsprodukt des Aconitins herrührt.

V. Die Antipoden.

Die gewaltige Entwickelung derselben, sowie ihre Dauerhaftigkeit mögen es rechtfertigen, wenn ich den Antipoden ein besonderes Kapitel widme.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0285-7

Wir haben bereits gesehen, dass die ersten zwei Antipodenkerne in einer Plasmabrücke im unteren Theil des Embryosackes liegen und dass sie sich nach der nächsten Theilung zu Zellen constituiren, die den schnabelförmigen unteren Theil des Embryosackes ausfüllen. Zur gleichen Zeit bilden sich an der Mikropylseite des Embryosackes die Zellen des Eiapparates aus. Während aber letztere bis zur Zeit der Bestäubung sich nur noch wenig vergrössern und verändern, beginnt für die Antipoden eine Periode riesigen Wachsthums, so dass sie aus dem engen unteren Theil des Embryosackes herauswachen, oben sich blasenförmig erweitern, bis zur halben Höhe des Embryosackes reichen können und mit blossem Auge wahrnehmbar sind. Ausnahmslos betrug die Zahl der Antipoden 3. Da alle drei Antipoden oben sich blasenförmig erweitern, so bemerkt man oft, dass sie sich gegenseitig abplatten und wie aneinandergewachsen erscheinen (Taf. XV Fig. 3). Die Ursache des gewaltigen Wachsthums der Antipoden liegt ohne Zweifel in der Resorption des umliegenden Nucellusgewebes. Zur Zeit der Entstehung der Antipoden ist der Embryosack oben breiter als unten. Später erweitert er sich unten auf Kosten des umliegenden Nucellusgewebes. Man kann nun die Beobachtung machen, dass in Präparaten, in denen die Resorption der Nucelluszellen unten noch nicht weit fortgeschritten ist, die Antipoden noch nicht durch ihre Grösse imponiren, dass aber umgekehrt da, wo der Embryosack unten breiter als oben ist, sich bei den Antipoden ein Stiel und eine schön entwickelte Blase unterscheiden lassen. Es geht daraus hervor, dass die resorbirten Nucelluszellen als Nährstoffe für die Antipoden dienen. Zur Zeit der Bestäubung fällt uns der reichliche Plasmagehalt der Antipoden in dem Stiel wie im Blasentheil auf. In dem letzteren wird das Plasma gegen den oberen Theil der deutlich unterscheidbaren Membran hin vacuolig. Das Plasma durchzieht hier in feinen Strängen den Blasenraum. Die Antipodenkerne halten mit dem Wachsthum der Zellen Schritt. Zur Zeit ihrer Entstehung schliessen sie jene charakteristischen, central gelegenen Kernkörperchen ein. Die Kerne schwellen dann immer mehr an; die Nucleolen werden undeutlich, während das Kerngerüst chromatinreicher wird. Wir können aber keine bestimmte Anordnung des Chromatins erkennen, sondern bemerken nur grössere und kleinere Klumpen chromatinreicher Substanz. Durch ihre Grösse sowohl, als auch durch ihre Struktur unterscheiden sich die Antipodenkerne von allen anderen Kernen. Oft kann man an den Kernen deutlich eine Kernmembran unterscheiden, besonders dann, wenn die Chromatinballen gegen das Kerncentrum

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0286-3

hin gelegen sind. In einem Präparat war die Kernmenbran zerrissen und als solche deutlich sichtbar. Wie gewaltige Dimensionen die Antipoden annehmen können, beweist uns Fig. 2 Taf. XV.[1]) Obwohl der Embryosack bis auf den Grund des Nucellus gewachsen ist, so reichen hier die Antipoden doch über die basale Hälfte des Embryosackes hinaus. Auch in der Gestalt unterscheiden sie sich von der Mehrzahl der Antipoden, da sie nach oben in eine Spitze ausgezogen sind und so einer Gurke en miniature nicht unähnlich sehen. Das Protoplasma besitzt ein schaumiges Aussehen und ist vacuolig. In der langen grösseren Antipodenzelle liegt unmittelbar unter dem Kern eine grosse Vacuole. Die Zellkerne sind mehr oder weniger in der Mitte der Zellen gelegen. An frischem Material fallen uns bei den Antipoden vor allem die zahlreichen kugeligen Vacuolen auf. Bringen wir frische Antipoden in Wasser, so platzen sie sehr oft schon in wenigen Minuten. Die grossen und kleinen Vacuolen treten aus und behalten ihre Kugelgestalt bei. Die Mikrosomen sind in lebhafter Brown'scher Molekularbewegung. Werden frische Antipoden in wasserhaltigen Alkohol gebracht, so sehen wir das Plasma sich langsam von den Wandungen zurückziehen. Die Zellmembranen werden deutlich sichtbar. Wie die Reaction ergibt, bestehen sie aus Cellulose. Westermaier berichtet in seiner Arbeit: „Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden" von einer geplatzten Antipodenzelle von Aconitum Napellus, bei der er spiralige Aufrollung der Zellmembran beobachtet haben will. So viele Antipoden auch zum Platzen kamen, so konnte ich doch nie etwas Aehnliches bemerken. Der Inhalt der Antipoden besteht aus Plasma. Mit Fehling'scher Lösung färbt er sich schön violett. Stoffe, wie Stärke, Zucker, Gerbstoff, gelang es mir nie, nachzuweisen. Schon zur Zeit der Entstehung der Antipoden fällt uns die braune Färbung der Nucelluszellmembranen rings um die Antipoden herum auf; sie rührt von der Cuticularisirung der Zellwände her. So kommt es dann, dass diese cutinisirten Zellmembranen dem Wucherungsprocess des Embryosackes nicht zum Opfer fallen und jene Stelle um die Antipoden herum in dem Masse, wie das übrige Nucellusgewebe verschwindet, immer deutlicher hervor-

