Ueber Polyembryonie.

Von

Dr. Eduard Strasburger,

Professor an der Universität Jena.

Hierzu Tafel XV—XIX.

Meine Untersuchungen über Befruchtung hatten mich gelehrt, dass der Eiapparat der monocotylen und dicotylen Pflanzen ganz im Allgemeinen von drei Zellen gebildet wird. Von diesen drei Zellen haben die zwei, welche die Spitze des Embryosackes einnehmen, nur die Aufgabe den befruchtenden Stoff auf das Ei zu übertragen, ich habe sie daher Gehülfinnen oder Synergiden genannt; nur die dritte, tiefer im Embryosacke inserirte Zelle des Eiapparates, ist das Ei. Manchmal kann die Zahl der Synergiden auf eine reducirt werden; nur eine einzige Pflanze wurde mir aber bekannt bei der constant zwei Eier im Embryosacke angelegt werden: diese Pflanze ist Santalum album. Ausnahmsweise konnte aber auch bei einer Gesneracee, der Sinningia Lindleyana, das Ei verdoppelt werden.

Wie sollten sich aber diesen Erfahrungen gegenüber die Fälle von Polyembryonie verhalten, in denen mehr denn einer, selbst denn zwei Embryonen angelegt werden? Das Nächste war für diese Fälle stets eine Mehrzahl von Eiern zu vermuthen, ältere Angaben sprechen ja direct dafür — die nähere Untersuchung lehrte aber bald, dass auch da, wo später mehrere Embryonen sich finden, ursprünglich meist nur ein Ei vorhanden ist. Also war die weitere Vermuthung: dass sich die eine Embryonalanlage nachträglich spalte; ähnliche Vorgänge waren ja schon für Coniferen bekannt, ja selbst für Loranthaceen angegeben. Die directe Untersuchung bestätigte jedoch auch diese Erwartung nicht, führte vielmehr zu dem sonderbaren Ergebniss, dass die über die Einzahl hinaus bei monocotylen und dicotylen Pflanzen angelegten Embryonen meist den Zellen des Nucellus ihre Entstehung verdanken.

Dieses Ergebniss welches an das vor Kurzem durch Farlow[1]) beobachtete, directe Auswachsen von Sprossen aus Farnprothallien erinnert, war mir immerhin so überraschend, dass ich trotz der directesten Beweise lange Zeit brauchte um mich mit demselben zu befreunden. Lange suchte ich vergebens nach anderen Lösungen, bis ich mich der überzeugenden Kraft der Thatsachen fügen musste. Nach Abschluss meiner Arbeiten über Befruchtung fühlte ich aber das Bedürfniss dieses merkwürdige Thema der Polyembryonie noch einmal aufzunehmen und so kann ich denn hiermit weitere Mittheilungen über dasselbe machen. Theilweise sind die Resultate meiner Untersuchungen schon in den Sitzungsberichten der Krakauer Akademie der Wissenschaften gedruckt worden, hier wird man dieselben um eine Anzahl weiterer Beispiele und um eine Tafel bereichert finden.

Funkia ovata bleibt das günstigste Object zur raschen Belehrung über die Entstehungsart der Adventivkeime. Nur wähle man zur Untersuchung angeschwollene Fruchtknoten, welche bereits das Doppelte bis Dreifache ihrer ursprünglichen Länge erreicht haben. Jeder gut geführte Schnitt kann dann eventuell über die gestellte Frage Aufschluss geben.

In meiner letzten Publication hob ich es bereits hervor, dass der Embryosack von Funkia ovata in seinem vorderen Ende ausnahmslos nur ein Ei und zwei Gehülfinnen führt[2]). (Vergl. dort auch die citirten Figuren.) Ich machte andererseits auf den Widerspruch aufmerksam, welcher zwischen den Hofmeister'schen Bildern und seinen Angaben, namentlich den späteren, über die Mehrzahl der „Keimbläschen" besteht. In der „Entstehung des Embryo der Phanerogamen" 1849 sagt Hofmeister, er habe nur einmal, und zwar in einem eben befruchteten Eichen, mehr als drei, nämlich vier „Keimbläschen" gefunden. Da er nun aber meistens mehr als drei Embryonen in den Samen findet, so hilft er sich mit der Hypothese: dass nur die stärkeren eine Mehrzahl von Keimbläschen führenden Eichen zur Weiterentwicklung gelangen, solche hätten ihm aber, ihres geringen Procentsatzes wegen, bei der Untersuchung nicht vorgelegen[3]). Auf Grund dieser Annahme heisst es dann in den späteren Publicationen, zuletzt in

---

[1]) Botanische Zeitung 1874 Sp. 180 und Quarterly Journal of Microscopical science Vol. XIV new. ser. p. 267.

[2]) Auch 3 Gegenfüsslerinnen, die ich jetzt in einem Falle abnorm vermehrt fand.

