Die Samenanlage von Drimys Winteri und die Endospermbildung bei Angiospermen.

Von **Eduard Strasburger.**

Hierzu Tafel VII u. VIII.

Es erregte seinerzeit einiges Aufsehen, als festgestellt wurde, dafs die Magnoliacee Drimys, sowie die den Magnoliaceen nicht zu fern stehende Gattung Trochodendron im Bau ihres Holzes an die Nadelhölzer erinnern. Diese Tatsache gewann noch an Bedeutung, als auch andere Merkmale geltend gemacht wurden, die für eine phylogenetische Beziehung der Magnoliaceen zu den Gymnospermen sprechen sollten.

Eine nähere Untersuchung der in den Samenanlagen von Drimys sich abspielenden Entwicklungsvorgänge erschien unter diesen Umständen sehr erwünscht. Konnte sie doch möglicherweise einige Lücken im System überbrücken und die phylogenetische Deutung der im Embryosack der Angiospermen sich vollziehenden Gewebebildung erleichtern.

Mitte April 1904 traf ich Drimys Winteri reichlich blühend im botanischen Garten zu Lissabon an. So konnte ich mich genügend mit Untersuchungsmaterial versehen, das ich freilich nur in absoluten Alkohol einlegen und, da mein Aufenthalt in Lissabon kurz bemessen war, in denjenigen Entwicklungszuständen erlangen konnte, die zur gegebenen Zeit vorlagen.

Zu meiner Freude stellte es sich bei der Untersuchung heraus, dafs die Fixierung des Materials eine recht gute war. Auch enthielt es alle erwünschten Entwicklungszustände der Samenanlagen bis zur Fertigstellung des Embryosacks. Hingegen waren die befruchteten und den Beginn der Endospermbildung zeigenden Samenanlagen rar. Alle Stadien aber, die für die in Betracht kommenden Fragen ins Gewicht fielen, lagen vor und gestatteten somit ein abschliefsendes Urteil innerhalb des gesteckten Zieles.

Bekanntlich war es Göppert[1]), der im Jahre 1842 zuerst den Nachweis führte, dafs Drimys mit den Gymnospermen darin übereinstimme, dafs sein Holz nur aus Tracheïden bestehe. Freilich neigte Göppert in seinem Aufsatze mehr dazu, das Gewicht auf die Unterschiede der verglichenen Hölzer zu verlegen und betonte es, dafs eine

1) Über die anatomische Struktur einiger Magnoliaceen, Linnaea Bd. XVI, pag. 135.

wirkliche Übereinstimmung des Holzes von Drimys und der Gymnospermen nicht bestehe und sich nur auf ihre gleichförmige Zusammensetzung aus Tracheïden beschränke. Umgekehrt war W. Eichler in seiner auf das Holz von Drimys und von Trochodendron bezüglichen Veröffentlichung[1]) mehr geneigt, den Schwerpunkt in die Übereinstimmung, die beide mit den Gymnospermen zeigen, zu verlegen. Es sei allerdings richtig, meinte er, dafs eine Verwechslung beider Hölzer nicht möglich sei, indem die abweichende Gestalt der Zellen der sekundären Markstrahlen, „welche bei Drimys stets in vertikaler, bei den Coniferen in horizontaler Richtung am meisten verlängert sind“ ..., sowie die, „wenn auch nicht in ihrem Wesen, so doch dem äufseren Aussehen nach bestehende Verschiedenheit der Tüpfel“, unmittelbar auffalle, doch stimme Drimys gerade in demjenigen Punkte mit den Coniferen überein, „den man für die letzteren als den einzigen, oder doch den wesentlichsten Differenzialcharakter von den Laubhölzern betrachtet“, so „dafs sich die Unterschiede nur auf Merkmale von untergeordneter Bedeutung beschränken“.

Dem Beispiel von Drimys fügte Eichler jenes von Trochodendron aralioides Sieb. et Zucc. hinzu. Es ist dessen Holz ganz analog jenem von Drimys gebaut und nur aus der verschiedenen Zahl der Zellreihen in den Markstrahlen und der kreisförmigen Gestalt der meist in zwei bis drei Längsreihen angeordneten Tüpfel ergeben sich Unterscheidungsmerkmale.[2]) Nach Eichler ist die Gattung Trochodendron weiter als die Gattung Drimys von den Magnoliaceen und Schizandreen entfernt und er trägt Bedenken, sie mit Drimys in den Winteraceen zu vereinigen. In seinem die Blütendiagramme behandelnden Werke bringt Eichler[3]), im Anschlufs an Bentham-Hooker[4]), Trochodendron in einer besonderen Gruppe der Magnoliaceen unter, der Gruppe der Trochodendreae, welche er auf die Gruppe der Wintereae (Illicieae), der Drimys angehört, folgen läfst. Den Wintereen geht als erste Gruppe unter den Magnoliaceen die der Magnolieae voraus. In den natürlichen Pflanzenfamilien von Engler-Prantl[5]) sind die Illicieae, mit Drimys, als eigene Gruppe

---

1) Bemerkungen über die Struktur des Holzes von Drimys und Trochodendron, sowie über die systematische Stellung der letzteren Gattung, Flora Bd. 22, 1864, pag. 449.

2) l. c. pag. 454.

3) Bd. II, 1878, pag. 150.

4) Genera Bd. I pag. 954.

5) III. Teil, 2. Abteilung, 1891, pag. 18, 21.

bei den Magnoliaceen verblieben, die Trochodendraceen bilden hingegen eine besondere Familie, die durch die Lactoridaceae von den Magnoliaceen getrennt ist. In der nachträglichen Übersicht der Embryophyta siphonogama, im Anhang der natürlichen Pflanzenfamilien, bildet Engler aus den Trochodendraceen sogar eine besondere Unterreihe, die in der Reihe der Ranales auf die Unterreihe der Nyphaeineae folgt und von der Unterreihe der Ranunculineae gefolgt wird, an welche erst die Unterreihe der Magnoliaceae anschliefst. — Wollte man H. Halliers phylogenetischem Entwurf eines Systems der Blütenpflanzen folgen[1]), so kämen die Magnoliineae an deren Ausgangspunkt zu stehen, und zwar mit einer hypothetischen Gruppe der Magnoliaceen, die Drimytomagnolieae genannt wird, und die von den fossilen Bennettitaceen[2]), oder nahe diesen von Cycadaceen abstammend, zwischen jenen Gewächsen und den Illicineen, Schizandreen und Magnolien vermitteln würde.