---

1) Die Figuren von Tafel XV sind nach den Originalpräparaten von Herrn Professor A. Dodel hergestellt und dem Verfasser dieser Abhandlung zu Illustrationszwecken überlassen worden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0287-9

tritt. Beim ausgebildeten Embryosack ragen diese cuticularisirten Zellen wie ein Postament in das Innere desselben und umhüllen die eigentliche Basis des Embryosackes, jenen schnabelförmig verengerten Theil, in dem die Antipodenstiele stecken. Sie bilden so eine Art Trichter, aus dem die Antipodenblasen hervorragen oder eine Scheide für die Antipodenstiele. Westermaier, der ebenfalls die Antipoden von Aconitum Napellus untersuchte, bemerkt in der obcitirten Arbeit nichts über die Cuticularisirung der Zellmembranen des Antipodentrichters oder des Postamentes. Er spricht nur von Zellenmembranen des Postamentes, die „eigenthümlich schwärzlich aussehen". Im ferneren spricht er nur bei Crocus vernus davon, dass die Antipodenstiele in eine trichterartige Vertiefung eingesenkt sind, während er bei Aconitum Napellus nichts Aehnliches erwähnt, sondern nur sagt, dass die Antipoden auf einem Postament wahrzunehmen seien. Es scheint, dass Westermaier der genaue Sachverhalt entgangen ist. Die inneren Zellen des Antipodentrichters weisen stark tingirbare Kerne auf, während die äusseren, die dem Embryosack benachbarten Zellen zerrissen und leer sind. In der nach unten fortgesetzt gedachten Verlängerung der Antipodenstiele sollen nach Westermaier bei Aconitum Lycoctonum Zellen liegen, welche in derselben Richtung gestreckt sind und die Westermaier für Zuleitungszellen hält. Bei Aconitum Napellus finden wir am Antipodentrichter keine auffallend in der Längsrichtung des Embryosackes gestreckten Zellen. Ebenso konnte ich oberhalb der Chalaza und seitlich des Antipodentrichters keine feinkörnige Stärke nachweisen, wie sie an genannten Stellen nach Westermaier bei Aconitum Lycoctonum vorkommen soll, obwohl bei beiden genannten Species die transitorische Stärke im Grossen und Ganzen auf die gleichen Stellen localisirt ist. Westermaier fiel auch bei Aconitum Lycoctonum in dem unterhalb der Chalaza gelegenen Stärkestreifen bei der Jodreaction die röthliche Färbung auf. Auch bei Aconitum Napellus finden wir an der betreffenden Stelle bei Jodbehandlung die röthliche Farbe, die ich hier auf das noch neben der Stärke vorfindende Plasma zurückführen möchte. In einer Antipode befand sich der Kern zur Zeit der Befruchtung im Knäuelstadium. Die Chromatinfäden zeichnen sich durch ausserordentliche Dicke aus und erinnern in dieser Hinsicht sehr an den dicken Kernfaden einer Speicheldrüsenzelle von Chironomus. (Siehe Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Fig. 27.) Getheilte Kerne in den Antipoden, wie sie Westermaier bei Aconitum Lycoctonum und A. Fischer bei Delphinium, deren

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0288-5

Antipoden sich durch bedeutendes Theilungsvermögen auszeichnen sollen, beobachtet haben, habe ich nie wahrgenommen.

Da der ganze Antipodentrichter aussen vom Embryosack überzogen ist, so sehen wir auch bei Beginn der Endospermbildung den Hügel mit einem protoplasmatischen Wandbelag, dem Endospermkerne eingelagert sind, bedeckt. Vermehren sich die Schichten des Endosperms auf 4—6, so wird die Antipodenscheide ganz vom Endosperm umhüllt, während die Blasen, in ihrer Form unbehelligt, in die freie Endospermhöhle hineinragen. Ist hingegen die Endospermbildung so weit fortgeschritten, dass auch die Antipoden eingeschlossen werden, so nehmen letztere eine länglich ovale Gestalt an. Dass sie sich in der Längsrichtung strecken, ist ohne Zweifel auf den seitlichen Druck, den das Endosperm ausübt, zurückzuführen. Schon, bevor die Endospermhöhle ganz geschlossen ist, können die Antipoden degeneriren. Die früher so straff gespannten Blasen sinken zusammen; das Plasma wird körnig und der Kern besteht aus formlosen Chromatinfetzen. In Samen, in denen die Kotyledonen des Embryo bereits angelegt sind und dieselben ungefähr ein Drittel ihrer späteren Länge erreicht haben, liegen die Antipoden als formlose Masse, die zum grössten Theil aus chromatinhaltigen Fetzen besteht, auf dem Postament. Die Gegenfüsslerinen können aber auch länger andauern und erst kurz vor der Reife obliteriren. In einem Falle, wo das Endospermgewebe die Antipoden bereits umgab, fand Westermaier bei Aconitum Lycoctonum den Inhalt einer der Zellen erschöpft. Er bemerkt dazu: „Ich lasse es unentschieden, ob die „Antipoden" bei dieser Pflanze nicht schliesslich sich als physiologisch gleichwerthige Elemente dem Endosperm einverleiben." Nachdem wir nun aber bei Aconitum Napellus gesehen, wie die Antipoden in Endosperm reichen Samen allmählich zu degeneriren beginnen, an Stelle der früher so voluminösen Antipoden nur noch kleinere Fetzen von Chromatinsubstanz treten, da also von einer Einverleibung der Antipoden in das Endosperm als physiologisch gleichwerthige Elemente keine Rede sein kann, so wird man wohl auf Grund der im Wesentlichen mit einander übereinstimmenden anatomischen Beschaffenheit der Samenknospen der beiden genannten Aconitumarten zu dem Analogieschluss berechtigt sein, dass auch bei Aconitum Lycoctonum keine Einverleibung von Antipodenzellen als physiologisch gleichwerthige Elemente im Endosperm stattfindet.

Von ihrer Entstehung an bis zu ihrer Degeneration behalten die Gegenfüsslerinen ihre dem Eiapparat diametral gegenüberliegende

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0289-3

Stelle bei, so dass bei Aconitum Napellus der Name „Antipode" seine volle Berechtigung hat.

Nachdem wir die Entwickelung der Antipoden, sowie ihre Anatomie besprochen, wollen wir noch kurz die Frage über die Bedeutung und Function der Antipoden berühren. Während der alte Hofmeister anfänglich glaubte, dass die Antipoden die Nahrungsstoffe für den werdenden Embryo zu verarbeiten hätten und bei der Bildung des Endosperms keine Rolle spielen würden, sprach er ihnen später diese Eigenschaft ab. Strasburger erblickt in den Antipoden modificirte Endospermzellen.

