FLORA.

57. Jahrgang.

№ 27. Regensburg, 21. September 1874.

Inhalt. E. Fleischer: Beiträge zur Embryologie der Monokotylen und Dikotylen. (Fortsetzung).

Beiträge zur Embryologie der *Monokotylen* und *Dikotylen*.

Von

E. Fleischer.

(Fortsetzung.)

Das deutlich ausgeprägte untere Dermatogen des Embryo von *Luzula multiflora* verläuft in einer horizontalen Ebene; von unten sitzt ihm die ein Kugelsegment darstellende embryonale Wurzelhaube an. Die äusserste und älteste Schicht derselben scheint auch hier die Fortsetzung des Dermatogens über die Haube hinweg zu sein. Unter dieser liegen noch zwei, drei, bisweilen auch mehr Schichten von kleinen, flachen Zellen, deren gewöhnlich kleinste, innerste, d. i. dem Dermatogen des Wurzelvegetationspunktes anliegende wiederum ein ächtes Kalyptrogen ist, welches nicht nur nach der Anordnung und geringen Grösse seiner Zellen mit dem Dermatogen, welches daran grenzt, Nichts gemein hat, sondern auch diesem Dermatogen so lose anliegt, dass es beim Schneiden leicht durch das Messer herausgestreift wird (Fig. 18). Da, wo dasselbe sich noch an seiner Stelle befindet, gewinnt es fast den Anschein, als seien die inneren jüngeren Schichten der Wurzelhaube sammt dem Kalyptrogen als ein flach linsenförmiger

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0419-9

Körper eingebettet worden in eine Lücke zwischen dem untern Dermatogen und der äussersten Haubenschicht, deren Zellen grösser und weniger flach sind, und eine gewisse Aehnlichkeit mit den Zellen des Dermatogens haben, an welches sie sich ja auch seitlich anschliessen.

In der Entwicklung der Wurzel während der Keimung schliesst sich *Luzula* aufs Engste an *Juncus* an. Die Stelle, an welcher die ersten Wurzelhaare, in zwei Kreise gestellt, sich bilden, tritt als ringförmiger Wulst hervor (Fig. 20), welcher durch eine stärkere Entwickelung des Periblems an dieser Stelle erzeugt wird; die Zellen des letztern schwellen in der Querrichtung an, und erfahren wohl auch locale Längstheilungen. In den von hier aus abwärts liegenden Wurzeltheil treten von oben her wenige Pleromreihen, welche sich bis zum Wurzelvegetationspunkt hin bis auf eine reduciren, so dass nur eine Pleromінitialzelle vorhanden ist; d. h. die aus dieser Zelle hervorgehende Reihe, welche in der Nähe des Vegetationspunktes den Periblomreihen vollständig gleicht, erleidet erst weiter oben Längstheilungen, durch welche sie in zwei, dann wohl auch mehr engere Zellreihen zerlegt wird. Daneben treten aber weiter oben auch Spalttheilungen von daran grenzenden, nach dem gewöhnlichen Begriffe dem Periblem zugehörigen Reihen ein, durch welche nun enge Zellreihen entstehen, welche in der Folge ganz den Character von Pleromreihen annehmen. Kurz, die Zellreihen des Periblems und Pleroms, und damit auch diese beiden Begriffe, gehen hier, wie bei *Juncus*, in einander über; man kann von diesen beiden Gewebesystemen als solchen, die a priori getrennt wären, nicht reden; es giebt auch keine eigentlichen Pleromінitialen, sondern für das ganze innere Gewebe eine einheitliche Initialengruppe, welche ein zunächst ganz gleichförmiges Gewebe liefert; die mittelste Reihe dieses Gewebes aber wird in geringer Entfernung vom Wurzelvegetationspunkt durch Längstheilung in zwei engere Zellreihen gespalten, welche noch weiter oben sich bisweilen nochmals theilen. Andere, an diese mittelste grenzende Reihen wiederholen in etwas grösserer Entfernung vom Vegetationspunkt diesen Vorgang, und auf diese Weise entsteht ein axiler Strang enger langgestreckter Zellen, welche als Plerom fungiren, d. h. von welchen einzelne Reihen sich später in Gefässe verwandeln (Fig. 20).

Das Dermatogen dagegen ist durchaus selbständig, es vermehrt seine Zellen nur durch zu seiner Fläche senkrecht stehende Wände, wodurch die Zahl derselben vermehrt wird; diese Thei-

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0420-0

lungen finden am häufigsten in den Dermatogenzellen am Vegetationspunkt der Wurzel statt, welche deshalb auch den Namen der Dermatogeninitialen verdienen; doch theilen sich auch noch die von dort aus bereits seitwärts gerückten Zellen ein oder zwei Mal, so dass man die Zelltheilungen des Dermatogens ein Stück aufwärts an der Wurzel verfolgen kann (Fig. 20.) Eine Quertheilung von Dermatogenzellen, durch welche Haubenzellen entstehen könnten, findet nirgends statt; im Gegentheil bedeckt auch bei *Luzula* sich das Dermatogen mit einer Cuticula, welche dasselbe scharf gegen die Wurzelhaube absetzt.

Die anfangs ganz flache Wurzelhaube geht durch Theilungen der Kalyptrogenschicht, welche in der Mitte am frequentesten sind, bald in die Kegelform über (Fig. 20.) Die älteren Schichten derselben quellen stark auf, hüllen die ganze Haube in Gallerte und werden dann zerstört. Die seitlich gelegenen Theile der embryonalen Wurzelhaube sind desshalb bald verschwunden, weil die schmalere Kalyptrogenschicht nur die mittlere Partie derselben regenerirt; die Haube wird immer schmaler, und geht vermuthlich später ganz verloren.