Den Hölzern mit coniferenähnlichem Aufbau ist neuerdings, nach Solereder[3]), noch das Holz von Tetracentron Oliv. hinzuzufügen, einer Gattung, die nicht ohne Bedenken bei den Trochodendraceen untergebracht wurde[4]). H. Hallier stellt Tetracentron und Trochodendron zu den Hamamelidaceen und verwertet sie in seinem Entwurf, um den Anschluſs der Amentiflorae an die Illicieae zu gewinnen.[5]). Zu erinnern wäre an dieser Stelle, was von Solereder[6]) hervorgehoben wurde, „daſs die Gattung Drimys gegenüber Illicium Gefäſse mit nicht groſsem, mehrseitigem Lumen besitzt“ und daſs in der Tribus der Trochodendreen sich die Gattung Euptelea ebenso zu Trochodendron verhält.

Wenn Drimysholz in Querschnitten betrachtet wird, so ist seine Ähnlichkeit mit Coniferenholz in der Tat auffällig. Sie erscheint wesentlich geringer an radialen Längsschnitten. Das Bild der verhältnismäſsig kleinen, spaltenförmig ausmündenden, an breiteren Tracheïden zweireihig angeordneten Hoftüpfel läſst sich noch unschwer

---

1) Ein zweiter Entwurf des natürlichen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen, Ber. d. deutsch. bot. Gesell. 1905 pag. 85.

2) H. Hallier, Beiträge zur Morphogenie der Sporophylle und des Trophophylls, in Beziehung zur Phylogenie der Kormophyten. Jahrb. d. Hamburg. Wiss. Anst. Bd. XIX, 1901, 3. Beiheft pag. 25.

3) Systematische Anatomie der Dicotyledonen, 1899, pag. 38.

4) Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien, III. Teil, 2. Abt. pag. 273.

5) l. c. pag. 89 und Beiträge zur Morphogenie etc. pag. 95.

6) Über den systematischen Wert der Holzstruktur bei den Dicotyledonen, 1885, pag. 52, 53.

an Araucarienstruktur [1]) anknüpfen, nicht so hingegen die Markstrahlen, die durchaus dicotylen Aufbau zeigen. In ihrer Wandverdickung, der Sonderung in stehende und liegende Zellen, einer Einschränkung der ersteren auf die Ränder einschichtiger Markstrahlen und ihrer Ausbildung auch auf den Seiten mehrschichtiger Markstrahlen, weichen die Markstrahlen von Drimys von jenen aller Gymnospermen ab, bieten dagegen Übereinstimmungen mit zahlreichen dicotylen Hölzern. Ich habe den Bau des Holzes von Drimys Winteri seinerzeit eingehend in meinem Buch „Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen“ behandelt [2]) und dort auch das soeben erörterte Verhalten der Markstrahlen schon berührt [3]). In dem nämlichen Buche findet sich auch eine Schilderung des Bastes von Drimys [4]), die eine hinlängliche Beachtung bei der Erörterung phylogenetischer Beziehungen dieser Pflanze zu den Gymnospermen nicht fand. Die Siebröhren von Drimys sind nämlich, wie bei allen Angiospermen mit Geleitzellen versehen, während letztere, soweit meine Erfahrung reicht, allen Gymnospermen und auch Gefäfskryptogamen abgehen. Die Allgemeinheit der Erscheinung verleiht ihr eine prinzipielle Bedeutung. Es liegt mir fern deshalb zu behaupten, dafs der tracheïdale Aufbau des Holzes von Drimys, von Trochodendron und von Tetracentron, nicht einen erhalten gebliebenen Rest von früheren gymnospermen Vorfahren bedeute, doch mufs ich betonen, dafs im übrigen eine grofse Lücke die beiderseitigen Stammstrukturen trennt.

Ein die Magnoliaceen mit den Gymnospermen verknüpfendes Zwischenglied war auch den Entwicklungsvorgängen nicht abzugewinnen, die sich in den Samenanlagen von Drimys abspielen. Es zeigte Drimys vielmehr ein so ausgeprägt angiospermes Verhalten, dafs die etwaige Aussicht, andere Pflanzen derselben Familie oder nah verwandter Familien könnten die erwünschten Übergänge aufweisen, dadurch recht schwach geworden ist. Konnten doch gerade an Drimys, im Hinblick auf seinen Holzbau, ganz besondere Erwartungen geknüpft werden.

Die mafsgebenden Entwicklungzustände habe ich in den beigefügten Figuren zusammengestellt.

---

1) Besonders an jene fossiler Araucariten, z. B. an das von Walter Gothan, zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer, Abhandl. d. Kgl. Preufs. Geol. Landesanstalt, Neue Folge, Heft 44, 1905, pag. 16, veröffentlichte Bild.

2) Histologische Beiträge, Heft III, 1891, pag. 161.

3) pag. 163 und 210.

4) pag. 165.

Wir sehen in Fig. 1 Taf. VII eine junge anatrope Samenanlage von Drimys Winteri mit schon ziemlich weit vorgeschrittenen Integumenten. Das Archespor hat eine Deckzelle abgegliedert, die sich übers Kreuz teilte und sich hierauf auf der einen Seite in zwei Etagen zerlegte. Der entsprechend vergröfserte Kern der Embryosackmutterzelle bereitet sich zur Reduktionsteilung vor. In Fig. 2 ist ein ähnlicher Kern bereits in das synaptische Stadium eingetreten. Die Fig. 3 führt einen späteren Zustand vor, der die Trennung der Doppelfäden der Knäuel zeigt, jenen Vorgang, der früher als erste Längsspaltung angesehen wurde. In Fig. 4 sind die Chromosomenpaare an der Kernwandung verteilt. Es liegt das Stadium der Diakinese vor, welches auch hier eine Zählung der Chromosomenpaare ermöglicht. Da die Zahl hoch ist, so läfst sie sich nur mit relativer Sicherheit bestimmen. Die meisten Zählungen sprachen für das Vorhandensein von 36 Chromosomenpaaren. Damit würde die Angabe von Guignard sich unschwer vereinigen lassen, dafs die Pollenmutterzellen von Magnolia Yulan und M. Soulangeana gegen 40 Chromosomen, somit Chromosomenpaare, führen[1]). In den Integument- und Nucellarzellen von Drimys wiesen mir die Teilungsbilder stets überaus zahlreiche Chromosomen auf, die wegen ihrer geringen Gröfse und starken Zusammendrängung sich nicht genau zählen liefsen, sehr wohl aber 72 betragen konnten.