Vesque schreibt: „Au point de vue physiologique il faut lui (appareil antipode) refuser toute espèce de fonction." Westermaier erblickt in den auffallend entwickelten Antipoden bei einer Anzahl von Angiospermen anatomisch-physiologische Apparate, lässt aber dabei noch unentschieden, ob sie mehr im Dienste der Ernährung stehen, also eine chemische Function erfüllen oder eine andere Arbeit im Interesse des Embryos, resp. des Endosperms, leisten. Bei einer anderen Gruppe von Phanerogamen erblickt er in den Antipoden das Erstlingsendosperm. (Zea.) Das Verhalten und die anatomische Beschaffenheit der Antipoden bei Aconitum Napellus, ferner die anatomische Beschaffenheit der Samenknospen sprechen sehr dafür, dass bei unserer Pflanze die Gegenfüsslerinen eine ernährungsphysiologische Rolle spielen. Wir werden in einem letzten Kapitel sehen, wie sich schon frühzeitig um den Nucellus herum eine Cuticula bildet, mit Ausnahme jener Stelle, die direkt unter den Antipoden und oberhalb der Chalaza liegt. Wir wissen, dass das Endosperm von der Chalaza her ernährt werden muss. Der Nährstrom muss also entweder durch die Antipoden, oder durch die an der Basis des Nucellus noch übrig gebliebenen Nucelluszellen oder durch beide zugleich gehen. Nun wissen wir ferner aus früherem, dass die unteren Nucellusschichten durch den wachsenden Embryosack und das wachsende Endosperm zusammengedrückt werden, so, dass ihre Zellen quer zur Richtung des Nährstromes gestellt sind. Es scheint mir deshalb schon aus diesem Grunde unwahrscheinlich, dass alle Nährflüssigkeit durch diese quergestellten Zellen des Nucellus diffundirt. Dagegen ist mehr als wahrscheinlich, dass wenigstens ein Theil der Nährflüssigkeit durch die Antipoden, deren Stiele in dem Trichter in bedeutende Tiefe hinabreichen, aufgenommen wird, und dass dann die Antipoden denselben, entweder verändert oder unverändert, an den Inhalt des Embryosackes abgeben und so eine Art Drüsenfunction übernehmen. Der anatomische

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0290-6

Bau der Antipoden stimmt auch sehr mit demjenigen von Drüsenzellen überein. In der Mehrzahl der Fälle zeichnen sich die Sekretzellen durch stark entwickelte Plasmakörper und relativ grosse Zellkerne aus. (Vergleiche: Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie 1896. X. Abschnitt: Die Sekretionsorgane.) Wir haben früher schon erwähnt, dass da, wo Chromatinfäden sichtbar werden in den Antipoden (wie z. B. im Knäuelstadium) die Kernfäden denjenigen aus den Speicheldrüsenzellen von Chironomus in ihrer Dicke auffallend ähnlich sind. In seiner Arbeit: „Beiträge zur Kenntniss der Septalnektarien" studirte Schniewind auch das in verschiedenen Altersstadien verschiedenartige Verhalten des Zellinhaltes, besonders dasjenige der Zellkerne und ihrer Nucleolen bei den Septalnektarien und legte seine Beobachtungen in einigen colorirten Tafeln nieder. Es fallen uns bei diesen Darstellungen einige Figuren auf, die uns an die Antipoden von Aconitum Napellus erinnern, z. B. Taf. VII Fig. 120 a und b. Es sind Zellkerne aus den Epidermiszellen und einigen subepidermalen Zellreihen des Septalnektariums von Pancratium speciosum L. Ueber das Verhalten des Zellinhaltes dieser Epidermiszellen zu verschiedenen Zeiten schreibt Schniewind: Junge Knospe von Pancratium: „Zellkerne rund oval, unregelmässig gebogen und eingeschnürt. Ausserordentlich chromatinreich. Chromatinkörner gross, rund, oft compacte Massen bildend und die Nucleolen verdeckend. Nur ein Nucleolus in jedem Kern. Cytoplasma vacuolig." Als die Sekretion bei Pancratium ihren Höhepunkt erreicht hatte, fand Schniewind: „Zellkerne rund oder oval. Besonders in den tiefer gelegenen Zellschichten erreichen die Kerne und Nucleolen eine ungeheure Grösse. Chromatin zu einem Netzwerk geordnet, dessen Lamellen, zum Theil stark verdickt, zum Theil dünn sind." Am Ende der Sekretion waren die Zellkerne unverändert. Es erinnert auch Fig. 115 Taf. VII sehr an unsere Antipoden. Sie stellt eine Epidermiszelle aus dem Septalnektarium von Clivia miniata Benth. dar, als sie die Höhe der Sekretion erreichte. Auch da fallen uns die grossen chromatinreichen Kerne auf, ferner das vacuolige Plasma.

Wir sehen, dass nicht nur die Lage der Antipoden, der anatomische Bau der basalen Partie des Nucellus, sondern auch das anatomische Verhalten der Antipoden sehr dafür spricht, dass letztere bei Aconitum Napellus eine ernährungsphysiologische Rolle übernommen haben.

VI. Integumente.

Nach der Befruchtung wird das innere Integument durch den wachsenden Nucellus stark zusammengedrückt (Taf. XIV Fig. 61).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0291-2

Um den Nucellus herum macht sich eine gelblich gefärbte Membran bemerkbar. Nur die Stelle oberhalb der Chalaza ist frei von dieser Membran, die, wie die Reaktion mit H_2SO_4 zeigt, cuticularisirt ist. Man kann anfänglich im Zweifel sein über den Ursprung dieser Cuticula, da sie zwischen der inneren Zelllage des inneren Integuments und der äusseren Nucellusschicht, welche beide Zelllagen dicht an einander schliessen, liegt. Später tritt aber eine zweite Cuticula ausserhalb der ersten auf und zwischen den beiden cutinisirten Membranen entstehen Verdickungen. Das innere Integument hat sich in eine Samenschale mit verdickten cuticularisirten Zellen umgewandelt (Taf. XIII Fig. 48). Behandeln wir den reifen Samen mit H_2SO_4 oder mit KOH, so lässt sich diese Samenschale leicht isoliren. Betrachten wir dann Partien von so isolirten Samenschalen unter dem Mikroskop, so lässt sich die Zellenstruktur deutlich constatiren (Taf. XIII Fig. 49), während man auf Längsschnitten die Zusammensetzung der Samenhaut aus Zellen nur schwer erkennen kann, indem die Querwände der Zellen zu wenig hervortreten. Diese innere aus spiralig verdickten Zellen bestehende Samenhaut hat auffallende Aehnlichkeit mit der äusseren Samenhaut von Taraxacum officinale. Die einzelnen in der Mehrzahl lang gestreckten Zellen sind prosenchymatischer Natur und in einander gekeilt. Gegen die Mikropyle und Chalaza hin verkürzen sich die Zellen und werden parenchymatisch. Die Mehrzahl der Zellen ist bei meridionaler Richtung gestreckt; oft liegen aber zwischen meridional gerichteten Zellen „Sperrhölzern" gleich 2—6 Zellen, die in äquatorialer Richtung angeordnet sind. Diese verdickte innere Samenschale wird den Samen hauptsächlich zu schützen haben; vielleicht dient sie auch zur Wasserleitung oder zur Verhinderung des osmotischen Austrittes von Oel aus dem Endospermkörper.