Die Bildung des Kotyledon und seines im Samen befindlichen Theils, des hypokotylen Gliedes und der Stammknospe sind den entsprechenden Vorgängen bei *Juncus* sehr ähnlich; die verhältnissmässig später auftretenden Nebenwurzeln brechen gerade aus dem den Wurzelhals bezeichnenden Wulst hervor, so dass sie selbst auf die Grenze der Begriffe „Seitenwurzel" und „Nebenwurzel" gerückt werden.

Orchideen.

Die Entwickelung der Orchideen bietet so viele Züge, welche von den von Hanstein behandelten Monokotylen sowohl, als auch den von mir bisher beschriebenen so sehr abweichen, dass ich für angezeigt halte, sie hier zu berücksichtigen, und über die Grenze meiner in dieser Beziehung bisher ziemlich beschränkten Untersuchungen hinaus wenigstens an das zu erinnern, was darüber bereits bekannt ist. Ich selbst untersuchte einige Arten im Zustande des ruhenden Embryo; Herrn Dr. Lohde hier verdanke ich Mittheilungen über die von ihm eingehend untersuchten ersten Keimmungsstadien von *Stanhopea saccata*, und den Einblick in Zeichnungen, welche dieselbe betreffen; Hofmeister[1]) hat

1) Hofmeister, die Entstehung des Emb. der Phan. II.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0421-6

die Entwickelung des Embryo einiger Orchideen aus der Eizelle beschrieben; Link[1]) giebt Abbildungen über die Keimung von *Angraecum maculatum*; Prillieux und Rivière[2]) beschreiben die Keimung derselben Pflanze, allerdings mit manigfachen Abweichungen von Link; Fabre[3]) endlich behandelt die nämlichen Vorgänge bei den Ophrydeen.

Nach den Figuren Hofmeisters entsteht der Embryo seiner Hauptmasse nach aus einer angeschwollenen Endzelle des Vorkeims, deren erste Theilungswände schon häufig ziemlich schräg liegen, bisweilen aber auch der regelmässigen Quadrantentheilung ziemlich nahe kommen. Auf alle Fälle hört unmittelbar nach den ersten Theilungen die Geltung eines bestimmten Theilungsgesetzes auf; durch die ganze Masse herrschende Allwärtstheilung bringt eine durchaus regellose, keulenförmige Zellmasse hervor. Das ist der Zustand, in welchem die Entwickelung der Pflanze durch die eintretende Samenreife unterbrochen wird; der Embryo besteht aus einigen Dutzenden von Zellen, welche jede Differenzirung, selbst die eines Dermatogens, vermissen lassen (Fig. 21). Dem untern Ende hängt ein gewöhnlich aus zwei Zellen bestehender Vorkeim an, dessen oberste Zelle in die Keimlingsmasse hineinragt; aber auch dies trifft nur bei manchen Arten in deutlich erkennbarer Weise zu (*Maxillaria crassifolia*, Fig. 21); bei anderen finden sich auch hier sehr wechselnde Bildungen.

Der von Hofmeister zunächst gerade für die Orchideen aufgestellten Annahme, dass der Embryo mittelst einer Scheitelzelle wachse, entspricht nur in geringem Grade die Anordnung der Zellen in dem obern Theil mancher Embryonen, deren oberes Ende sehr schmal ist; andere, namentlich solche mit dickerem obern Theil schliessen sie geradezu aus.

Die Keimung beginnt, von der blossen Vergrösserung des Embryo abgesehen, sehr bald mit der Anlegung einer Epidermis. Da nirgends Reservenahrungsstoffe vorhanden sind, ist die Pflanze sehr früh genöthigt, die Nahrungsstoffe selbst zu erwerben; dies geschieht dadurch, dass sie in ihrem ganzen oberen Theil Chlorophyll und Spaltöffnungen bildet, mittelst deren sie assimilirt, und ausserdem aus einzelnen Zellen ihrer Epidermis Haare aus-

1) H. F. Link, *Icones selectae anat.-bot.* Berlin 1840. H. II. Taf. VII.

2) Prillieux et Rivière, sur la germination et le développement d'une Orchidée. Ann. des S. nat., Ser. IV, t. 5.; S. 119, Taf. 5, 6, 7.

3) Fabre, de la germination des Ophrydées et de la nature de leurs tubercules. Ann. des S. nat. Ser. IV, t. 5; S. 163, Taf. 11.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0422-1

stülpt, welche die Funktion von Wurzelhaaren übernehmen. Letztere sind nicht auf den untern Theil beschränkt, sondern treten an der ganzen Oberfläche mit Ausnahme des untern Endes auf. Innerhalb der Epidermis besteht noch immer der ganze Keimlingskörper aus einem gleichmässigen undifferenzirten Parenchym. Die weitere Entwickelung geht gewöhnlich von dem obern Endpunkte des Embryo, welcher in diesem Falle als Stelle der Terminalknospe zu betrachten ist, aus; oder auch von mehreren, allem Anschein nach einander gleichgeordneten Punkten der Oberfläche in vollkommen gleicher Weise. Es erhebt sich daselbst ein kleiner Wulst, welcher ein rudimentäres Blatt darstellt, und an dessen concaver Seite ein Höcker, welcher als Vegetationskegel auftritt, indem er entweder in eine gewöhnliche, beblätterte Axe sich umwandelt, oder noch mehrere, dem ersten ähnliche rudimentäre Blätter liefert. Letztere weichen dann bei schwachem Längen- und beträchtlichem Dickenwachsthum des Keimlingskörpers weit auseinander, und ihre Axillarknospen entwickeln sich. Während dessen treten in dem innern Gewebe Streifen von Bildungsgewebe auf, in welchen sich Gefässe bilden; die Anordnung derselben ist von derjenigen der Knospen, und zwar der ursprünglich vorhandenen sowohl, als auch der zur Seite gerückten Axillarknospen abhängig, so dass sie kein regelmässiges System bilden; der centrale Streifen unterscheidet sich in keiner Weise von den übrigen.