Die Embryosackmutterzelle von Drimys vollzieht eine Zweiteilung und ihre beiden Tochterzellen wiederholen den Vorgang. Die untere Zelle zeigt während beider Teilungen bedeutendere Gröfse. Die Teilung erfolgt in der Mutterzelle und der unteren Tochterzelle der Quere nach, während die obere Tochterzelle eine schräge oder selbst longitudinale Teilung ausführt. Das Bild, das sich hieraus ergibt, wird uns durch die Fig. 5 Taf. VII vorgeführt. Dann beginnt sofort die Verdrängung der drei oberen Zellen durch die untere sich rasch vergröfsernde Embryosackanlage (Fig. 6). In dieser erfolgen die bekannten Kernteilungen (Fig. 7 und 8) und führen zur Anlage der drei Zellen des Eiapparates und der drei Gegenfüfslerinnen. In typisch angiospermer Weise treten nun die beiden Polkerne die Wanderung an, um sich aneinander zu schmiegen (Fig. 9) und mit-

1) Les centres cinétiques chez les végetaux. Ann. d. sc. nat. Bot. 8e série, Bd. VI, 1898, pag. 196. Frank Marion Andrews, Karyokinesis in Magnolia and Liriodendron with special reference to the behavior of the chromosomes, Beihefte zum Bot. Centralbl. Bd. XI, 1902, pag. 137, nimmt gegen 48 Chromosomenpaare an, wofür eine Stütze in den Figuren der beigefügten Tafel fehlt.

einander hierauf zu verschmelzen (Fig. 10). Die Synergiden haben nur schwach entwickelte Fadenapparate aufzuweisen und statt einer grofsen Vacuole unter dem Kern führen sie deren meist mehrere entsprechend kleinere (Fig. 11). Öfters rückt der sekundäre Embryosackkern tiefer zu den Antipoden hinab. Diese bleiben klein und schrumpfen weiterhin zusammen (Fig. 12). Die Fig. 13 führt uns den Augenblick der Befruchtung des Eies vor. Der kleinere, dichtere Spermakern liegt dem Eikern an. Das Bild gleicht zahlreichen anderen, die für Angiospermen bekannt sind, im besondern auch jenen, die Gulgnard für Ranunculaceen veröffentlicht hat[1]). In Fig. 14 wird ein etwas späterer Zustand vorgeführt, der je einen Spermakern mit dem Eikern und mit dem sekundären Embryosackkern vereinigt zeigt. Beide Spermakerne haben schon annähernd das Gefüge der Kerne, mit denen sie kopulieren, erlangt, sind aber an ihrem kleineren Kernkörper noch kenntlich.

Der aus zwei Polkernen und einem Spermakern hervorgegangene Endospermkern tritt alsbald in Teilung ein und eilt, wie meist üblich, in seiner Entwicklung dem befruchteten Ei voran. In Fig. 15 habe ich den oberen Teil eines Embryosacks, der bereits zahlreiche Endospermkerne und einen mehrzelligen Embryo führte, zur Anschauung gebracht. Eine grofse Auswahl solcher Bilder lag mir nicht vor, da mein Material nur vereinzelt über den Befruchtungsvorgang hinausreichte.

Aus dieser Schilderung geht somit hervor, dafs Drimys Winteri sich wie eine typische angiosperme Pflanze verhält und dafs bei ihr die phylogenetische Anknüpfung der Endospermanlage an die Prothallienbildung der Gymnospermen genau dieselben Schwierigkeiten, wie bei anderen Angiospermen bereitet.

Mein Urteil über die Endospermbildung bei den Angiospermen hat sich seit der Veröffentlichung meines Aufsatzes in der botanischen Zeitung 1900[2]) nicht geändert. Ich halte diese Endospermbildung für eine Fortsetzung der zuvor unterbrochenen Prothalliumbildung und die Verschmelzung der Kerne, die ihr vorausgeht, für einen sekundär eingeschalteten Vorgang. Wenn ich auf diesen Gegenstand hier nochmals zurückkomme, so ist es, weil ich meine Auffassung jetzt auf

---

1) La double fécondation chez les Renonculacées, Journ. de Bot. Bd. XV, 1901, pag. 394.

2) Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung“ bei den Angiospermen. Bot. Ztg. 1900 zweite Abteilung pag. 293.

noch breiterer Basis stützen kann und weil ich aufserdem für notwendig erachte, einer andern Ansicht entgegenzutreten, die neuerdings wieder in sehr bestimmter Weise sich geltend macht.

Aus einzelnen Sätzen, die Gaston Bonnier in dem diesjährigen Märzhefte der Revue générale de Botanique [1]) niederschrieb, müfste man nämlich schliefsen, es sei ausgemachte Sache, dafs das Endosperm der Angiospermen, so wie es G. Le Monnier [2]) zuerst, und zwar schon 1887 angesprochen hatte, einen Embryo vorstelle. Bonnier [3]) zieht die Cycadeen besonders zum Vergleich heran. Ihr befruchtetes Ei vermehre durch freie Teilung seine Kerne, die sich peripherisch in ihm lagern und zwischen denen simultane Scheidewandbildung weiterhin erfolge, so wie bei der Zellbildung im protoplasmatischen Wandbeleg der meisten angiospermen Embryosäcke. Nur eine Keimanlage entwickle sich bei Cycas weiter und verdränge die andern, die ihr als Nährmaterial dienen. So auch verdränge und verzehre bei den Angiospermen die eine bevorzugte Keimanlage jenen anderen Keim, das Endosperm, das ebenfalls einem Befruchtungsvorgang seine Entstehung verdankt und das ein Nährkeim sei. Das Endosperm der Angiospermen müsse demgemäfs mit einem Cycadeenkeim auf dessen jüngstem „proembryonalen" Entwicklungsstadium homologisiert werden. Ähnliche Vergleiche mit den Coniferen sollen die Übereinstimmungen auch mit ihnen erweisen.