Am äusseren Integument machen sich zur Zeit der Anthese ebenfalls Veränderungen bemerkbar. Die Epidermiszellen zeichnen sich durch ihren Plasmareichthum aus, während der Plasmagehalt der übrigen Zellen abnimmt. (Taf. XIV Fig. 61.) Das Integument, das vor der Befruchtung nur bis zum Mikropylenhügel reichte, setzt sein Wachsthum wieder fort; es wächst über den Mikropylenhügel hinaus, um sich mit dem Funiculus zu vereinigen. Die Epidermiszellen besitzen einen grösseren linsenförmigen Zellkern mit einem Kernkörperchen; meist liegt der Kern der inneren Wand an. Da die im Innern des äusseren Integuments gelegenen Zellen dem Wachsthum der Epidermis nicht zu folgen vermögen, so biegen die Epider-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0292-8

miszellen seitlich aus, so dass ihre äusseren Wandungen eine Wellenlinie bilden. Die Epidermis setzt sich nach unten fort und entwickelt sich auch auf der gegenüberliegenden Seite des Funiculus. Ist der Embryo ungefähr dreizellig, so ist der ganze Samen von der erwähnten Epidermis bedeckt. Durch das nachträgliche Wachsthum des äusseren Integumentes wird unten an der Basis des Samens ein nach Aussen vorspringender Wall gebildet, der den mittleren direct unter der Chalaza liegenden Theil umschliesst. Gegen die Samenreife hin zerreissen die inneren leeren Zellen des äusseren Integumentes; sie verschwinden oft grösstentheils. Ebenso obliteriren die Epidermiszellen und lassen nur eine stark verdickte cuticularisirte gewellte Aussenwand zurück, die mit den spiralig verdickten Zellen des inneren Integumentes das Endosperm gegen aussen abschliesst und schützt. Auf der Rapheseite verbleiben die entleerten Zellen und bilden ein schwammiges, luftiges Gewebe.

Der reife Samen hat die Form eines Keils, dessen Schneide durch die Rapheseite gebildet wird. Der Rücken des Keils wird markirt durch zwei flügelartige Fortsätze, die längs des Samens verlaufen. Zur Zeit der Befruchtung ist der Querschnitt der Samenknospe mit Ausnahme des Raphetheils rund. Der Querschnitt des reifen Samens dagegen gleicht einem Dreieck; der Umfang des mit Endosperm erfüllten Embryosackes stellt einen dem Dreieck einbeschriebenen Kreis dar. Der flügelförmige Fortsatz auf der Rapheseite, sowie diejenigen des Rückens, sind durch Obliteration des Integumentgewebes zu stande gekommen. Es obliteriren auf der Rapheseite auch die Gefässbündel; letztere verbleiben dagegen unter der Chalaza, in der sie sich in einer ganz charakterischen Weise verzweigen, indem alle ihre Verästelungen gegen jenen Theil gerichtet sind, durch den die Nahrung in das Endosperm eintreten muss (Taf. XIV Fig. 62 u. 63). Es ist hier auch noch zu bemerken, dass die Enden dieser Verzweigungen oft kolbig oder kugelig aufgetrieben und mit zahlreichen querspaltenförmigen Tüpfeln versehen sind (Taf. XV Fig. 50). Nach Haberlandt sollen diese verbreiterten Endigungen der Leitbündel als Wasserreservoirs dienen.

Die Nucelluszellen, die dem Wachsthum des Embryosackes nicht zum Opfer gefallen sind, degeneriren während der Entwickelung des Samens. Sie strecken sich in der Längsrichtung des Samens; ihr Protoplasmagehalt wird geringer, die Kerne werden chromatinärmer. Die Quermembranen, die früher straff gespannt waren, fallen zusammen oder werden schief. An Stelle der früher so typisch aus-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0293-4

gebildeten Nucellusepidermis finden wir im reifen Samen langgestreckte leere Zellen mit schwach tingirbaren Kernen. Jene Stelle an der Basis des Nucellus, die bei der Cuticularisirung und Verdickung frei gelassen wurde, ist im reifen Samen dunkelbraun gefärbt. Die Zellen, die die Fortsetzung der zur Zeit der Samenreife schön gelb gefärbten inneren Samenschale bilden, sind jetzt auch cuticularisirt, so dass der ölhaltige Endospermkörper gegen aussen allseitig abgeschlossen ist.

Die Arbeit wurde im Laboratorium des Herrn Prof. Dr. Dodel bei Beginn des Wintersemesters 1896 in Angriff genommen und im Frühjahr 1898 vollendet. Es ist mir hier eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. Dodel meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen für das Interesse, das er der Arbeit entgegengebracht hatte, für die Liebenswürdigkeit, mit der er mir seine optischen Instrumente zur Verfügung stellte, sowie für den äusserst anregenden Unterricht in der Botanik. Ebenso sehr bin ich Herrn Privatdozent Dr. Overton für die zahlreichen Rathschläge, die er mir im bot. Laboratorium ertheilte, zu Dank verpflichtet.

Verzeichniss der benützten Litteratur.

Dodel A., Beiträge zur Kenntniss der Befruchtungserscheinungen bei Iris sibirica (Separat-Abdruck aus der Festschrift zur Feier des 50jährigen Doctorjubiläums der Herren Prof. Dr. Karl Wilhelm v. Nägeli und Prof. Dr. Albert v. Kölliker in Würzburg.)

Guignard L., Recherches sur le noyau cellulaire. Annales des sciences naturelles. Botanique. VI. Série 20.

— — Nouvelles études sur la fécondation. Annales des sciences naturelles. Botanique. VII. Série 14.

Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. II. Auflage.

Hegelmaier Dr. F., Vergleichende Untersuchungen über Entwickelung dikotyledoner Keime. 1878.

— — Untersuchungen über die Morphologie des Dikotyledonenendosperms. 1885.

Hertwig O., Die Zelle und die Gewebe. 1893.

Hofmeister W., Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen. 1859. II. Monokotyledonen. 1861.

Overton Dr. E., Beitrag zur Kenntniss der Entwickelung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei Lilium Martagon. (Separat-Abdruck aus der Festschrift zur Feier des 50jährigen Doctorjubiläums der Herren Prof. Dr. Karl Wilhelm v. Nägeli und Prof. Dr. Albert v. Kölliker in Würzburg.)

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0294-0

Overton Dr. E., Ueber die Reduction der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. (Vierteljahrsschrift der naturforschend. Gesellschaft in Zürich, XXXVIII. Jahrg. 1893.
— — Mikrotechnische Mittheilungen aus dem botanischen Laboratorium der Universität Zürich. (Zeitschrift für wissenschaftl. Mikroskopie und für mikroskopische Technik, Bd. VII 1890, pag. 9—16.)
Sachs Julius, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1882.
Schwere Siegfr., Zur Entwickelungsgeschichte der Frucht von Taraxacum officinale Web. Inaug.-Diss. 1896.
Schniewind-Thies, Beiträge zur Kenntniss der Septalnektarien. 1897.
Strasburger E., Ueber Befruchtnng und Zelltheilung. 1878.
— — Die Angiospermen und die Gymnospermen. 1879.
— — Zellbildung und Zelltheilung. 1880.
— — Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen. 1884.
— — Das Botanische Praktikum. 1887.
Vesque J., Développement du sac embryonnaire. Annales des sciences naturelles. Botanique. VI. Série 6.
Westermaier M., Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogen. Antipoden. 1880.
Zimmermann A., Die Morphologie und Physiologie des pflanzl. Zellkernes. 1896.