Von der Anlage einer embryonalen Hauptwurzel findet sich nirgends eine Spur; die ganze untere Partie des Keimlings bleibt, solange sie existirt, in dem Zustand des völlig regellosen, parenchymatischen Gewebes.

Dagegen enstspringt zur Ernährung derjenigen Knospe, welche in eine gewöhnliche, beblätterte Axe übergeht, eine Nebenwurzel entweder aus dem Grunde dieser Axe, oder auch aus dem Gewebe des Keimlings dicht neben ihrem Grunde.

Der Keimling der Orchideen ist nach alledem vollständig anders aufzufassen als der aller übrigen Monokotylen; diejenigen Theile, welche an diesem zu unterscheiden sind, nämlich Wurzelanlage, hypokotyles Glied und Kotyledon, sind an ihm überhaupt nicht vorhanden.

Es erscheint am angemessensten, ihn als ein Knöllchen zu betrachten, welches direct von vorn herein angelegt wird; denn von einer blos verkürzten Axe unterscheidet er sich nicht blos durch das Fehlen der Wurzel, sondern auch dadurch, dass in

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0423-7

vielen Fällen von vorn herein sich an ihm mehrere gleichgeordnete Vegetationspunkte finden. Von einer Differenzirung in Periblem und Plerom kann natürlich bei der unregelmässigen Lage der Procambiumstreifen nicht die Rede sein; ebensowenig von einem Kotyledon; denn es liegt kein zureichender Grund vor, jenes zugleich mit dem Vegetationskegel der Terminalknospe, oder auch kurz vor ihm erscheinende rudimentäre Blatt als Kotyledon zu bezeichnen, nicht nur, weil es in seiner Gestalt und Funktion dem Kotyledon anderer Monokotylen ganz unähnlich ist, nnd den übrigen rudimentären Blättern, welche später angelegt werden, vollkommen gleicht, sondern auch, weil an demselben Keimling in vielen Fällen (s. *Angraecum* nach Prillieux u. Rivière) zwei und mehr solcher Blätter an verschiedenen Stellen auftreten.

Der untere Theil des keulenförmigen Embryo, welcher, beim Vergleich mit dem Embryo der Gräser, den Keimanhang darstellt, unterscheidet sich während der ganzen Entwickelung von dem oberen; der Inhalt seiner Zellen ist in der späteren Zeit meist bräunlich; er bildet kein Chlorophyll, keine Spaltöffnungen, auch keine Epidermis, und geht nach einiger Zeit zu Grunde; er ist aber gegen den oberen Theil, welcher den eigentlichen Keimling darstellt, nicht bestimmt abgegrenzt. Man hat ihn jedenfalls als den aus Vorkeimzellen hervorgegangen, dem der Gräser analogen Keimanhang zu betrachten.

Die, uns hier nicht weiter interessirende, Fortentwickelung verläuft in den Fällen, in welchen die Terminalknospe, oder eine andere ursprüngliche, ihr gleichgeordnete, nicht in eine gewöhnliche Axe übergeht, gewöhnlich so, dass dieselbe sich in ein dem embryonalen ganz gleiches Knöllchen verwandelt, und dieser Process sich bisweilen durch mehrere Generationen wiederholt, bis endlich einmal eine beblätterte Axe sich erhebt. Oft stellen auch nach einiger Zeit die primären Vegetationspunkte ihre Thätigkeit ganz ein, und nur ihre während dieser Zeit erzeugten, durch Dickenwachsthum zur Seite gerückten Axillarknospen entwickeln sich weiter. Sind aus irgend welchen Knospen des embryonalen Knöllchens heraus neue Knöllchen gebildet worden, so geht gewöhnlich ersteres zu Grunde.

Es finden sich in diesem Entwickelungsgang der Orchideen einige Analogien zu dem der Juncaceen, und zwar in der frühzeitig eintretenden Selbsternährung der Pflanze, in der nicht nur im Samen nicht vollzogenen, sondern sogar in der Keimungsperiode noch weit hinaus gerückten Bildung

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0424-3

eines (oder hier auch einiger) Hauptvegetationspunkte; in der bis dahin bestehenden Homogenität des ganzen oberen Keimlingskörpers, und in der mangelhaften innern Differenzirung; der Keimanhang erinnert, wie bemerkt, an die Gräser; allein diese Analogien sind nur in geringem Masse zutreffend, und auch mehr oder weniger untergeordneter Natur; die Orchideen müssen immerhin als eine Familie bezeichnet werden, deren Keimentwickelung ihr eine ganz exceptionelle Stellung unter den Monokotylen anweist; ihre Entwickelung weicht von dem allgemeinen Schema der Monokotylen mindestens ebensosehr ab, als die Monokotylen von den Dikotylen, so dass sie zu diesem Schema zwar allenfalls in eine gewisse Beziehung zu setzen, ihm aber keineswegs unterzuordnen ist. Die Uebereinstimmung mit den übrigen Monokotylen reicht nur bis zu dem durch die Samenreife der Orchideen bezeichneten Stadium; denn jeder monokotyle Embryo stellt in einem gewissen, frühen Entwickelungsstadium eine Masse von regellosen, oder mindestens undifferenzirten Zellen dar; aber von hier ab treten in dem Vorkommen mehrerer primärer Vegetationspunkte, in der Verbreitung der Wurzelhaare über die ganze Keimlingsfläche, mit Ausnahme des Keimanhanges, in dem Mangel einer symmetrischen innern Differenzirung, eines Kotyledon und einer Hauptwurzelanlage Erscheinungen auf, welche im Gebiet der Monokotylen noch nirgends wieder gefunden worden sind.