[3]) l. c. p. 16.

der Lehre von der Pflanzenzelle p. 114, ohne weiteres: bei Funkia ovata würden die „Keimbläschen“ in grösserer Zahl angelegt. In Hofmeister's Abbildungen (l. c. Taf. VII) sehen wir aber höchstens nur drei Zellen im vorderen Embryosackende, und wir wissen ausserdem dass von diesen dreien nur die eine das Ei, die zwei andern Gehülfinnen sind.

Die Differenzirung dieser drei Zellen des Eiapparates, und auch den Verlauf der Befruchtung habe ich in meiner letzten Arbeit beschrieben und durch Abbildungen erläutert und brauche somit auf diese Verhältnisse hier nicht zurückzukommen. Hingegen will ich den merkwürdigen Vorgang der adventiven Keimbildung, weil dieselbe uns hier so besonders durchsichtig entgegentritt, noch mit weiteren instructiven Bildern belegen.

Zunächst sei hervorgehoben, dass ich auch dieses Mal die Bildung der Adventivkeime nur an Embryosäcken beobachtete, deren Ei befruchtet worden war. Abgesehen davon, dass in allen Fällen das Ei mit Cellulosemembran umgeben war, fand ich jetzt auch wiederholt zwei Zellkerne im Ei (Fig. 3) und dann auch zwei Kernkörperchen im Keimkern (Fig. 1). Auch sah ich jetzt einige Mal das Ei sich weiterentwickeln, eine Anzahl Theilungen erfahren (Fig. 4), so dass ich vermuthen darf, dass es in manchen, freilich wohl recht seltenen Fällen, bis zur vollendeten Keimbildung fortschreitet.

In unserer Figur 1 hat die adventive Keimbildung noch nicht begonnen, doch erscheinen die Nucellarzellen, die in einfacher Lage den Embryosack-Scheitel umgeben, dicht mit protoplasmatischem Inhalte angefüllt.

In Figur 2 haben sich zwei Nucellarzellen, anschwellend, mehrfach getheilt, die anstossenden Nucellarzellen sind hingegen schon etwas verdrängt, auffallend frühzeitig in diesem Falle.

In Figur 3 sieht man eine grosse Anzahl Nucellarzellen an der Adventiv-Keimbildung betheiligt. In Figur 1 so wie hier, ist ausser dem Ei auch eine Gehülfin von Cellulose-Haut umgeben worden, ähnlich wie dies bei Ornithogalum nutans so oft vorzukommen pflegt.

In Figur 4 sind die adventiven Keimanlagen in ihrer Entwicklung weiter vorgeschritten, die angrenzenden Nucellarzellen aber durch den wachsenden Embryosack vollständig verdrängt. In diesem Falle hatte, wie schon erwähnt, auch das Ei sich weiter entwickelt. Um das Verhältniss zu dem umgebenden Integument

zu zeigen, dessen Zellen sich jetzt ziemlich stark verdicken, ist auch dieses mit zum Theil in die Figur eingetragen worden.

Figur 5 führt uns einen noch vorgeschrittneren Zustand vor; sie ist bei schwächerer Vergrösserung gezeichnet. Ausser älteren adventiven Keimanlagen sind hier übrigens auch noch ganz junge, links oben an das Integument anstossend, zu sehen.

Der Umstand dass hier die Embryonalanlagen von Anfang an dem Integumente anliegen, musste auch Hofmeister auffallen, er meint nun, dass bei der Entwicklung mehrerer Embryonen, diese durch den Druck, den sie bei Zunahme ihrer Masse so wohl auf einander als auf die angrenzenden Gewebe ausüben, die Nucellarzellen sehr bald verdrängen.

Meine Angaben über Nothoscordum fragrans Knuth. sollen hiermit noch ergänzt werden. Ich schilderte bereits in meiner letzten Abhandlung die entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge, die sich im Embryosack dieser Pflanze zur Bildung des Eiapparates und der Gegenfüsslerinnen abspielen; diese Vorgänge sollen noch durch einige weitere Figuren illustrirt werden.

In Figura 6 sind zwei Zellkerne im jungen Embryosacke zu sehen; das Nucellargewebe ist fast bis auf die äussere Schicht verdrängt; Zellen der inneren Schicht, so weit noch erhalten, sind in mehr oder weniger vorgeschrittener Auflösung begriffen; hingegen ist die Theilung einiger Nucellarzellen der äusseren Lage, in der Scheitelgegend des Embryosackes, zu bemerken.

Aehnlich ist es auch in Figur 7, wo die Verdrängung der inneren Nucellarschicht eine noch vollständigere war.

In Figur 8 haben sich unter sonst ähnlichen Verhältnissen die Kerne im vorderen und hinteren Ende des Embryosackes verdoppelt.

In Figur 10 war die Verdrängung des Nucellargewebes etwas weniger vorgeschritten, trotzdem wir bereits je vier Kerne im vorderen und hinteren Ende des Embryosackes finden.

In Figur 11 sind trotz ausgebildeter Anlage des Eiapparates und der Gegenfüsslerinnen, Zellen der innern Nucellarlage, im Scheitel des Embryosackes, nur wenig verändert erhalten, so dass wir hieraus sehen, dass die geschilderten Vorgänge im Embryosacke nicht parallel mit der Verdrängung des Nucellargewebes zu laufen brauchen.