Erklärung der Tafeln.

Tafel XI.

Fig. 1 u. 2. Reife Pollenkörner. v = vegetativer Kern; g = generativ. Kern. 533/1.
Fig. 3, 4, 5 u. 6. Die ersten Entwickelungsstadien des keimenden Pollenkorns. 533/1.
Fig. 7. Pollenschlauch, in dem die generative Zelle deutlich sichtbar ist.
Fig. 9. Pollenschlauch, in dem der generative Kern getheilt ist. 533/1.
Fig. 10. Pollenschlauch. Generativer Kern in Theilung begriffen. 533/1.
Fig. 11. Pollenschlauch. Der vegetative Kern ist fadenförmig und liegt vor dem generativen Kern. 800/1.
Fig. 12. Archespor. 420/1.
Fig. 13. Archespor hat sich in zwei Tochterzellen getheilt. 280/1.
Fig. 14. Archespor hat sich in vier Zellen getheilt. 280/1.
Fig. 15. Die oberste der vier Zellen des Archespors hat sich durch eine senkrechte Wand in zwei Zellen getheilt. 280/1.
Fig. 16. Die oberste der vier Descendenten des Archespors hat sich durch eine schiefe Wand in zwei Zellen getheilt. 280/1.
Fig. 17 u. 18. Junger Embryosack mit dem Embryosackkern.
Fig. 19. Der Embryosackkern hat sich getheilt. Fig. 17: 870/1, Fig. 18: 420/1.

Tafel XII.

Fig. 20. Die beiden Polkerne im Stadium der Verschmelzung. 280/1.
Fig. 21. Eiapparat, Antipoden und die beiden Polkerne. 280/1.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0295-6

Fig. 22. Eiapparat, Kernwarze, Mikropylenhügel. 280/1.
Fig. 23. Eiapparat, Antipoden, primärer Endospermkern. 280/1.
Fig. 24—44. Aufeinander folgende Entwickelungsstadien des Embryos.
Fig. 42. Unterer Theil eines Embryos, bei dem die Kotyledonen sich hervorzuwölben beginnen. (Unterer Theil von Fig. 41.) 533/1.

Tafel XIII.

Fig. 44. Reifer Embryo. 160/1.
Fig. 45. Querschnitt durch den Kotyledon. 160/1.
Fig. 46. Querschnitt durch das hypokotyle Glied. 160/1.
Fig. 47. Querschnitt durch den Fruchtknoten zur Zeit der Bestäubung. 19/1.
Fig. 48. E = Endosperm, N = äussere Nucellusschicht, J = die aus dem inneren Integument entstandene Samenschale. 233/1.
Fig. 49. Ein Stück Samenschale, die aus dem inneren Integument entstanden ist.
Fig. 50. Kolbig aufgetriebenes Ende einer Gefässröhre in der Chalazagegend. 280/1.
Fig. 51. Schematischer Längsschnitt durch einen reifen Samen.

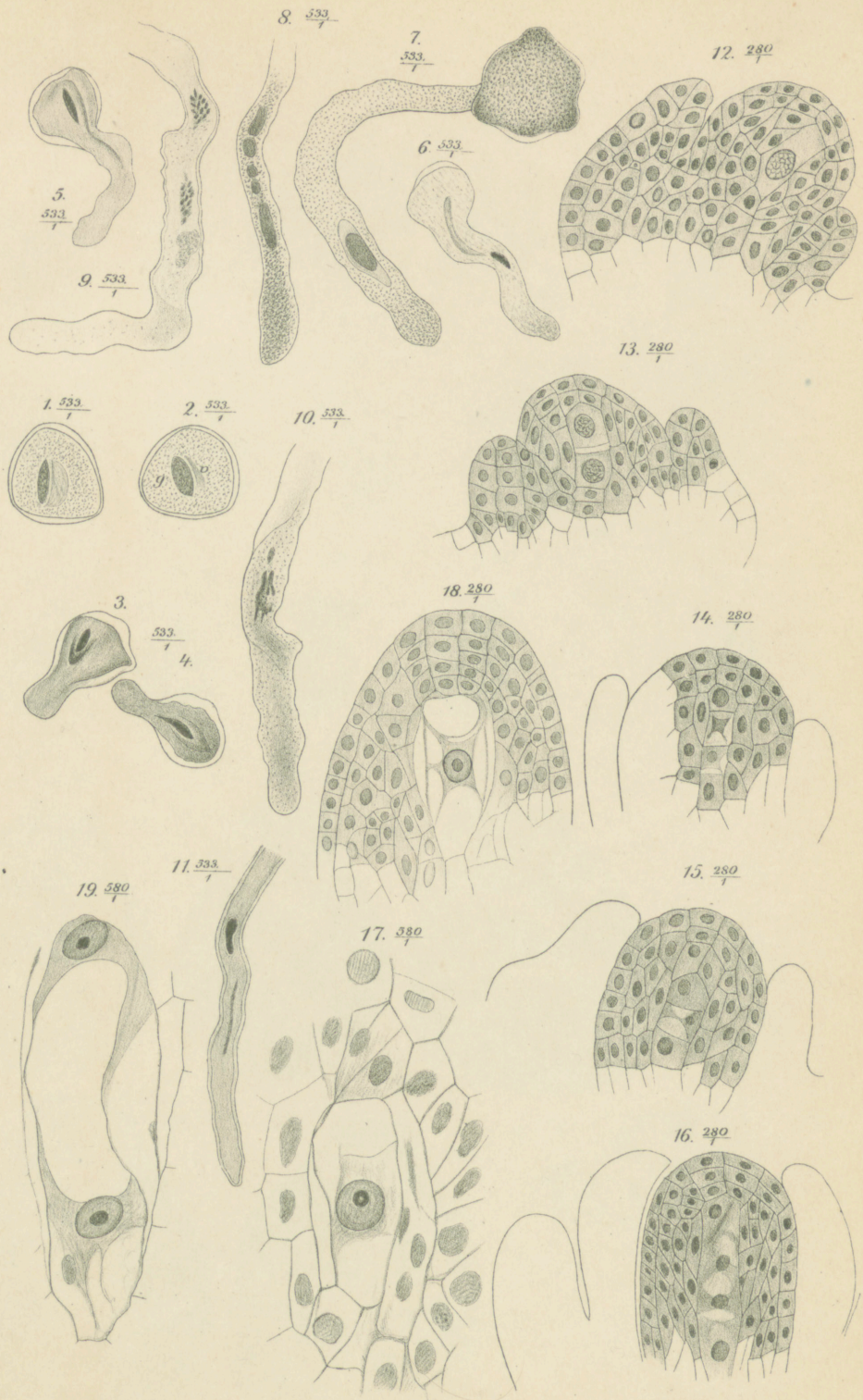
Tafel XIV.