In Wirklichkeit fehlt aber für eine solche Homologisierung jeder Anknüpfungspunkt und die Lücke, die in der Einbildungskraft dabei übersprungen wird, bleibt unausgefüllt.

Wo existiert ein Gewächs, dessen Verhalten eine solche Auffassung rechtfertigen sollte? Tatsächlich wachsen bei den Gymnospermen alle Keimanlagen in das Prothalliumgewebe hinein, niemals eine Keimanlage in eine andere. Sie leben alle auf Kosten des Prothalliumgewebes und wenn in letzteres nacheinander mehrere Keimanlagen eingedrungen sind, macht alsbald der bevorzugte Keim eine Weiterentwicklung der anderen Keime unmöglich, indem er alle Nahrungsstoffe an sich reifst und schliefslich, bei weiterer Gröfsen-

---

1) Remarques sur la comparaison entre les Angiospermes et les Gymnospermes, Bd. XVII, 1905, pag. 97.

2) Sur la valeur morphologique de l'albumen chez les Angiospermes; Journ. de Bot. Bd. I, pag. 140.

3) Gleich auf der ersten Seite des Bonnier'schen Aufsatzes heifst es, andere Homologien könnten heute nicht mehr in Vorschlag kommen, „puisque l'albumen est un embryon".

zunahme auch jene schwächeren Keime verdrängt und resorbiert. Das ist der nämliche Vorgang, der sich bei Angiospermen im Falle von Polyembryonie einzustellen pflegt und er allein ist mit dem, was bei Gymnospermen sich abspielt, vergleichbar.

Doch die „Befruchtung" des sekundären Embryosackkerns bei Angiospermen ist es, die jetzt zu einem Vergleiche ihres Endosperms mit einer Keimanlage vornehmlich anlockt. Wie sieht es aber nach dem jetzigen Stande unseres Wissens um diese Befruchtung aus? Guignard[1]) faſste bereits Bedenken gegen diese Bezeichnung, da im Befruchtungsakt sich Kerne mit der gleichen reduzierten Zahl von Chromosomen vereinigen, was bei der Bildung der Endospermanlage nicht der Fall sei. Daher er diesen Vorgang nur als eine Art „pseudo-fécondation" wollte gelten lassen. Ich schlug allenfalls „vegetative Befruchtung" vor.[2]) Goebel[3]) stellte sich auf den richtigen Standpunkt, wenn er schrieb: „Ob man dabei von einer „doppelten Befruchtung" sprechen will, ist meines Erachtens unwesentlich, ich habe in dem Vorgang, seit er bekannt wurde, stets nur eine Einrichtung sehen können, welche eine Weiterentwicklung des Endosperms nur für den Fall sichert, daſs eine Embryobildung eintritt."

Die Förderung, welche die Individualitätslehre der Chromosomen in letzter Zeit erfahren hat[4]), drängt die Annahme einer Befruchtung und Keimbildung bei dem in Betracht kommenden Vorgang noch weiter zurück.

Die Kerne der Geschlechtsprodukte enthalten ein jedes Chromosom nur in der Einzahl. Die Vereinigung der Geschlechtsprodukte im Befruchtungsvorgang führt dahin, daſs im Keimkern ein jedes Chromosom zweimal vertreten ist, in je einer vom Vater und je einer von der Mutter stammenden Einheit. Hierin liegt das Wesen der neuen Generation begründet.

Im Endospermkern ist jedes Chromosom zum mindesten dreimal vertreten. Sein dreimaliges Vorhandensein stellt das gewöhnliche

---

1) Les decouvertes récentes sur la Fécondation chez les végétaux angiospermes, cinquantenaire de la société de Biologie, Volume Jubilaire 1899, pag. 197 und L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. Ann. des sc. nat. Bot. 8e sér. Bd. XI, 1900, pag. 379.

2) Einige Bemerkungen etc. Bot. Ztg. 1900, pag. 304.

3) Organographie der Pflanzen, 1898—1901, pag. 793.

4) Th. Boveri, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, 1904, sowie meine Aufsätze über Reduktionsteilung in den Sitzungsber. der Akad. der Wiss. in Berlin, Physik.-math. Kl., Bd. XVIII, 1904, pag. 587, und Typische und allotypische Kernteilung, Ergebnisse und Erörterungen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905, pag. 1.

Verhältnis dar, doch kommt es auf diese Zahl überhaupt nicht an, wie diejenigen Fälle zeigen, wo mehr als zwei Kerne zum sekundären Embryosackkern verschmelzen [1]), oder wo nachweislich, wie bei Lilium, der untere Polkern eine vermehrte Anzahl von Chromosomen führt.[2]) Somit hat keinesfalls der mit dem sekundären Embryosackkern verschmelzende zweite Spermakern dessen Chromosomen auf die nötige Zahl zu bringen, wie er es im Ei tut, und so führt er gerade das nicht aus, worin das Wesen der Befruchtung ruht. Was ist das überhaupt für ein Zellraum, der den sekundären Embryosackkern führt und läfst er sich für eine Schwesterzelle des Eies halten, etwa als zweites Ei deuten? Die Entwicklungsvorgänge im Embryosack lehren das Gegenteil. Nachdem zwei freie Kernteilungen in den beiden Enden der Embryosackzelle vollzogen sind, werden Zellkörper um je drei Kerne dort abgegrenzt. Diese Zellbildung erfolgt nicht um die Polkerne, die somit frei den Cytoplasten der ursprünglichen Embryosackzelle zufallen. Dieser stellt einen einzigen, von einer einzigen Hautschicht umgrenzten Zellkörper dar, der sich auch als solcher benimmt und das dadurch zu erkennen gibt, dafs die beiden ihm zugewiesenen Kerne aufeinander zuwandern und sich vereinigen. Sie tun das wie in andern, an sich einkernigen Zellen, denen aus irgend welchem Grunde zwei Kerne zufielen. Dafs aber die freien Kerne in dem zuvor einzelligen Embryosack nicht zu einem Kern sich vereinigten, dafs auch späterhin die freien Endospermkerne getrennt bleiben, hängt mit den in jenen Zuständen wirksamen Entwicklungsreizen zusammen. Die Neigung zur Vereinigung stellt sich bei den Kernen mit dem Ruhestadium ein, in welches der Embryosack nach Anlage des Eiapparates und der Antipoden tritt. Sind mehr als acht Kerne

---

1) So acht Kerne bei Peperomia nach Douglas H. Campbell, Die Entwicklung des Embryosacks von Peperomia pellucida, Ber. d. deutsch. Bot. Gesell. 1899, pag. 452, und Duncan S. Johnson, On the Endosperm and Embryo of Peperomia pellucida, Bot. Gazette, Bd. XXX, 1900, pag. 1; so auch eine gröfsere Anzahl Kerne bei Gunnera nach Hans Schnegg, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Gunnera, Flora, Bd. 90, 1902, pag. 204.