Die innere Lage des Nucellargewebes wird aber doch schliesslich, so meine ich für alle Fälle, resorbirt und das den Eiapparat umgebende Gewebepolster aus der äusseren Nucellarschicht erzeugt.

Die Bildung dieses Polsters kann auch früher oder später beginnen, und finden wir dasselbe einmal völlig entwickelt, um einen kaum angelegten Eiapparat (Fig. 12), ein andermal, um einen fertigen, kaum angedeutet (Fig. 13 u. 14).

Die Bildung des Polsters ist nicht durchaus an das Vorhandensein des Eiapparates gebunden, denn es sind mir Fälle vorgekommen, wo letzteres (so auch die Gegenfüsslerinnen) abortirt war, das Polster hingegen entwickelt (Fig. 9). Vielleicht hatte sogar die frühzeitige Ueberhandnahme des Polsters die Weiterentwicklung des Embryosackes sistirt. Solche Wucherungen des Nucellargewebes sind hier nicht selten und können, auch bei gleichzeitig erfolgender Grössenzunahme des betreffenden Eichens, das Lumen des Embryosackes fast zum Schwinden bringen (Fig. 16, 17). In dergleichen Fällen kann von einer Ausbildung des Eiapparates und der Gegenfüsslerinnen überhaupt nicht mehr die Rede sein.

So weit meine Erfahrung reicht, dürfte der Ursprung des Nucellarpolsters hier normaler Weise in einem vorwiegend einfachen oder doppelten Zellenringe am Scheitel des Embryosackes zu suchen sein. Der Ring wird meist von Zellen gebildet die direkt oder hier und dort auch mit einzelligem Abstand, die oberste Zelle des Nucellus umgeben. In Fig. 6, 7, 8 und 10 sieht man diese Zellen durch tangentiale Theilung verdoppelt. Die inneren Zellen theilen sich aber allein zur Anlage des Polsters weiter, wobei sie sich zunächst zwischen die Wand des Embryosackes und den Nucellus einschieben müssen. Figur 14 zeigt den Vorgang am schönsten; die erste Polsterzelle links ist eben in Theilung begriffen. Durch dieses Abwärtswachsen der Polsterzellen kommt es oft, dass ihr unteres Ende über die Innenseite etwa noch nicht völlig resorbirter Zellen der inneren Nucellarschicht zu liegen kommt. Das ruft auf den ersten Blick den Eindruck hervor, als seien die Polsterzellen selbst in ihrem Ursprung dieser innern Nucellarschicht zugehörig; die geschilderte Entwicklungsgeschichte lehrt aber das Gegentheil.

Meist verdoppelt sich nunmehr die untere Polsterzelle, wie etwa in Fig. 12 oder 15 links, und der Polsterring erscheint auf Längsschnitten durch das Ei dreizellig. Auf diesem Zustande sieht man ihn zunächst verbleiben; oder es treten in ihm sofort noch weitere, mehr oder weniger regelmässige Theilungen im ganzen Umfange ein; oder er wird nur vorwiegend einseitig entwickelt (Fig. 13, 18) [1]).

[1]) Tulasne kam zu der Vorstellung von bis 5 „Keimbläschen“ bei Nothoscordum fragrans, jedenfalls durch die Deutung der Zellen des

Meiner früheren Schilderung der weiteren Entwicklung des Polsters, nach erfolgter Befruchtung des Eies, habe ich aber nichts hinzuzufügen, wohl aber einige das weitere Verhalten des Eies betreffende Beobachtungen. Ausser der Cellulosenmembran, deren constantes Auftreten ich schon früher hervorhob, fand ich jetzt auch wiederholt zwei Zellkerne im befruchteten Ei (Fig. 18 u. 19) und auch zahlreiche Zustände, wo das Ei sich, mit den Adventivembryonen zugleich, weiter entwickelt hatte (Fig. 20). Einen solchen Fall hatte ich auch schon früher in Fig. 44 Taf. VII abgebildet. Für gewöhnlich, das muss ich aber auch jetzt wieder bestätigen, entwickelt sich das Ei nicht weiter.

Die Angaben über Polyembryonie bei der Apfelsine reichen bis auf Leeuwenhoek zurück[1]) und sind später oft wiederholt worden[2]). Die erste Schilderung der Vorgänge während der Befruchtung rührt von Crüger her[3]), der aus der Mehrzahl der Embryonen einen Schluss gegen die damalige Schleiden'sche Theorie, der Entstehung der Keimanlage aus der Pollenschlauchspitze, ziehen zu müssen glaubte; denn er sah fast ausnahmslos nur einen Pollenschlauch zum Embryosack vordringen. Freilich suchte dann Schacht[4]) diesen Einwand zu widerlegen durch die Angabe, dass hier im Innern des Pollenschlauches zahlreiche Zellen sich bilden, welche nach Durchbrechung der Embryosackwand und Resorption des Pollenschlauches als Keimanlagen im Innern des Embryosackes sich verbreiten. — Nach dem Aufgeben der Schleiden'schen Theorie durch Schacht sollten es nun besondere Befruchtungskörper sein, welche hier den Pollenschlauch erfüllen und sich von demselben aus über die Oberfläche des Embryosackes verbreiten, um auch die entlegeneren „Keimbläschen" zu befruchten[5]). — Hingegen gab Hofmeister an[6]), dass die Zellen, die Schacht als im Innern des Pollenschlauches entstanden schildert, thatsächlich dem Gewebe des Knospenkerns angehören, durch welches der Pollenschlauch seinen Weg sich bahnt.