Fig. 52. Primärer Endospermkern in Theilung begriffen. A = Antipoden. 233/1.
Fig. 53. Der primäre Endospermkern hat sich in zwei Tochterkerne getheilt. 233/1.
Fig. 54. Embryosackwandbelag des Endosperms von der Fläche gesehen. 280/1.
Fig. 55. Erstlingsschicht des Endosperms von der Fläche gesehen. 280/1.
Fig. 56. Erstlingsschicht des Endosperms im Längsschnitt. 280/1.
Fig. 57. Die Erstlingsschicht des Endosperms hat sich in zwei Schichten getheilt. Längsschnitt. 280/1.
Fig. 58. Der Embryosackwandbelag des Endosperms zeigt eine Hervorstülpung, auf der ein Endospermkern ruht. 613/1.
Fig. 59. Längsschnitt durch den Endospermkörper. 160/1.
Fig. 60. Querschnitt durch den Endospermkörper. Etwas schematisch. 42/1.
Fig. 61. Längsschnitt durch die beiden Integumente und die äussere Nucelluslage zur Zeit der Anthese. 233/1.
Fig. 62. Querschnitt durch die Chalazagegend. Verzweigung des aus dem Funiculus kommenden Gefässbündels unterhalb des Antipodentrichters. 53/1.
Fig. 63. Längsschnitt durch die in Fig. 62 angedeutete Verzweigung des Gefässbündels.
Fig. 64. Leitgewebe für die Pollenschläuche. P = Pollenschläuche. 280/1.

Tafel XV.

Fig. 1. Orientirungsbild des Embryosackes mit Inhalt kurz vor der Bestäubung. 313/1.
Fig. 2. Embryosack mit den riesigen Antipoden und übrigen Inhaltstheilen zur Zeit der freien Endospermkernbildung. 313/1.
Fig. 3. Antipoden von oben gesehen.
Fig. 4. Ein Synergiden- und ein Ovularembryo, jeder drei- bis fünfzellig. 313/1.
Fig. 5. Ein Ovular- und ein Synergidenembryo in späterem Entwickelungsstadium als Fig. 4. 71/1.

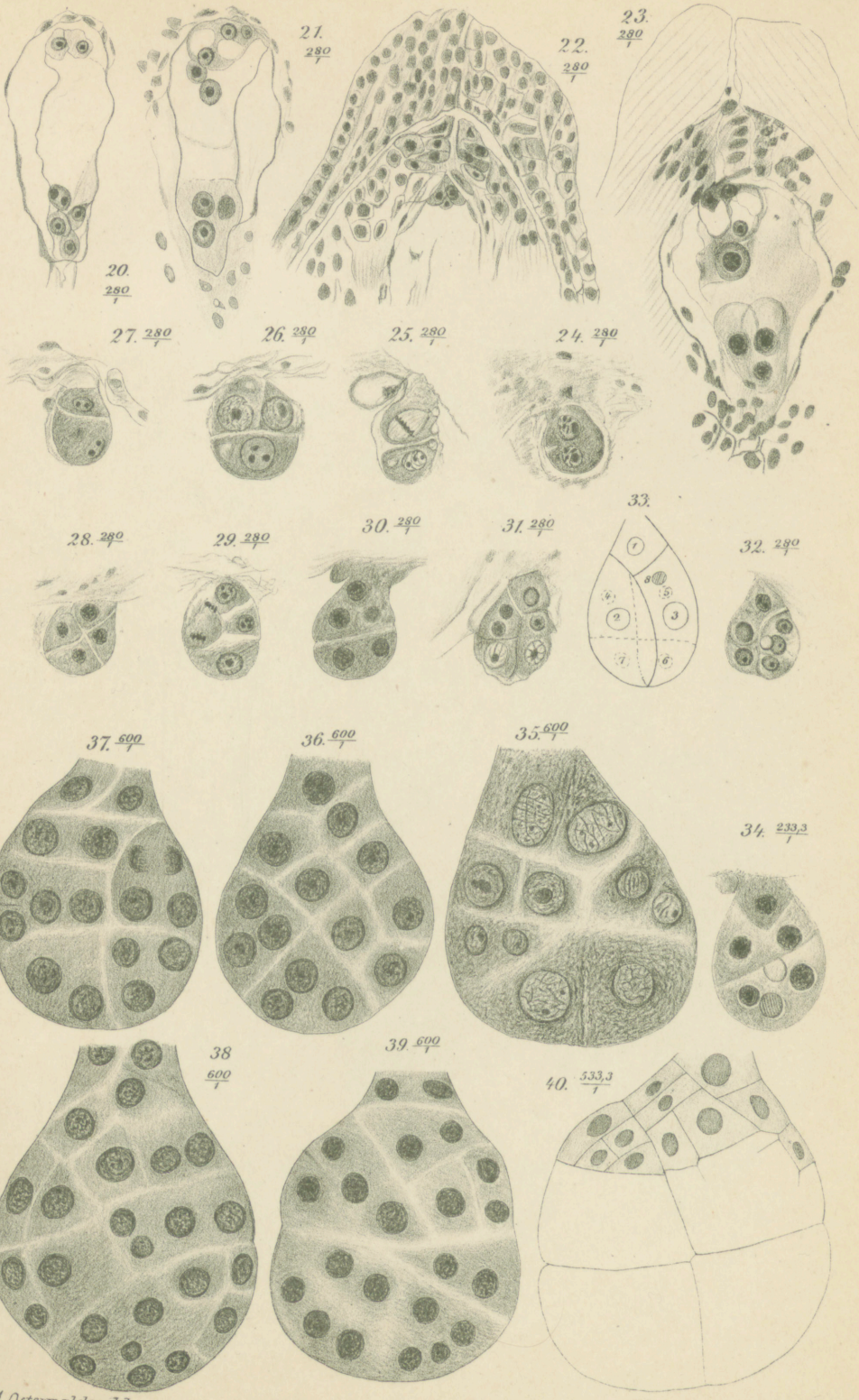
Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0296-2



A. Osterwalder del.

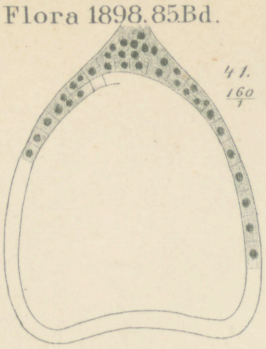
W.A.Meyn, Lith. Inst., Berlin S.