II. Dikotyledonen.

Der wesentlichste Unterschied des Bauplanes der Dikotylen von dem der Monokotylen liegt, abgesehen von der Bildung zweier Keimblätter und der damit zusammenhängenden Abweichung in der Anlage der Terminalknospe, in der weit grösseren Bestimmtheit und Detaillirung, welche im Allgemeinen dem ersteren eigen ist. Während bei den Monokotylen nur das Ziel der Entwickelung, der reife Embryo, auch in Bezug auf seinen inneren Bau und seine Elemente ziemlich genau bestimmt ist, dieselben aber, so zu sagen, einer gewissen Freiheit in Bezug auf den zu diesem Ziele führenden Weg geniessen, welche bei den einzelnen Arten eine grössere oder beschränktere ist, stellt sich bei den meisten Dikotylen dies durchaus anders; es ist bei ihnen vom Anfang an jeder einzelne Schritt genau vorgeschrieben, der Ort und die Lage, meist auch die Reihenfolge der Theilungswände unterliegt festen Regeln, so dass man von jeder einzelnen Zelle, sobald

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0425-9

sie als solche existirt, vorausbestimmen kann, welcher Gewebepartie sie angehören, welche Rolle sie in dem ganzen Organismus spielen werde.

Viele Entwickelungen von Dikotyledonen, welche ich beobachtet, entsprechen den soeben ausgesprochenen Sätzen; die von Hanstein dargestellten entsprechen ihnen alle, so dass Hanstein (a. a. O. S. 31) sagt: „Es stimmen mithin die der Untersuchung unterworfenen Dikotylen darin überein, dass ihr Keimling, welcher der Hauptmasse nach aus der letzten Vorkeimzelle hervorgeht, und durch Herzutreten der vorletzten zum Abschluss gebracht, zunächst durch Quadrantentheilung zur Kugelgestalt gelangt, dann zur Anlage eines gesonderten Hautgewebes schreitet, sich zugleich in eine differente Ober- und Unterhälfte und in zwei symmetrische Längshälften theilt, darauf die innere Differenzirung des zukünftigen Hüll- und Füllgewebes einleitet, nun erst seinen oberen Theil in zwei sich hervorhebende Phyllome und eine neutral dazwischen bleibende Fortbildungsstätte sondert, auch hierin die Gewebesonderung vorbereitet, und zugleich aus einer hinzugetretenen zweiten Zelle seiner Basis durch die Schlusszellengruppen der hypokotylen Gewebeschichten und durch Constituirung der Wurzelhauben-Anlage zum organischen Abschluss bringt. Alles dies vollzieht sich durch solche Zelltheilungen, welche auf kürzestem Wege zum Ziele führen, ohne dass sie dabei eine überall genau gleiche Theilungsfolge festhielten." Diese Worte Hansteins umfassen aber bloss die Hauptzüge; die von ihm gebotenen Beispiele stimmen selbst in vielen hier nicht erwähnten Einzelheiten überein. Einzelne Fälle, welche in das so ins Licht tretende Schema nicht hineinpassten, (wie z. B. die Keimlinge von *Oenothera* a. a. O. Taf. V, Fig. 30, 31, 32), hat Hanstein der Menge der demselben entsprechenden gegenüber volles Recht, als Abnormitäten anzusprechen.

Trotzdem gelten diese Bestimmungen keineswegs gleichmässig durch das ganze Gebiet der Dikotylen; es giebt diesen zugehörige Pflanzen, welche die Festhaltung der erwähnten Theilungsregeln durchaus vermissen lassen, und zwar nicht nur in Bezug auf die Theilungsfolge, sondern auch auf die Gestalt und Anordnung der Zellen, die frühzeitige Differenzirung u. s. f., so dass sie während einer längern Entwickelungsperiode in mannigfacher Weise zu der bei den Monokotylen in diesen Beziehungen herrschenden scheinbaren Willkür hinneigen. Eine Pflanze, bei welcher dies in besonders hohem Grade der Fall ist, ist

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0426-4

welche schon im Anfang ihrer Entwickelung bedeutende Abweichungen zeigt.

Die drei obersten Zellen des Vorkeims schwellen ein wenig an, aber so wenig, dass häufig die nächsten der übrigen Vorkeimzellen ihnen an Durchmesser fast gleichkommen. Die zweite dieser Zellen erhält zuerst eine Längswand, welche sie in zwei gleiche, seitliche Hälften (Fig. 22) theilt; darauf entsteht in derselben Ebene eine Theilungswand in der obersten Zelle. Bis hierher ähnelt der Vorgang sehr dem von Hanstein bei *Nicotiana* beschriebenen, trotzdem dass Hanstein sagt, bei dieser Pflanze schwelle eine Endzelle des Vorkeims an, werde horizontal getheilt und erhalte gleichzeitig eine zweite angeschwollene Vorkeimzelle als Anschlusszelle; darauf theile sich die zweite Zelle von oben senkrecht, und dann die erste.