Hofmeister beschreibt (l. c.) weiter, dass die Scheitelgegend

---

Nucellarpolsters als „Keimbläschen". Ann. d. sc. nat. 4me sér. Bot. T. IV. p. 99. 1856.

[1]) Epist. phys. super compluribus naturae arcanis 1719 p. 229.

[2]) Vergl. Braun, Polyembryonie p. 160.

[3]) Bot. Zeitung 1851 Sp. 57.

[4]) Flora 1855 p. 151.

[5]) Jahrb. f. wiss. Bot. 1858. Bd. I p. 213.

[6]) Ebendas. p. 95.

des Embryosacks „schon vor Ankunft des Pollenschlauchs mit einem Brei zartwandiger Zellen, den Keimbläschen, vollgestopft sei [1])." Ich habe diese Angabe in meiner letzten Publication bereits in Zweifel gezogen [2]) und kann nun hinzufügen, dass der Embryosack der Citrus-Arten, ebenso wie derjenige fast aller andern Pflanzen, zur Befruchtungszeit nur 3 Zellen in seinem vorderen Ende führt, nämlich ein Ei und zwei Gehülfinnen.

Bestäubung und Befruchtung liegen bei der Orange, wie darauf bereits mehrfach hingewiesen wurde [3]), etwa um vier Wochen auseinander. Nach dem Antritt des Pollenschlauches am Embryosacke schwinden die Gehülfinnen, das Ei erscheint hingegen bald von einer festen Cellulose-Membran umgeben.

Hierauf wird der Pollenschlauch, soweit er innerhalb des Nucellus liegt, zusammengedrückt und bald vollständig resorbirt. Die den Schlauch zunächst umgebenden und nun auch dessen Stelle vertretenden Zellen erscheinen aber mit relativ grossen Stärke-Körnern, manche auch mit stark lichtbrechendem Plasma erfüllt. Diese Zellen haben bei Verdrängung des Schlauches an Grösse zugenommen und können selbst einen papillenartigen Vorsprung am Nucellus-Scheitel (der Kernwarze) bilden (Fig. 22). Gewöhnlich ist dies jedoch nicht der Fall, weil sie nicht bis an den Nucellus-Scheitel reichen. Dann sieht man den Letzteren längere Zeit noch trichterförmig vertieft, entsprechend der Weite des hier eingedrungenen Pollenschlauches, dessen Wandung eventuell auch noch an dieser Stelle erhalten ist. In den trichterförmigen Raum ragt aber von unten her eine ähnliche Warze hinein, wie wir sie vorhin am Scheitel des Nucellus beobachtet hatten (Fig. 24, 25). Durch die kleinen, inhaltsreichen Zellen bleibt der Weg noch lange markirt den der Pollenschlauch im Nucellus zurückgelegt hatte. Innerhalb der Integumente erhält sich auch noch meist längere Zeit die inhaltsleere Wand des Schlauches, deutlich noch die Anschwellungen zeigend, die der Schlauch an diesen Stellen erfahren hatte (Fig. 22).

In südlicheren Breiten geht nach erfolgter Befruchtung des Eies die Entwicklung ununterbrochen weiter; bei uns hingegen

---

[1]) Crüger will hier auf gleichem Stadium nur Zellkerne gesehen haben (l. c. Sp. 73), Schacht, mit Ausnahme des Chalaza-Endes, wo einige kleine Zellen liegen, nichts was sich als Keimkörperchen ansprechen liesse.

[2]) l. c. p. 67.

[3]) Von Crüger, Schacht, Hofmeister.

tritt dann die Ruhezeit ein und wir finden somit, den ganzen Winter über, im vorderen Embryosack-Ende, fast ausnahmslos, nur die eine, von einer Cellulose-Membran umhüllte Zelle.

Auf Madeira, wo die Blüthezeit der Mandarine in den April fällt, sah Schacht den eben erwähnten Entwicklungszustand schon gegen Ende Juni erreicht. Das Ei war auch manchmal schon um diese Zeit durch eine wagerechte Scheidewand getheilt [1]). Schacht erklärt auch richtig [2]) diese Zelle, die er im vorderen Embryosackende sieht, für das befruchtete „Keimkörperchen" und fügt hinzu: „unbefruchtete, d. h. membranlose Keimkörperchen finde ich aber auch um diese Zeit weder in der Spitze noch an den Seiten des Embryosackes."