2) Guignard, Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. sc. nat. Bot. 7e sér. Bd. XIV, 1891, pag. 188. E. Sargant, The formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon, I. Oogenesis, Ann. of Bot., Bd. 1896, pag. 464; D. M. Mottier, Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXI, 1898, pag. 135. Möglicherweise ist der untere Polkern auch chromosomenreicher als der obere bei Tulipa Celsiana und T. silvestris, Guignard, L'appareil sexuel dans les Tulipes. Ann. d. sc. nat. Bot., Bd. XI, 1900, pag. 379.

zuvor in der Embryosackzelle erzeugt worden, so verschmilzt nach Abgrenzung des Eiapparates und der Gegenfüfslerinnen eben eine gröfsere Zahl derselben zum sekundären Embryosackkern. Die Kerne der Eiapparatzellen und Gegenfüfslerinnen sind durch die erfolgte Abgrenzung vor dem gleichen Schicksal bewahrt. Nach alledem stellt die sekundäre Embryosackhöhle nicht ein dem Ei gleichwertiges Gebilde dar, vielmehr eine Zelle anderen Ursprungs, welche den Schwesterkern des Eies und auch den Schwesterkern einer Antipode aufnahm und in der sich diese Kerne zu einem Kern vereinigten. Im allgemeinen pflegt sich die Verschmelzung der beiden Polkerne vor Zutritt des Spermakerns zu vollziehen und es ist ganz nebensächlich, ob dieser sich mit dem Verschmelzungsprodukt der zwei Polkerne oder zunächst nur mit einem der noch nicht verschmolzenen Polkerne vereinigt. Bei Drimys ist, wie das auch sonst meist der Fall, die Verschmelzung der Polkerne vor Zutritt des Spermakerns so weit gediehen, dafs auch ihre zunächst getrennt gebliebenen Nucleolen nur einen entsprechend vergröfserten Nucleolus bilden. (Fig. 12 Taf. VIII).

Kaum erscheint es nötig noch weiter hinzuzufügen, dafs keiner der zahlreichen Beobachter, die bisher die Entwicklungsvorgänge in den Embryosäcken der Angiospermen verfolgten, über Formgestaltungen des Endospermkörpers zu berichten wufste, die auch nur entfernt an Keimbildungen erinnerten, während doch sogar Nucellarwucherungen, wenn sie in die Embryosackhöhle hinein erfolgen, Keimform dort annehmen. Selbst ein solches Endosperm, wie jenes von Ricinus communis, das bei der Keimung des Samens ein lebhaftes Wachstum zeigt[1]), verät dabei ebensowenig Keimgestaltung wie der Endospermkörper einer Cycadee, wenn er die Samenschale sprengt und ergrünt[2]).

Trotz seiner hohen Chromosomenzahl neigt der sekundäre Endospermkern unter normalen Verhältnissen nicht zur Teilung, auch wenn die Samenanlage die Anregung zur Weiterentwicklung erhielt. Er braucht hierzu die Substanz des Spermakerns, wie das besonders schön einige von Guignard[3]) bei Naias major beobachtete Fälle

---

1) Hugo v. Mohl, Ein Beitrag zur Geschichte der Keimung, Bot. Ztg. 1861, pag. 258; Georg Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung, Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, 1885, pag. 548.

2) E. Warming, Ein paar nachträgliche Notizen über die Entwicklung der Cycadeen, Bot. Ztg., 1878, pag. 738.

3) La double fécondation dans le Naias major Journ. de Bot. Bd. XV, 1901, pag. 211.

lehren, wo der Embryosackscheitel zwei normale Keimanlagen führte, der sekundäre Embryosackkern aber ungeteilt zwischen diesen lag. Da war der zweite Spermakern verwendet worden, um eine zweite Zelle, ob ein zweites Ei oder eine in die Eifunktion getretene Synergide, zu befruchten und der sekundäre Embryosackkern ging leer aus. Die Abhängigkeit der Endospermbildung von dem Eintritt des Spermakerns in den Verband bietet den Vorteil, überflüssige Endospermbildung bei ausbleibender Keimbildung auszuschliefsen.

Andererseits bewirkt die Steigerung an Kernsubstanz, die der Endospermkern, seiner Entstehung zufolge, aufweist — wenn er den Impuls zur Teilung erhält, die Möglichkeit einer raschen Teilungsfolge, die entschieden Vorteile bringt. Denn so vermag die Bildung des Endosperms der Entwicklung des Keimes vorauszueilen und rechtzeitig das Nährgewebe zu schaffen, in das er eindringen soll.

Dem Umstand, dafs die Endospermkerne Verschmelzungsprodukte von mindestens drei Kernen sind, mufs andererseits auch das häufige Auftreten mehrpoliger Teilungsfiguren im Wandbeleg der Embryosäcke zugeschrieben werden. Aufserdem ist es eine nicht seltene, von mir schon vor Zeiten[1]) und seitdem wiederholt[2]) beobachtete Erscheinung, dafs bei Anlage der Scheidewände zwischen den Kernen des Wandbelegs oft mehrkernige Zellen entstehen. In diesen wiederholen sich die Kernverschmelzungen in ähnlicher Weise wie zuvor in der sekundären Embryosackzelle.