Es kommt eben nur darauf an, ob man jene Zelle, welche horizontal getheilt wird, bereits vor der Theilung als Embryo, oder ob man sie noch als Vorkeimzelle betrachtet, welche sich in zwei Vorkeimzellen theilt; für *Asclepias* erscheint mir letztere Betrachtungweise angemessener, weil diese Endzelle vor der Theilung, und weil auch ihre Tochterzellen nach derselben sich kaum oder nicht von den nächsten Vorkeimzellen, vor allem der dritten, unterscheiden. Eine scharfe Grenze zwischen diesem und jenem Verlaufe der Embryoanlage lässt sich nicht ziehen davon kann man sich durch einen Blick auf die Fig. 3, 4, 5 u. 6. von *Nicotiana* (Taf. V bei Hanstein) ohne Weiteres überzeugen.

Von dem jetzt erreichten Zustande aus aber schlägt die Entwickelung von *Asclepias* Wege ein, welche von dem von *Nicotiana* ebensosehr sich entfernen als von den übrigen beschriebenen Dikotylen. Auch in der dritten, der Anschlusszelle, bildet sich eine senkrechte, gleich den beiden über ihr befindlichen orientirte Wand; aber ehe noch im Embryo etwas Weiteres geschieht, schreitet diese Theilung in rechte und linke Hälfte auch in den Vorkeim hinein fort; auch die vierte, fünfte u. s. w. Zelle werden senkrecht getheilt. Nächstdem finden Quertheilungen statt; alle drei der dem Embryo zugehörigen Zellpaare, oder mindestens die zwei obern, erhalten horizontale Wände; so dass nun der Keimling aus fünf oder sechs Paaren von Zellen besteht, welche die Form einer halben Scheibe haben; Vorkeimzellen, welche an Form und Lage diesen gleich sind, schliessen sich nach unten zu an (Fig. 23).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0427-0

Der nächste Schritt ist die Dermatogenbildung; von den halbscheibenförmigen Zellen wird durch eine gebogene, der äussern Begrenzung parallele Wand je ein Halbring abgetheilt; bei dem obersten Zellenpaar kommt diese Wand natürlich schräg zu liegen, so dass das Dermatogen oben schliesst (Fig. 24). Bei den, der dritten Vorkeimzelle entstammenden Zellen unterbleibt diese Theilung, oder höchstens in dem obersten Paar derselben findet eine ähnliche statt. Unmittelbar hierauf entstehen Längswände, welche die Richtung der erstentstandenen kreuzen; auch die neugebildeten Dermatogenzellen werden durch so gestellte Wände in Viertelringe getheilt.

Ich ziehe hier zur Vergleichung einige Beispiele aus früheren Arbeiten heran, welche die Entwickelung dikotyler Embryonen in ähnlicher, von dem Hanstein'schen Schema abweichender Weise darstellen.

In „Hofmeister, die Entstehung des Emb. der Phan." zeigen Taf. III. Fig. 18 und 20 b an Embryonen von *Erodium gruinum* ebenfalls die zweite Vorkeimzelle (oder die untere Tochterzelle der ersten) zuerst senkrecht getheilt; Fig 21 aber zeigt auch an der dritten Zelle die gleiche Theilung. Die Abbildung von *Loasa tricolor* welche Hofmeister in „Neue Beiträge ff. I," Taf. XXVII, Fig. 6 giebt, zeigt vier flache, nur in der Mitte senkrecht getheilte Zellen, also acht Halbscheibenzellen.

Am meisten mit *Asclepias* übereinstimmend ist der Vorgang bei *Tropaeolum*, wie ihn Hofmeister („Die Entstehung ff." Taf. V, Fig. 16—29) und Schacht (Botan. Zeitung Bd. XIII. Taf. IX, v. 14. Sept. 1855, Ann. d. Sc. nat., S. IV, t. 4, Taf. III und IV) in vollkommen gleicher Weise abbilden. Der Embryo dieser Pflanze besteht hiernach Anfangs aus drei Scheibenzellen, welche sich durch gleichliegende senkrechte Wände in Halbscheiben-Zellen theilen; diese sechs Zellen werden nun wiederum horizontal getheilt, so dass zwölf Halbscheibenzellen den Keimkörper zusammensetzen, an welche sich nach unten öfters auch gleichgestaltete und gleichangeordnete Vorkeimzellen anschliessen. Bis hierher also gleicht die Entwickelung von *Tropaeolum* völlig der von *Asclepias*; es wäre jedenfalls interessant, sie auch weiterhin in Bezug auf die innern Zelltheilungen zu verfolgen, was an den erwähnten Figuren nicht möglich ist. Ueberdiess hat ja auch *Tropaeolum* einen sehr merkwürdigen, massig entwickelten, mit Auswüchsen versehenen Vorkeim, an welchem der Embryo, wenigstens scheinbar, nur das Endstück eines Astes darstellt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0428-6

Von dem vorhin beschriebenen Zustande aus schreitet der Keimling von *Asclepias* dem Ziele zu, welches im Allgemeinen als das einer Dikotylen-Entwickelung zu bezeichnen ist; er thut dies aber nicht mit der Sicherheit in den einzelnen Schritten, welche wir gewöhnlich finden.

Die Binnenzellen der kotylen Keimetage, d. h. die innern Descendenzen der obersten der drei ursprünglichen Zellen, befinden sich in Allwärtstheilung; sie bleiben in Bezug auf Massenentwickelung nicht so sehr hinter der zweiten Keimetage zurück, als dies gewöhnlich bei den Dikotylen der Fall ist. (Fig. 25. u. 26.)