Nur wenig später, Anfangs Juni, zeigen sich hierauf nach Schacht, bei der Mandarine, auch seitlich am Embryosack, jedoch meistens auf die obere Hälfte desselben beschränkt, dem befruchteten „Keimkörperchen" ganz ähnliche Zellen, oder bereits aus ihnen hervorgegangene mehrzellige Körper, und man überzeuge sich leicht, dass alle Keimanlagen in ihrer Jugend an der Membran des Embryosackes befestigt seien [3]). Es ist Schacht wahrscheinlicher, dass auch hier diese Keimkörperchen vor der Befruchtung vorhanden sind, es bleibe aber immerhin fraglich, ob ihr Entstehen an ganz bestimmten Orten nicht durch die Gegenwart der befruchtenden Körper eingeleitet werde, die sich vom Pollenschlauche aus über den Embryosack verbreiten [4]).

In meiner letzten Publication [5]) habe ich mir bereits, nach Analogie, anzunehmen erlaubt, dass auch bei Citrus-Arten die, ausser dem befruchteten Eie, Embryonen bildenden Anlagen aus dem Nucellargewebe hervorgehen. Ich will diese Annahme nunmehr zu beweisen suchen.

Untersucht man Orangen bei uns, nach Beginn der neuen Vegetationszeit, oder im Süden nach erfolgter Befruchtung des Eies, so sieht man dieses zunächst ein oder ein paar Mal sich theilen (Fig. 24) und alsbald auch eigenthümliche Vorgänge im Embryosack folgen. Innerhalb der Nucellarzellen, welche den etwas verjüngten Embryosackscheitel umgeben, oder häufig auch innerhalb jener die tiefer an die vordere Embryosackhälfte grenzen, sieht

---

[1]) Jahrb. f. wiss. Bot. 1858. Bd. I p. 211.
[2]) In seiner zweiten Publication.
[3]) l. c. p. 212.
[4]) l. c. p. 215.
[5]) p. 67.

man einzelne Zellen sich durch ihre Grösse und durch ihren Inhalt gegen die benachbarten hervorthun. Diese Zellen können, wie in den Figuren 25, 26, 32 oder 33, durch mehrere andere Zellen von der Embryosackwand getrennt sein, oder auch, wie in den Figuren 23, 29 (links), oder 31 (links), unmittelbar an dieselbe stossen. Diese Zellen, zunächst sicher von den benachbarten nicht verschieden, runden sich ab (Fig. 25, 32, 33), füllen sich mit körnigen Stoffen an, und stechen um so deutlicher gegen die benachbarten ab, als sie dieselben, selbst an Grösse zunehmend, mehr oder weniger zerdrücken. Die Zelle theilt sich zunächst in 2 Hälften (Fig. 25 links) und dann weiter nach allen Richtungen des Raumes, sich somit in einen Zellkörper verwandelnd. Diese fortschreitende Entwicklung ist natürlich mit fortgesetzter Grössenzunahme verbunden, die an die Anlage grenzenden Zellen werden hierbei zerquetscht, und zwar vornehmlich oder ausschliesslich diejenigen, welche sie von der Embryosackwand trennen (Fig. 26). Die Wände der verdrängten Zellen nehmen hierbei meist eine gelbe bis gelbbraune Färbung an und markiren sich somit scharf als solche. Die wachsende Anlage hat bald die Embryosackwand erreicht und wölbt sich in die vom Embryosack eingenommene Höhlung hinein (Fig. 27, 30). Die Wand des Embryosackes wird, wie es scheint, hierbei nicht durchbrochen noch sofort resorbirt, sondern wächst zunächst mit der Anlage, sich dicht derselben anschmiegend, bis sie nach einiger Zeit nicht mehr um dieselbe nachzuweisen ist.

Es war Schacht schon aufgefallen, dass bei Freilegung des Embryosackes derselbe in der Regel die Keimanlagen an den Wandungen des Eichenkerns zurücklässt. Schacht konnte trotzdem nur selten einen Riss oder eine Oeffnung am Embryosack erkennen, schreibt aber diese Erscheinung „der grossen Dehnbarkeit der Haut des Keimsackes“ zu. In dem Verhalten der Keimanlagen erblickt er andererseits nur den Beweis dafür, dass sie wie sonst „Keimkörperchen“ frei mit ihrer Spitze über die Membran des Embryosackes hervorragen [1]).

Nicht alle adventive Keimanlagen werden zu gleicher Zeit angelegt, sie können sich vielmehr in ziemlich weiten Zeitabschnitten folgen, so dass man neben relativ vorgeschrittenen Zuständen auch noch ganz junge findet (Fig. 29, 31). Manchmal häufen sich die Anlagen ganz ausserordentlich in der vorderen Embryosackhälfte, welche

[1]) l. c. p. 212.

dann thatsächlich von dem von Hofmeister, schon für die Zeiten vor der Befruchtung, beschriebenen Zellenbrei erfüllt erscheint. An entfernteren Orten der Seitenwandung des Embryosackes habe ich solche Häufung der Anlagen nicht beobachtet; an der hinteren Hälfte des Embryosackes sah ich überhaupt kaum jemals Keimanlagen entstehen.