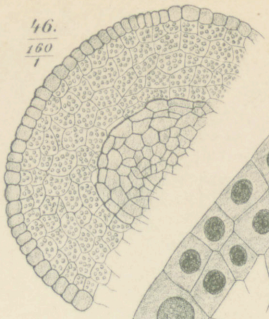
Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0514-8



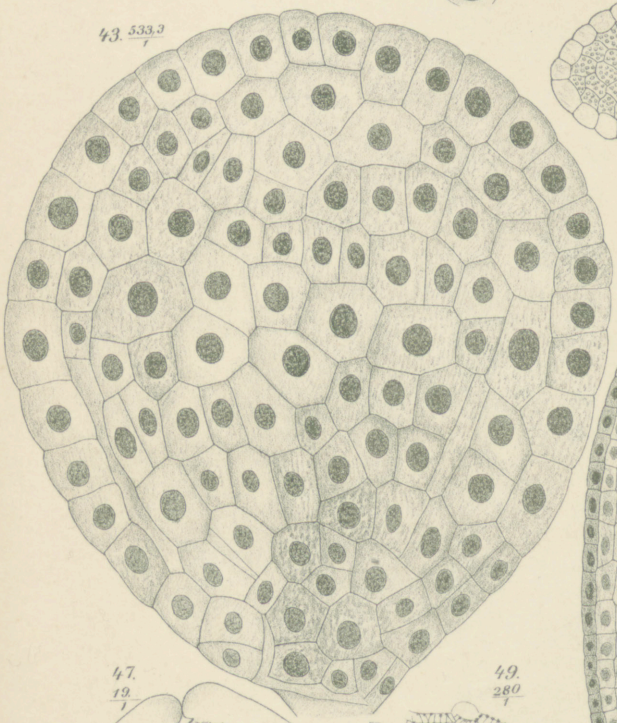
Universitätsbibliothek Regensburg

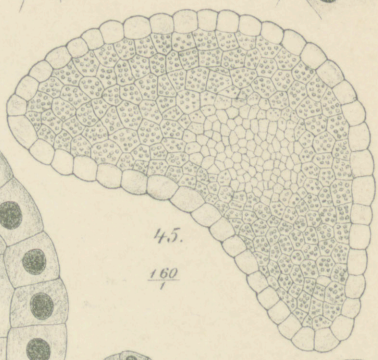
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0515-4