In letzterer herrscht die Reihentheilung; die erste senkrechte Wand, welche in den Binnenzellen entsteht, scheidet Periblem und Plerom, und diese Scheidung wird aufrecht erhalten; doch kommen bisweilen solche Verschiebungen vor, dass es in späteren Zuständen zwar in den meisten, nicht aber in allen Fällen möglich ist, die Grenze zwischen beiden Gewebepartien genau anzugeben, besonders da die Form und Grösse der Zellen noch während einer langen Periode in beiden ganz die gleiche ist. Am meisten gelten diese Bemerkungen für den untern Theil des zweiten Keimstockwerks, welcher an die Descendenzen der Anschlusszelle grenzt. Für die ganze untere Partie des Keimlings, welche den untern Theil der innern Gewebegruppen nebst deren Initialen, das untere Dermatogen, und die Wurzelhaube zu liefern hat, stellt es sich als unmöglich heraus, eine genaue, bis auf die einzelne Zelle eingehende Theilungsregel aufzustellen.

Dies ist schon deswegen unmöglich, weil zwei verschiedene Exemplare nicht vollständig comparabel sind, insofern, als man eine bestimmte, einzelne Zelle des einen für identisch erklären könnte mit einer einzelnen Zelle des andern, oder eine Zellgruppe des einen, weiterentwickelten Exemplars mit Bestimmtheit identificiren dürfte mit den Descendenzen einer bestimmten Zelle des andern, jüngeren Exemplars; dies kann man zwar bei einer so regelmässigen Entwickelung, wie etwa die von *Capsella* ist, unbedenklich thun, hier aber ist es nicht nur unzulässig, sondern sogar unmöglich; denn die betr. Theile verschiedener, selbst annähernd gleichaltriger Keimlinge bieten ziemlich verschiedene Bilder.

Die Hauptursache der in dem untern Keimtheil so lange herrschenden Unbestimmtheit liegt in dem Antheil, welchen der Vorkeim an der Keimentwickelung selbst nimmt.

Auch in dem Vorkeim haben weitere Längs,- und auch noch

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0429-4

Quertheilungen stattgefunden; bisweilen verlaufen diese so geordnet, dass (im Längsschnitt) der Vorkeim aus drei, vier oder fünf ziemlich regelmässigen Längsreihen zusammengesetzt erscheint, und in diesem Falle sieht es häufig so aus, als ob einige der innern, also der Pleromreihen des Embryo sich direct in den Träger hinein fortsetzten; in andern Fällen dagegen liegen die Vorkeimzellen ziemlich wirr, wie überhaupt die ganze Vorkeimentwickelung ausserordentlich variabel ist. (S. Fig. 25, mit sehr stark entwickeltem Vorkeim.).

Der so gebildete Träger schliesst sich mit so breiter Basis an den Embryo an, dass letzterer in manchen Fällen selbst dann noch, wenn er schon aus Hunderten von Zellen besteht, nur als das verdickte Ende eines keulenförmigen Körpers erscheint. Die Wirkung dieses Verhältnisses ist dabei dieselbe, wie in andern Fällen, wo der Vorkeim in seinem dem Embryo anhängenden Theil sich massig entwickelt, z. B. bei *Fritillaria* und bei den Gräsern: Die Scheidung zwischen Embryo und Träger einerseits und zwischen Wurzelkörper und Wurzelhaube andererseits wird in eine sehr späte Periode gerückt. Das massgebende Ereigniss für die Differenzirung im untern Keimlingsende ist die Constituirung des untern Dermatogens. Dieses wird bei einer regelmässigen Dikotylen-Entwickelung gebildet durch die untere Tochterzelle der Anschlusszelle, welche zwischen die seitlich von ihr gelegenen, dem zweiten Keimstockwerk angehörenden Dermatogenzellen hineintritt, und später nach unten zu Haubenzellen abgiebt; es ist also definitiv gebildet, sobald die Anschlusszelle sich einmal horizontal getheilt hat. Auch bei *Asclepias* entsteht das untere Dermatogen in derselben Region, und die Zellen, welche es zusammensetzen, gehören auch hier höchst wahrscheinlich den Descendenzen der untern Hälfte der Anschlusszelle an; man ist aber selbst in einem Stadium, in welchem der obere Keimtheil bereits die Kotyledonen hervorgewölbt hat, noch nicht im Stande, alle einzelnen Zellen zu bezeichnen, welche es zusammenzusetzen bestimmt sind; nur ganz allmälig arbeitet sich aus den dort gelegenen Massen eine Reihe heraus, welche seitlich nach oben sich an das Dermatogen anschliesst, und somit sich als Dermatogen kennzeichnet, und die darunter gelegenen, nun auch ziemlich gut in Reihen geordneten Zellen als Wurzelhaube betrachten lässt. Letztere setzt sich ihrerseits überhaupt nie mit Bestimmtheit ab gegen den Vorkeim, sondern bleibt bis zu dessen Verschrumpfung ohne feste Grenze mit ihm verbunden (Fig. 26 und 27).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0430-5

Sobald das untere Dermatogen sich bestimmt ausprägt, ist man auch im Stande, sich in der Initialengruppe des Wurzelvegetationspunktes zurechtzufinden, und von hier aus die Reihen beider innern Gewebegruppen zu verfolgen.