In dem Maasse als die Anlage der Adventivkeime fortschreitet sehe ich die kleinen den Pollenschlauchweg bezeichnenden Nucellar-Zellen sich von ihrem Inhalte entleeren. Diese Entleerung schreitet von oben nach unten fort (Fig. 35, 29), schliesslich bleiben nur noch wenige der unteren, an den Embryosack fast grenzenden Zellen durch ihren stark lichtbrechenden Inhalt, meist auch Gelbfärbung ihrer Wände markirt.

Während dem hat auch die aus dem befruchteten Ei hervorgegangene Keimanlage sich weiter entwickelt. In seltenen Fällen bleibt sie isolirt im Embryosack (so in dem Embryosack, dem ich die Fig. 28 entnommen). Nur ausnahmsweise sind adventive Anlagen allein vorhanden bei obliterirtem Ei (Fig. 26). Gewöhnlich findet man den Keim und die adventiven Keime zugleich in demselben Embryosack.

Ein einziges Mal beobachtete ich in einer unserer Orangen in demselben Jahre in dem sie angelegt worden war, noch vor Eintritt der Winterruhe, die Bildung einer adventiven Sprossung in den Embryosack hinein. Ich habe diesen Fall in Fig. 23 abgebildet; derselbe war noch dadurch merkwürdig, dass die Zelle für die adventive Keimanlage sich nicht gegen die anderen isolirt hatte, sondern in ursprünglichem Verhältniss zu denselben verblieben war und somit der aus ihr hervorgegangene Höcker, ganz ähnlich etwa wie bei Nothoscordum fragrans, mit breiter Basis dem Nucellargewebe aufsass.

Der Umstand, dass hier die Adventivkeime aus einzelnen Zellen entstehen und dass diese Zellen sich sofort gegen das umgebende Gewebe sondern, bringt es mit sich, dass sie frühzeitig von einer aus dem Ei hervorgegangenen Anlage kaum zu unterscheiden sind. (Vergl. Fig. 30 oder 27 mit 29, 34 oder 35.)

Die Eichen der Orangen überwintern bei uns bei etwa 1 Mm. Grösse. Die adventive Keimbildung beginnt in denselben im kommenden Jahre, nachdem sie etwa die Grösse von 3 Mm. erreicht haben. Die bei schwacher Vergrösserung entworfene Fig. 36 ist einem Eichen von circa 5 Mm. Höhe entnommen. Adventiv-

keime mit angelegten Cotyledonen, wie der in Fig. 37 skizzirte, fand ich in Samen von etwa 8 Mm.

Die Erzeugung des Endosperms durch freie Zellbildung beginnt im Umfang des Embryosacks auf Stadien wie diejenigen in Fig. 29 oder 34 dargestellten; die angelegten Zellen vermehren sich weiter durch Theilung. Auf Zuständen wie in Fig. 37 fand ich den ganzen Embryosack mit Endosperm erfüllt. Auf gleichem Stadium ist fast alles Nucellargewebe im Umfang des Embryosackes, namentlich an dessen vorderer Hälfte, verdrängt.

Wo eine grössere Anzahl Anlagen vorhanden, beginnen sich diese alsbald in ihrer Entwickelung zu hindern. Manchmal verdrängt eine einzige alle anderen sowie das Endosperm und füllt schliesslich für sich allein den Embryosack aus; andere Male findet man 2 oder selbst noch mehr normal entwickelte Embryonen vor, oder einen oder mehrere normal entwickelte neben anderen mehr oder weniger zurückgebliebenen.

Es scheint dass bei der Orange der vom Pollenschlauche geübte Reiz zur Weiterentwicklung des Eichens noch vor der Befruchtung, nothwendig sei, und da die Adventivembryonen erst in fortgeschrittneren Samenanlagen erzeugt werden, so wäre deren Bildung hier, zum Mindesten indirect, von dem Eintreffen der Befruchtung abhängig.

Eine Pflanze die den Schacht'schen Angaben zufolge, ebenfalls unter die polyembryonischen gehört, ist Mangifera indica L. [1]). Der Zufall fügte es, dass mir Untersuchungsmaterial von dieser Pflanze zur Verfügung stand. Ich fand nämlich, von Schleiden stammend, in der jenaischen Sammlung ein Gläschen vor, das verschiedene grosse Früchte in Alcohol aufbewahrt führte. Das Material ist, wie es die Aufschrift aussagt, von H. Karsten in Columbia gesammelt worden. Leider liess die Vollständigkeit und der Erhaltungszustand des Materials viel zu wünschen übrig, nichts destoweniger genügte es zu einer vorläufigen Orientirung. Die Aehnlichkeit gewisser Zustände mit entsprechenden bei den Orangen war nämlich zu gross, als dass nicht auch ähnliche Entwicklung hier hätte angenommen werden können. Die Aehnlichkeit trifft vornehmlich diejenigen Fälle, wo (wie in Fig. 40) die einzelnen Adventivkeime isolirt angelegt erscheinen, weniger solche, wo sie aus mehr oder weniger zusammenhängenden Wülsten sich differen-

[1]) Madeira und Tenerife 1859. p. 83. Anatomie und Physiologie Bd. II 1859 p. 395.

ziren (wie in Fig. 39 und 40). Ein halb reifer Samen zeigte mir eine ganze Anzahl in einer Reihe angeordneter, und mehr oder weniger übereinander greifender Adventivkeime von verschiedenen Dimensionen, grösstentheils mit schon angelegten Keimblättern.