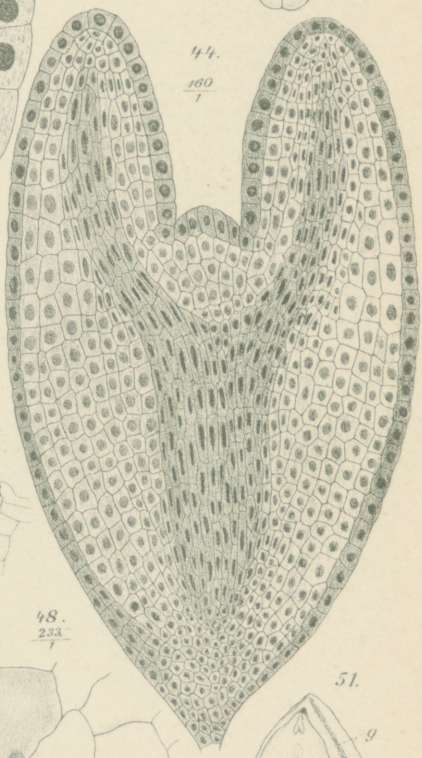

41. 160/1

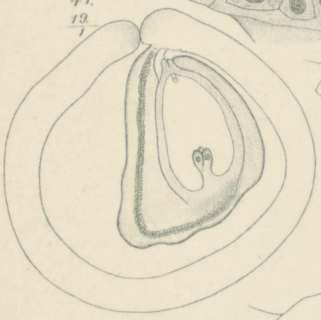

46. 160/1

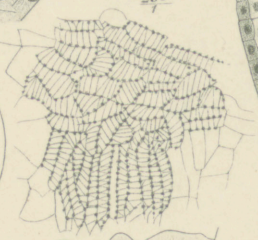
42. 533/1

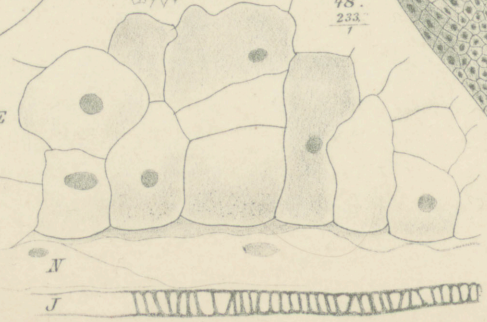

43. 533,3/1

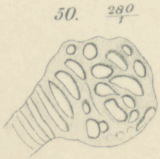

45. 160/1

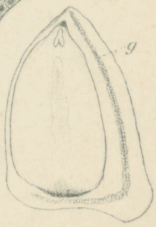

44. 160/1


47. 19/1


49. 280/1


48. 233/1
E
N
J

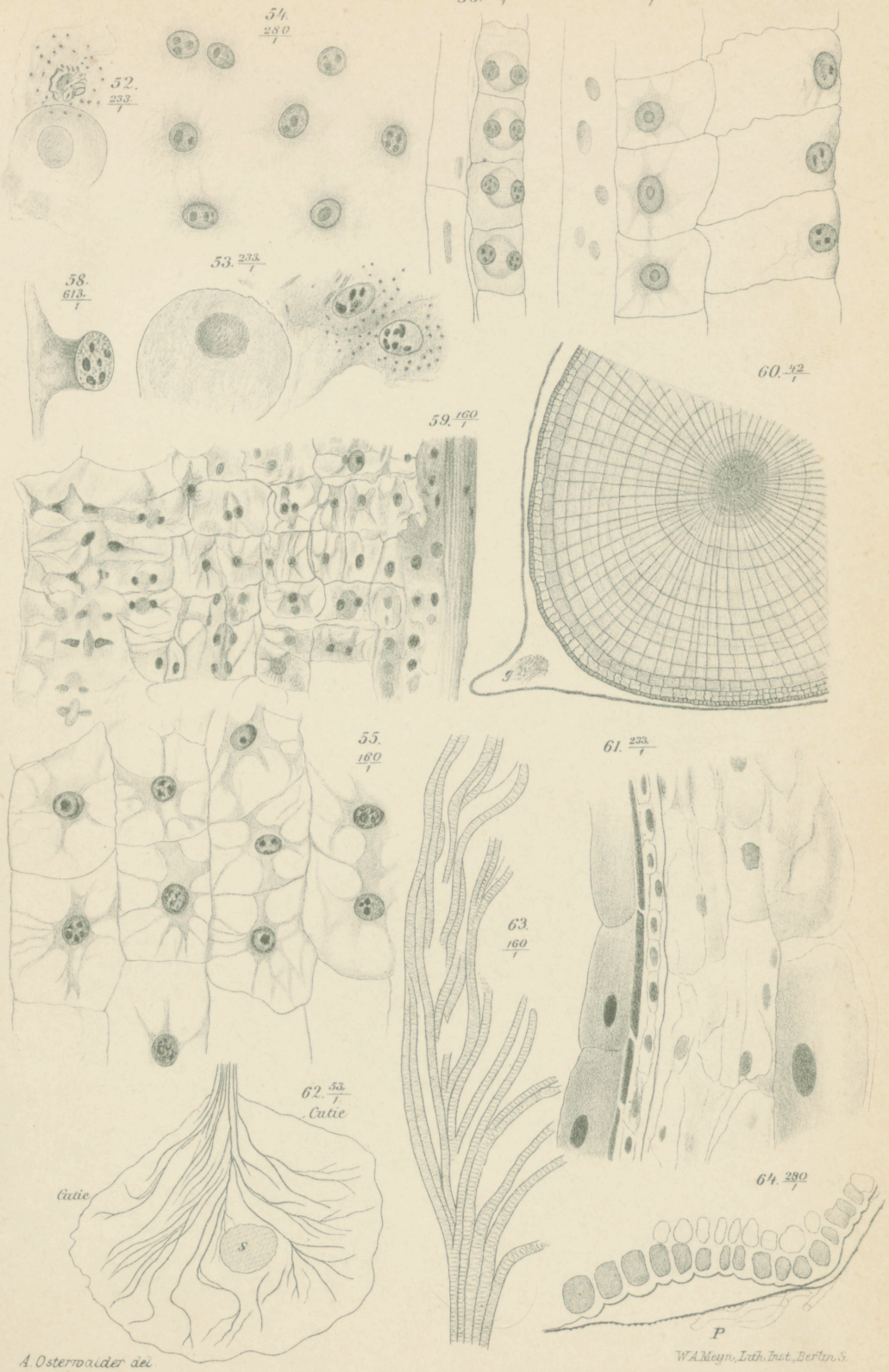

50. 280/1


51.
g

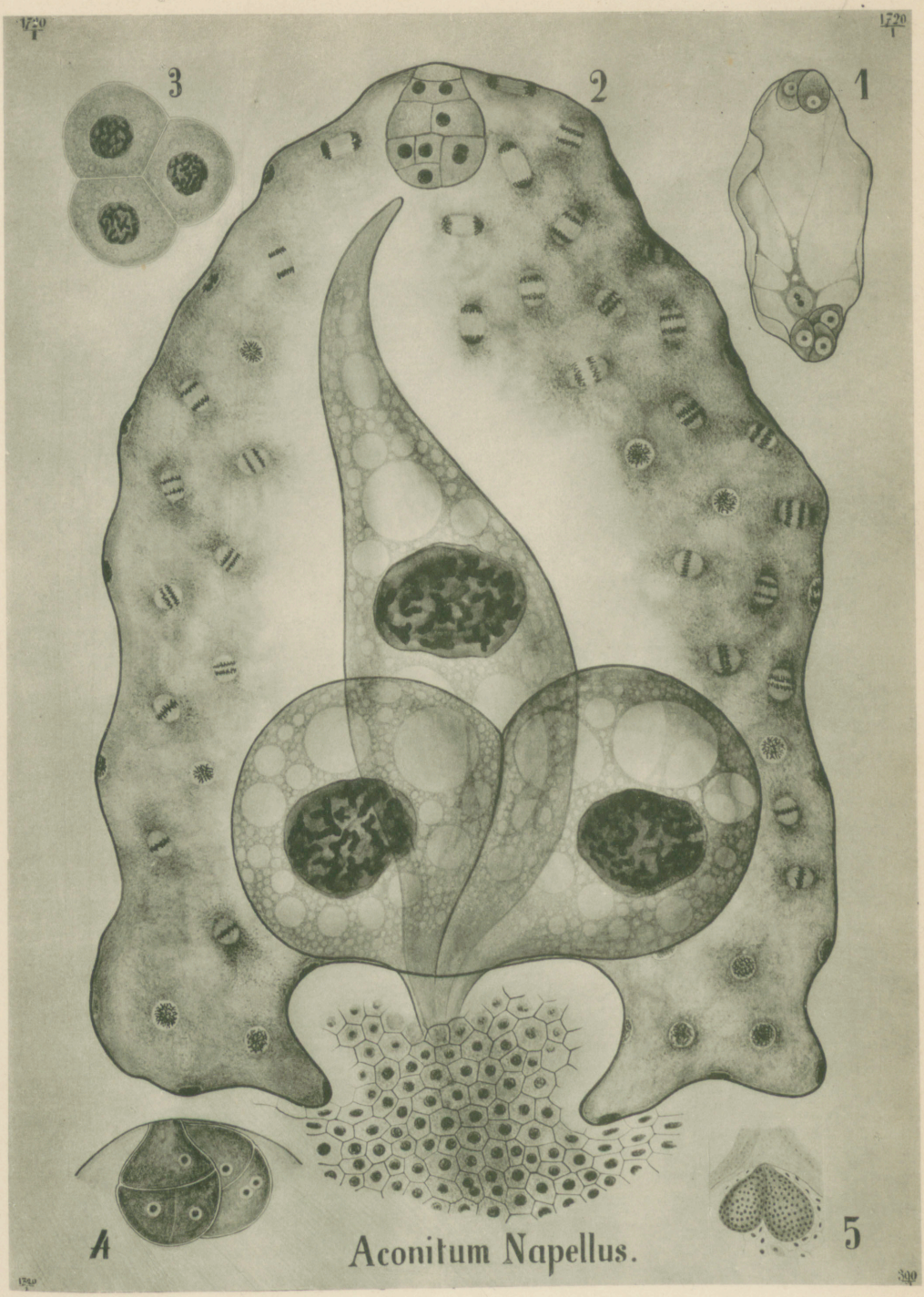
A. Osterwalder del.

W.A.Meyn, Lith. Inst. Berlin S.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0516-9



Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0517-5



Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05159-0518-1

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: 85

Autor(en)/Author(s): Osterwalder Adolf

Artikel/Article: Beiträge zur Embryologie von Aconitum Napellus L. I. Entstehung und Keimung der Pollenkörner. 254-292