Gegen die Reife hin zeigt (Fig. 28.) der Keimling eine unter dem Vegetationspunkt ziemlich dicke, mit ein paar Zellreihen weit an den Seiten des Wurzelkörpers emporgreifende Wurzelhaube; die Initialengruppe weist nicht selten noch immer Unregelmässigkeiten in der Lagerung ihrer Zellen auf.

Die äussere Gliederung des obern Keimtheils, welche erst ziemlich spät, d. h. erst dann beginnt, wenn der Embryo schon eine ansehnliche Zellkugel von ca. 0,2 mm. repräsentirt, bietet sonst nichts Bemerkenswerthes. Die zukünftige Hauptaxe stellt kurz vor der Reife eine ziemlich breite, flache Erhebung dar, in welcher sich unterhalb des Dermatogens zwei Periblemreihen sehr deutlich unterscheiden lassen.

Die Anklänge an die Entwickelungsweise der Monokotyledonen, welche in diesem Entwickelungsgange und namentlich in der Gestaltung des untern Keimlingsendes sich zeigen, sind so in die Augen springend, dass es einer besonderen Hervorhebung derselben nicht bedarf. In manchen Punkten mit diesen zu vergleichende, wenn auch wesentlich andere Abweichungen, die indess im Ganzen nicht so bedeutend sind, zeigt die Embryoentwickelung von

Oxalis Valdiviensis Bert.

Die Betrachtung eines Embryo, in welchem eben die wichtigsten Gewebesonderungen vollzogen sind, bietet ein vollkommen regelmässiges Bild (Fig. 29.) Eine Längs- und eine Querwand theilen denselben in eine kotyle und eine hypokotyle, in eine rechte und eine linke Hälfte; die abgesonderten Dermatogenzellen hüllen ihn gleichmässig ein. Die kotyle Hälfte enthält eine einfache Lage von Binnenzellen mit mannigfaltig gestellten Wänden. Die zweite Keimetage ist, dem gewöhnlichen Verlaufe entgegen, zuerst horizontal getheilt worden, dann erst hat in den dadurch entstandenen zwei Zelllagen die Theilung in äussere (Periblem-) und innere (Plerom-) Zellen stattgefunden. Dies geht daraus hervor, dass (im optischen Längsschnitt) die Querwände in dieser Etage von dem Dermatogen bis in die Mitte continuirlich sind, während die Wände zwischen den inneren und äusseren Zellen in den zwei Lagen nicht an demselben Punkte an diese Querwände angesetzt sind, und oft auch in dem untern Zellenpaar noch fehlen, während

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0431-1

die im oberen schon vorhanden sind, weil sie der bedeutenderen Grösse des oberen Paares wegen hier eher entstehen (Fig. 29, 30.).

Die nächste Vorkeimzelle, welche bestimmt ist, die von Hanstein Hypophyse genannte Partie aus ihrem obern Theil zu bilden, schliesst sich mit breiter Fläche der Embryokugel an, und die Haut-, Hüll-und Füllgewebezellen des untern Keimtheils sind sämmtlich auf sie aufgesetzt. Sie wird zunächst senkrecht getheilt; oft aber fällt die Wand, durch welche dies geschieht, nicht in die Mitte, und es entsteht bald darauf noch eine zweite Längswand, so dass drei einander gleiche Zellen entstehen, welche auch fernerhin als gleichwerthig erscheinen. Querwände theilen darauf diese Zellen in obere und untere; die oberen gehören von nun an dem Embryo zu, während die untern wieder dem Vorkeim zufallen, und später ein Anhängsel an der Wurzelhaube bilden.

Der Vorkeim besteht unterhalb der oben erwähnten nur noch aus einer oder zwei Zellen, welche bisweilen einfach bleiben, in andern Fällen ein- oder zweimal sich spalten; es herrscht also hier die allerwärts im Träger übliche Unbestimmtheit.

Die nachträglich dem Keimling selbst zugewiesenen Zellen ragen nach einiger Zeit, während welcher der obere Keimtheil schon die Keimblätter hervorzuwölben beginnt, aus der Lücke zwischen den untern Dermatogenzellen, in welcher sie liegen, nach oben hervor, in das Innere der zweiten Keimetage hinein; Quertheilungen zerlegen sie dann in eine obere Reihe, welche die Initialen des Periblems darstellt, und eine untere, welche das nach unten abschliessende Dermatogen ist.

Letztere erleidet nach gewöhnlich zunächst erfolgenden Längstheilungen noch eine Quertheilung, welche nach unten hin die erste Haubenreihe liefert (falls man nicht etwa geneigt ist, die obenerwähnten, noch weiter nach dem Träger zu gelegenen Zellen bereits als solche zu betrachten). Durch Tangentialtheilung der seitwärts anschliessenden, dem zweiten Keimstockwerk entstammenden Dermatogenzellen verlängert die Wurzelhaube ihre Reihen schräg aufwärts.

Die Entwickelung von *Oxalis* schliesst sich also dem allgemeinen Typus der Dikotylenentwickelung ziemlich gut an; indess enthält die soeben gegebene Beschreibung nicht nur bereits mancherlei Unregelmässigkeiten, sondern sie repräsentirt auch nur den allgemeinen Gang, welcher von den einzelnen Individuen keineswegs in Bezug auf jede einzelne Zelltheilung eingehalten wird. Vielerlei Verschiebungen, abnorm gestellte einzelne Theilungswände,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0432-7

lange Zwischenräume zwischen den entsprechenden Theilungen nebeneinanderliegender, gleichgeordneter Zellen sind die Ursache, dass in vielen Fällen das bekannte regelmässige Bild des Dikotylenkeimlings in allen seinen Theilen erst gegen Ende der Keimentwickelung heraustritt. Auch hier ist es wieder das untere Keimende, von dem dies vorzugsweise gilt, und es scheint auch hier wieder die Ursache in der breiten Basis zu liegen, mit welcher der Embryo dem Träger ansitzt.