Ueber den Habitus eines jungen Eichens der Mangifera indica soll uns der 10 Mal vergrösserte Längsschnitt Fig. 38 orientiren; die einem halbreifen Samen entnommene Fig. 42 ist bei gleich starker Vergrösserung gezeichnet.

Das an den Embryosack grenzende Nucellargewebe hat hier, abgesehen von der adventiven Keimbildung, die Neigung gegen den Embryosack vorzudringen und denselben mehr oder weniger zu verdrängen (Fig. 40), ja manchmal, wie in Fig. 39, bis auf den von den Adventivanlagen eingenommenen Raum. Natürlich muss solches Nucellargewebe dann selbst wieder den wachsenden Adventivkeimen weichen.

Von der Raphe des Eichens, und somit auch des späteren Samens, sieht man hier, was nicht eben häufig der Fall, von Tracheen gebildete Seitenäste entspringen, die sich in dem einfachen Integumente oft bis fast an die Mikropyle verfolgen lassen. (Vergl. Fig. 38 und Fig. 42, in welcher letzteren der Schnitt, rechts oben, eine ganze Anzahl zusammenhängender Tracheenzweige bloslegte.)

In dem reifen Samen von Mangifera indica fand Schacht[1]) in der Regel mehrere, ja bis vier Keime; bei einer anderen nah verwandten Mangifera-Art hingegen constant nur einen. Es scheint somit zwischen den Mangifera-Arten in dieser Beziehung ein ähnliches Verhältniss zu bestehen wie zwischen Nothoscordum fragrans und N. striatum, bei welchem letzteren ich stets auch nur einen, aus dem befruchteten Ei entstandenen Keim beobachten konnte.

Evonymus latifolius L. ist auch meist polyembryonisch. In das Lob, welches Braun[2]) dieser „vortrefflichen" Pflanze ertheilt, möchte ich aber doch nicht einstimmen. Denn für das Studium der ersten Vorgänge im Embryosack ist sie durchaus nicht günstig. Wie Braun angibt wurde die Polyembryonie bei Evonymus latifolius drei unabhängige Male entdeckt, zuerst 1807 von Aubert du Petit-Thouars[3]), dann 1820 von Grebel[4]), endlich 1838 von Treviranus[5]). Unter 50 von Braun unter-

[1]) l. c. p. 83 u. 395.
[2]) l. c. p. 156.
[3]) Bullet. de la soc. philomat. de Paris I. 1807, p. 199.
[4]) Flora 1820 I p. 321.
[5]) Physiol. d. Gew. II. p. 456. T. III. F. 40.

suchten Samen zeigten 28 Polyembryonie und zwar 24 mit 2, 3 mit 3, 1 mit 4 Keimlingen.

Zunächst constatirte ich, dass das junge Eichen nur drei Zellen im vorderen Ende des Embryosackes führt: ein Ei und zwei Synergiden; dann stellte ich fest, dass das Ei trotz erfolgter Befruchtung, sich nur selten zum Keime entwickelt, dass vielmehr benachbarte Nucellarzellen alsbald in das Innere des Embryosacks eindringen und sich hier zu Adventivkeimen ausbilden. Dieses geschieht übrigens erst ziemlich spät nachdem das Eichen zuvor das vielfache seines ursprünglichen Volumens erreicht hat und die freie Endospermbildung im Umkreis des Embryosackes beginnt. Meist wird zur adventiven Keimanlage nur eine Nucellarzelle vorgewölbt, so dass die Anlage nicht anders als wie ein aus dem Ei hervorgegangener Keim inserirt erscheint, oder aber die adventive Bildung beginnt mit einem grösseren Zellencomplexe. Meine Figuren 43 und 44 zeigen den Entwicklungsgrad adventiver Keimanlagen in Eichen, welche eine Höhe von 4—5 Mm. erreicht hatten und die ich zu Anfang Juli untersuchte. Fig. 43 zeigt zwei Anlagen, von denen die eine mit breiter die andere mit schmaler Basis inserirt erscheint; Fig. 44 vier Anlagen, die alle bis zur Insertionsstelle verfolgt werden konnten, nachdem zuvor der Präparat durch Erwärmen in Kalilauge durchsichtig gemacht worden war.