Ich halte somit an der phylogenetischen Deutung fest, die ich 1900 den Entwicklungsvorgängen in den Samenanlagen der Angiospermen gab[3]), indem ich sie für eine zerteilte oder fraktionierte Prothalliumbildung erklärte. Dieselbe, im Entwicklungsgang der Archegoniaten auf bestimmter phylogenetischer Stufe sich immer wieder äufsernde Tentenz, die Prothalliumbildung einzuschränken und sie auf die Erzeugung der Geschlechtsprodukte zu reduzieren, war es, die auch in den Samenanlagen der Angiospermen die Eibildung in die ersten Stadien der Prothalliumentwicklung verlegte. Erst die Keimernährung verlangt nach mehr Prothalliumgewebe, und so kam die Einrichtung zustande, die eine weitere Gewebebildung im Embryosack von der Keimentwicklung abhängig machte und jede überflüssige

1) Zellbildung und Zellteilung, III. Aufl., 1881, pag. 26.

2) G. Tischler, Untersuchungen über die Entwicklung des Endosperms und der Samenschale von Corydalis cava, Verh. d. naturhist.-med. Ver. zu Heidelberg. N. F. Bd. VI, pag. 351. Dort die übrige Literatur.

3) l. c. Bot. Ztg. pag. 310.

Substanzverwendung in dieser Richtung dadurch sicherte, dafs sie auch die Endospermbildung unter den Einfluſs eines Spermakerns stellte. Nur, wenn durch erfolgte Befruchtung die Keimentwicklung gesichert ist, setzt die Pflanze die unterbrochene Prothalliumbildung fort. Diese dient der Keimernährung und würde somit eine Substanzverschwendung vorstellen, so oft als die Befruchtung unterbleibt. Bei den Gymnospermen, die eine volle Ausbildung des Prothalliums in ihren Samenanlagen der Befruchtung vorausgehen lassen, wird einem überflüssigen Substanzaufwande dadurch vorgebeugt, dafs die Weiterentwicklung der Samenanlage von ihrer, auf jüngstem Entwicklungszustande erfolgenden Bestäubung abhängt. Nur die Cycadeen haben es mehrfach nicht zu diesem Grad der Anpassung gebracht und bilden Endosperm auch in unbestäubten Samenanlagen. So verhalten sich auch noch die Ginkgoales. In Abhängigkeit von der Bestäubung wurde die Weiterentwicklung der Samenanlagen auch in manchen Familien der Angiospermen gebracht, so bei Orchideen, Amentaceen [1]); doch diese Fälle blieben bei den Angiospermen vereinzelt, da wahrscheinlich die starke Einschränkung der Prothalliumbildung vor der Befruchtung meist schon den Anforderungen an Materialersparnis hinlänglich genügte. — Es ist vielleicht nicht überflüssig, hier daran zu erinnern, dafs die Endospermbildung in den Samenanlagen der Angiospermen nur da durch freie Kernteilung eingeleitet wird, wo die sekundäre Embryosackhöhlung noch an Gröfse zunimmt, nicht dort, wo sie, wie vorwiegend bei Dikotylen, nur langsam wächst. Ob also die Endospermbildung durch freie Kernteilung und hierauf folgende Vielzellbildung oder durch succedane Zellteilung erfolgt, wird somit durch Wachstumscorrelationen bedingt und hat nichts mit einer phylogenetischen Ableitung von der durch freie Kernteilung eingeleiteten Proembryobildung in den Eiern der Cycadeen zu tun.

Ich habe seinerzeit [2]) mich schon dahin geäufsert, dafs ich die Vorgänge, die in den Samenanlagen von Gnetumarten sich abspielen, nicht als eine Vorstufe des angiospermen Verhaltens zu betrachten vermag. Ich meinte und meine vielmehr, dafs die Gnetumarten das

---

1) Vergl. K. Goebel, Organographie der Pflanzen 1898—1901, pag. 793, wo aufserdem noch andere Beispiele angeführt sind. Die sonstige Literatur bei J. M. Coulter und C. J. Chamberlain, Morphology of Angiosperms, 1903, pag. 147, und Paul Guérin, Les connaissances actuelles sur la Fécondation chez les Phanérogames 1904, pag. 49.

2) l. c. Bot. Ztg. 1900, pag. 309; und Anlage des Embryosackes und Prothalliumbildung bei der Eibe, Festschrift für Haeckel 1904, pag. 12.

Endglied einer Entwicklungsreihe darstellen, die bei Welwitschia eine Reduktion der Archegonien bis auf eine Zelle, das umhüllte Ei, erreichte und die bei den meisten Gnetumarten[1]) die genannte Zellbildung um die freien Prothalliumkerne, auch um die zwischen ihnen befindlichen, auf Befruchtung harrenden Eikerne, bis auf den Zustand nach deren Befruchtung hinausschob. Bei den hypothetischen Drimytomagnolieen, die H. Hallier zwischen den fossilen Bennettitaceen und den recenten Illicieen vermitteln läfst, müfsten die Verhältnisse meiner Ansicht nach aber anders liegen. Da wäre etwa zu erwarten, dafs die durch freie Kernteilungen im protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosackes eingeleitete Prothalliumbildung bis zur Scheidewandbildung zwischen den Kernen fortschreite, hierauf eine perikline Teilung der gesonderten Kerne erfolge, durch welche bereits auch einzelne Archegoniuminitialen abgegrenzt würden, nunmehr ein Stillstand in der Entwicklung eintrete und ein aufeinander Zuwandern und darauffolgendes Verschmelzen aller nach innen zu gelegenen Kerne zur Folge hätte. Zunächst liefse sich die Zellbildung als im ganzen Umkreis des Embryosacks erfolgend vorstellen, dann als auf seine beiden Enden eingeschränkt denken. Auch dürfte zunächst wohl die Anlage mehrerer Archegoniuminitialen im Scheitel des Embryosackes anzunehmen sein, dann eine allmähliche Einschränkung der Zahl. Für die unmittelbare Bildung des Eies aus einer Archegonieninitiale würde der Verlauf der Reduktion in der Reihe der Gnetaceen bei Welwitschia die Analogie bieten; nicht so für jene Erscheinung, welche alle Angiospermen aufweisen, von der, wie sich nunmehr zeigte, auch Drimys keine Ausnahme bildet, dafs nämlich von den je zwei Kernen, welche der zweite Teilungsschritt den beiden Enden der Embryosackanlage liefert, nicht beide Kerne sich in der Ebene des Wandbeleges teilen, vielmehr ein Kern senkrecht zu ihr seine Teilung ausführt. So kommt es, dafs bei der nun folgenden Zellsonderung nicht vier, sondern nur drei der Embryosackwand angefügte Zellen entstehen. Um die dem Innenraum des Embryosacks zugekehrten Polkerne unterbleibt zugleich die Abgrenzung eines Zellkörpers. Würden vier Zellen im Wandbeleg an den beiden Enden des Embryosacks abgegrenzt worden sein, um sich hierauf periklin zu teilen, und fände hierauf eine Verschmelzung der acht Innenkerne im Innern des Embryosacks statt, so wäre die phylogenetische Ab-