Helianthus annuus.

Die frühste Entwickelung von *Helianthus annuus* schliesst sich an diejenige der meisten bekannten Dikotylen an; nur geht die Quertheilung der obersten, angeschwollenen Vorkeimzelle der Längstheilung voran, und die Längstheilung scheint meist in der obern der so entstandenen Tochterzellen zuerst zu erfolgen. Die Anschlusszelle ist schon früh beinahe so breit wie der übrige Theil des Embryo, so dass sie dessen ganze Bassis in voller Breite bildet; der Vorkeim ist sehr kurz, und besteht Anfangs meist nur aus einer Zelle. Hofmeister[1]) giebt Abbildungen solcher Zustände, welche hiermit übereinstimmen; an gleicher Stelle behandelt er die Befruchtung und Vorkeimbildung dieser Pflanze.

Da aber von diesem Zustande an alle Zelltheilungen in der bei den Dikotyledonen gewöhnlichen Weise erfolgen, so bietet kurz vor dem Beginn der Keimblattbildung der Embryo in allen seinen Theilen das bekannte Bild einer dikotylen Pflanze in diesem Stadium: Man unterscheidet an ihm eine etwas stärker als gewöhnlich entwickelte kotyle, und eine hypokotyle Keimhälfte; letztere besteht aus zwei oder drei Periblemschichten, und (im Längsschnitt) etwa drei Pleromreihen; das Dermatogen überzieht gleichmässig die ganze Kugel. Die Anschlusszelle hat nach unten eine Zelle abgeschieden, welche Vorkeimzelle bleibt, und sich dann nochmals quer getheilt; darauf haben die beiden Tochterzellen Längstheilungen erfahren; die beiden unteren der so entstandenen vier Zellen sind leicht als die Initialen des Dermatogens, und die beiden oberen als die des Periblems zu erkennen.

Wenn der Embryo die Kotyledonen anzulegen beginnt, so wächst er stark in die Breite, so dass er ein Bild darbietet, welches dem von Hanstein Taf. V, Fig. 35 für *Oenothera* gegebenen ziemlich ähnlich ist. Die Keimblätter erreichen bald eine

1) Hofmeister, die Entstehung d. E. d. Ph., Taf. XIII, Fig. 15—21.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0433-3

beträchtliche Grösse, so dass sie den Haupttheil der Masse des Embryo ausmachen, während der hypokotyle Theil sehr kurz bleibt, und fast nur in die Breite und Dicke wächst; da die Keimblätter Anfangs stark divergiren und eine concave Innenseite haben, so erhält der ganze Keimling beinahe die Gestalt eines Kahns, dessen Vorder- und Hintertheil durch die Keimblätter gebildet wird. Durch diese Umstände wird die Verfolgung der innern Zelltheilungen während dieser Periode sehr erschwert; erst einige Zeit vor der Samenreife wird sie wieder bequem möglich, weil dann die Anfertigung brauchbarer Schnitte ausführbar ist. Trotzdem lässt sich das Nöthige feststellen, was diese Periode betrifft; nämlich einerseits, dass die Wurzelhaube, ganz der Darstellung Hansteins, und für *Helianthus* speciell der Reinkes gemäss, von vorn herein durch Tangentialtheilung des Dermatogens entsteht, und durch Wiederholung derselben um neue Schichten verdickt wird; und andererseits, dass die von vorn herein angelegten, inneren Gewebesonderungen aufrecht erhalten werden. Mit der Herstellung der bis hierher erwähnten Gebilde schliesst aber die Keimentwickelung von *Helianthus* nicht ab, sondern es geschehen vor der Samenreife noch eine Reihe von weiteren Entwickelungsschritten. Dieselben betreffen zunächst das Plerom. Die axilen Reihen desselben vergrössern ihre Zellen besonders in der Querrichtung, ohne Längstheilungen zu erleiden, so dass letztere nach und nach kubisch, dann flach, tafelförmig werden; sie verhalten sich ganz wie das Periblem. Die äussern Pleromreihen hingegen erfahren viele Längstheilungen; ihre Zellen werden infolge dessen viel kleiner, und prismatisch. Das Plerom differenzirt sich also in ein dem Rindenparenchym in Bezug auf die Form der Zellen ganz analoges Markparenchym, und einen Procambiummantel. Eine scharfe Grenze zwischen diesen beiden Gewebeformen existirt nicht, sondern die Zellformen gehen allmälig aus dem einen Extrem der Bildung in das andere über.

Die äusserste Schicht des Pleromcylinders unterscheidet sich scharf von den übrigen: ihre Zellen haben in radialer Richtung einen ziemlich beträchtlichen Durchmesser, und einen viel dichteren Inhalt als die übrigen. Diese Schicht ist das Pericambium; dasselbe lässt sich leicht bis auf den Wurzelvegetationspunkt hinab verfolgen, wo es aus besonderen Initialen hervorgeht.

(Schluss folgt.)

Redacteur: Dr. **Singer**. Druck der F. Neubauer'schen Buchdruckerei (**F. Huber**) in Regensburg.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03640-0434-9

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1874

Band/Volume: 57

Autor(en)/Author(s): Fleischer Emil

Artikel/Article: Beiträge zur Embryologie der Monokotylen und Dikotylen 416-432