1) G. Karsten, Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Gnetum, Cohns Beitr. zur Biol. der Pflanzen, Bd. VI, 1893, pag. 372.

leitung des Vorgangs nicht schwer. So wie die Sachen liegen, sind nur ganz hypotetische Deutungen möglich. Dafs die Synergiden, wie vorwiegend angenommen wird, modifizierte Eier sein sollten, halte ich für ganz unwahrscheinlich. Es ist mir nämlich kein Fall bei Gymnospermen bekannt, wo die Bildung von zwei Archegonienanlagen sich auf zwei Schwesterkerne in solcher Weise zurückführen liefse. Ich möchte daher auch jetzt die Synergiden als Prothalliumzellen aufgefafst sehen, die sich einer bestimmten Funktion angepafst haben. Zum mindestens erscheint mir diese Annahme zulässiger als die andere. Der Umstand, dafs eine Synergide ausnahmsweise befruchtet werden kann und einen Keim bildet, zeugt nicht für ihren Ursprung vom Ei. Es liegt dann vielmehr ein an sich hier auch nur überaus seltener Funktionswechsel vor. Da die Synergiden nur die einfache Zahl von Chromosomen führen, so bilden diese als solche kein Hindernis für eine Befruchtung. Andererseits sind die Synergiden ganz allgemein in ihrem Bau von dem Ei verschieden, führen ihren Kern nicht unter, sondern über der Vacuole und nehmen oft in ihrem oberen Teile die als Fadenapparat bekannte spezifische Sonderung an.

Zwei Spermakerne weisen auch die Gymnospermen meist in ihrem Pollenschlauch auf. Nur einer pflegt für die Befruchtung eines Eikerns verwendet zu werden, der andere im Pollenschlauch zu verbleiben, oder in dem Ei, in das er ebenfalls eindrang, der Resorption anheimzufallen. Jedenfalls stand aber ein zweiter Spermakern phylogenetisch den Angiospermen schon zur Verfügung. Da die Bedingungen, unter welchen sich ihre Befruchtung vollzieht, sein Vordringen bis in die Embryosackhöhlungen hinein förderten, so führten sie damit auch seine Verschmelzung mit den Polkernen herbei und konnten einen Zustand anbahnen, in welchem die Endospermbildung von dieser Verschmelzung abhängig wurde. Die Verschmelzung des Spermakerns mit dem an sich schon doppelten Embryosackkern, die durchaus an Kernverschmelzungen in vegetativen Zellen anschliefst, ist somit auch keinesfalls zu vergleichen mit den Vorgängen bei Gnetum, wo die beiden Spermakerne eines jeden der in die Embryosackhöhlung vorgedrungenen Pollenschläuche mit je einem nackten Eikern sich vereinigen.

Ohne weiteres leuchtet aber ein, dafs die Chromosomen eines Spermakerns, wenn sie den Chromosomen eines anderen Kerns hinzugefügt werden, ihren Einfluſs auf die Teilungsprodukte ausüben können. Es wäre viel auffälliger, wenn das nicht geschehen möchte, und sich nur aus den dominierenden Eigenschaften der anderen Chromosomen

erklären lassen. Dafs bei der Vereinigung des Spermakerns und des sekundären Embryosackkerns von zwei Maisrassen mit verschiedenem Endosperm ein „hybrides“ Endosperm entsteht, stempelt die Art der vorangehenden Kernverschmelzung somit durchaus nicht zu einem geschlechtlichen Vorgang.[1])

Die Bemühungen H. Halliers, den Anschlufs zwischen Angiospermen und Gymnospermen bei den Magnoliaceen zu finden, können trotz der fortbestehenden weiten Lücke, die auch diese Arbeit nicht zu vermindern vermochte, auf weitere Zuneigung der inneren Morphologen rechnen. Schwerlich werden ihm aber letztere in dem Versuche folgen, die Gnetaceen von den Gymnospermen zu trennen und neben den Loranthaceen, Myzodendraceen und Santalaceen bei den Santales unterzubringen.[2]) Von diesem Versuch läfst sich entschieden behaupten, dafs er allen auf die Embryologie und den Gewebebau der Gnetaceen gestützten Erfahrungen zum Trotz gemacht wurde.

Dafs die Zellen, welche den Eiapparat und die Gegenfüfslerinnen im Embryosack der Angiospermen bilden, das Ei ausgenommen, nicht als Eier aufgefafst werden können, habe ich bereits in meinem Aufsatz von 1900[3]) zu begründen gesucht. Ich wies dabei auf die Vermehrung durch Teilung hin, welche die Gegenfüfslerinnen bei einer Anzahl von Pflanzen nachträglich erfahren[4]). Dangeard[5]) hat daher, um die von ihm vertretene Gametennatur aller primären Gebilde des angiospermen Embryosacks zu retten, eine parthenogenische Weiterentwicklung bei solchen Antipodenzellen angenommen. Fafst man sie als Prothalliumzellen auf, so ist gegen ihre Vermehrung durch Teilung ebensowenig einzuwenden, als gegen die Teilung der Prothalliumzellen einer Filicinee oder Gymnosperme. Dafs die einfache Chromosomenzahl die Teilung nicht hindert, braucht nicht erst hervorgehoben zu werden; stellt sie doch überhaupt das ursprüngliche Verhältnis dar, während die doppelte Zahl erst das nachträgliche Produkt der geschlechtlichen Vereinigung ist. Teilen sich die Gegenfüfslerinnen für gewöhnlich nicht, so ist es nur deshalb, weil sich solche Bedingungen nicht

---

1) Vergl. die Literatur bei Paul Guérin, Les connaissances actuelles etc. pag. 47.

2) Ein zweiter Entwurf etc. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1905, pag. 90.

3) Einige Bemerkungen etc. Bot. Ztg. 1900, pag. 310ff.

4) Vergl. solche Fälle besonders bei P. Guérin, Sur le sac embryonnaire et en particulier les antipodes des Gentianes. Journ. de Bot. Bd. XVII, 1903, pag. 101.

5) Programme d'un Essai sur la réproduction sexuelle, 1900, pag. 5.

einstellen, die ihre Teilung veranlassen könnten. Eine vorausgehende Vermehrung ihrer Chromosomen auf die doppelte Zahl ist hierzu nicht nötig, wie denn die für Lilium nachgewiesene und für bestimmte Tulpen wahrscheinliche Zunahme der Chromosomenzahl in den Kernen der Antipoden nur einen besonderen Fall des Verhaltens darstellt. Dafs die Synergiden nur so äufserst selten in Teilung eintreten, erklärt sich aus der spezialisierten Struktur, in welche der Protoplast alsbald eintritt, um einer besonderen Aufgabe zu dienen.

Ist es aber nicht die Chromosomenzahl an sich, welche die primären Zellen des angiospermen Embryosacks hindert in Teilung einzutreten, so schliefst sie es andererseits aus, dafs deren Entwicklung in die Bahnen der anderen, auf doppelte Chromosomen eingerichteten Generation einlenkt. Daraus erklärt sich, warum im allgemeinen Adventivkeime ihren Ursprung in Nucellarzellen, die mit doppelter Chromosomenzahl ausgestattet sind, nehmen, beziehungsweise, warum bei apogamischer Keimbildung aus eiförmigen Anlagen die Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle unterdrückt wird und apogamische Eier mit doppelten Chromosomen dann angelegt werden.[1]) Daher auch jene Angaben, die über Keimbildung aus Synergiden und Gegenfüfslerinnen, ohne vorausgegangene Aufnahme eines Kerns in sie, berichten[2]), einer erneuten Untersuchung bedürfen. Stimmen diese Angaben, so dürfte für eine entsprechende Ergänzung der fehlenden Chromosomen, in den in Entwicklung eintretenden Zellen in jedem Einzelfall wohl gesorgt sein. Hingegen könnten aus jungen Keimanlagen ohne weiteres andere Keimanlagen hervorsprossen, so wie dies für die Polyembryonie von Erythronium americanum durch Edward C. Jeffrey[3]), für jene von Tulipa Gesneriana durch Alfred Ernst[4]), für jene von Limnocharis emarginata durch J. G. Hall[5]) angegeben

---

1) E. Strasburger, Die Apogamie des Eualchimillen, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLI, 1904, pag. 108 ff.

2) Man findet eine Zusammenstellung dieser Angaben bei Coulter-Chamberlain, l. c. pag. 217, und Guérin, l. c. pag. 77 ff.; im Einzelnen wäre noch S. Tretjakow, Polyembryonie bei Allium odorum L., Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1895, pag. 15, zu vergleichen.

3) Polyembryony in Erythronium americanum, Ann. of Bot. Bd. IX, 1895, pag. 537.

4) Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von Tulipa Gesneriana L., Flora Bd. 88, 1901, pag. 37.

5) An Embryological Study of Limnocharis emarginata Bot. Gazette Bd. 33, 1902, pag. 214.

wird. Falls bei Balanophora elongata [1]) und B. globosa [2]) das Endosperm nur einem Polkern seine Entstehung verdankt und der Adventivkeim apogamisch aus einer Endospermzelle hervorgeht, müfste es wiederum in dieser zunächst an der geforderten Chromosomenzahl fehlen.

Figurenerklärung.

Tafel VII und VIII.

Die sämtlichen Bilder wurden nach Mikrotomschnitten ausgeführt. Zur Fixierung diente absoluter Alkohol. Die Färbung wurde mit Eisenhämatoxylin oder mit Safranin-Gentianaviolett-Orange vollzogen. Die Vergröfserung der meisten Figuren beträgt 375, der übrigen 1500.

Drimys Winteri Forst.

Fig. 1. Samenanlage nach Bildung der Embryosackmutterzelle. Vergr. 375.
„ 2. Embryosackmutterkern in Synapsis. Vergr. 1500.
„ 3. Embryosackmutterkern, die Trennung in Doppelfäden nach der Synapsis zeigend. Vergr. 1500.
„ 4. Embryosackmutterkern im Zustand der Diakinese. Vergr. 1500.
„ 5. Vollendete Teilung der Embryosackmutterzelle. Vergr. 375.
„ 6. Verdrängung der Schwesterzellen durch die Embryosackanlage. Vergr. 375.
„ 7. Zweikernige Embryosackanlage. Vergr. 375.
„ 8. Vierkernige Embryosackanlage. Vergr. 375.
„ 9. Fertiger Embryosack, die Polkerne in Berührung, Eiapparat in Seitenansicht. Vergr. 375.
„ 10. Fertiger Embryosack, die Polkerne in Berührung, Eiapparat in Frontansicht. Vergr. 375.
„ 11. Eiapparat in Frontansicht. Vergr. 375.
„ 12. Fertiger Embryosack. Polkerne verschmolzen. Eiapparat in Frontansicht. Vergr. 375.
„ 13. Befruchtung. Am Eikern ein Spermakern. Synergide desorganisiert. Vergr. 375.
„ 14. Etwas späterer Zustand im Befruchtungsvorgang. Neben dem Eikern und dem sekundären Embryosackkern je ein Spermakern, an dem kleineren Kernkörperchen kenntlich. Vergr. 375.
„ 15. Mehrzellige Keimanlage und Endospermkerne im oberen Teile des Embryosacks. Vergr. 375.

---

1) M. Treub, L'organe femelle et l'apogamie du Balanophora elongata Bl. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, Bd. XV, 1898, pag. 1.

2) J. P. Lotsy, Balanophora globosa Jungh. In denselben Annalen, 2. Ser. Bd. I, 1899, pag. 174.