Caelebogyne ilicifolia J. Smith. ist auch nicht zu den für das Studium der Polyembryonie geeigneten Pflanzen zu rechnen, so dass diejenigen Forscher, die sich mit ihr beschäftigten, ohne günstigere Objecte zu kennen, kaum zu einer richtigen Würdigung der Polyembryonie gelangen konnten. Es ist zwar schon von dem Verfasser eines Aufsatzes in der Bonplandia von 1858 (N°. 14) erklärt worden, es liege bei Caelebogyne nicht Keimbildung sondern Sprossbildung im Eichen vor, doch stützte dieser seine Behauptung nur auf das Aussehen der reifen Gebilde im Innern der Eichen, welche ihm nicht keimgemäss auszusehen schienen — worauf Braun mit Recht entgegnen konnte[1]): „dass die Embryonen von Caelebogyne allen Anforderungen entsprechen, die man an wahre Keimlinge machen kann.

Das reife Eichen von Caelebogyne ilicifolia, zu der Zeit, da der Eiapparat und die Gegenfüsslerinnen angelegt sind, zählt nur etwa 1 Mm. Höhe (Fig. 45). Ich finde den Eiapparat so wie die

[1]) l. c. p. 121.

Gegenfüsslerinnen durch je 3 Zellen repräsentirt (Fig. 46). Somit hatte Radlkofer recht, wenn er 3 „Keimbläschen“ für diese Pflanze angiebt[1]), die Bilder welche hingegen Deecke entworfen und Braun in seine erste Abhandlung über Parthenogenesis aufgenommen, zeigen nicht „Keimbläschen“ sondern spätere Zustände, mit Anlagen der Adventivkeime; die Figur endlich, welche bei Karsten einen Embryosack mit anstossendem Pollenschlauch und zwei in Theilung eintretende Keimzellen vorführen soll[2]), hat mit dem Gegenstande überhaupt keine Aehnlichkeit. In Wirklichkeit ist das Bild so, wie es unsere Figur 46 vorführt, die beiden Gehülfinnen nehmen das vordere Ende des Embryosackes ein, sie sind gleichmässig mit feinkörnigen Protoplasmen erfüllt bis auf ihr vorderes Ende, das homogen erscheint. Ueber diesem ist die Embryosackwand aufgequollen. Das Ei ist tiefer als die Gehülfinnen inserirt und wie sonst für gewöhnlich gebaut; in der Lage der Figur 46 wird es von den Gehülfinnen gedeckt.

Wie bekannt muss bei uns, da wir nur weibliche Stöcke cultiviren, von den seltenen Fällen abgesehen wo diese Zwitterblüthen tragen, die Bestäubung der Caelebogyne unterbleiben; nichts destoweniger ist durch Braun[3]) und Hanstein[4]) nachgewiesen worden, dass viele Blüthen sich zur Frucht entwickeln und keimfähige Samen enthalten können. Hieraus wurde auf Parthenogenesis geschlossen. — Gleichzeitig zeigte sich, dass die Caelebogyne-Samen öfters polyembryonisch sind[5]), wie beispielsweise Hanstein unter 17 Früchten bei 5 in je einem Fache einen Keim, bei einer sechsten in 2 Fächern ein Zwillingspaar, bei einer siebenten in einem Fache ein Drillingspaar und bei einer achten und neunten in je einem Fache Vierlinge fand[6]); die andern Samen der genannten Früchte waren steril und zwar: angefangen von hohlen verschrumpften Samen mit nicht mehr erkennbarem Kerngewebe, waren da alle Zwischenformen bis zu solchen mit leerem aber sonst vollendet entwickeltem Endosperm von normaler Gestalt vorhanden[7]).

Schon der Umstand, dass Caelebogyne auch polyembryonisch sein kann, musste uns auf den Gedanken bringen, dass sie nicht

---

[1]) Braun, Parthenogenesis p. 325 und Polyembryonie p. 129.
[2]) Das Geschlechtsleben der Pflanzen etc. Taf. I.
[3]) l. c.
[4]) Botanische Abhandlungen Bd. III, Heft 3, 1877.
[5]) Braun, Polyembryonie p. 127.
[6]) l. c. p. 25.
[7]) l. c. p. 26.

im eigentlichen Sinne parthenogenetisch sei d. h. dass sie nicht ihre Keime aus unbefruchteten Eiern entwickele, dass sie vielmehr Adventivkeime aus den Zellen ihres Nucellus bilde.

Von den vielen Blüthen, welche ein blühbarer Stock der Caelebogyne erzeugen kann, gehen die meisten wohl zu Grunde, an denjenigen, welche zur Frucht anschwellen, sind meist bis zur Reife die intacten Narben zu sehen. Hanstein hob neuerdings hervor, wie unregelmässig die Entwicklung dieser Früchte sei im Hinblick auf die Zeit, die sie bis zum Reifen brauchen [1]).

Auch die Eichen die ich solchen Fruchtknoten entnahm, die bis auf das Doppelte ihres ursprünglichen Volumens angeschwollen waren, fand ich meist leer. Der Eiapparat war bereits desorganisirt, und nichts Anderes an dessen Stelle gebildet worden, am hinteren Ende begann der Embryosack oft schon abzusterben; oft aber auch schien er sich, bei sonst normaler Entwicklung, zur Endospermbildung anzuschicken. In wenigen Eichen konnte man aber auch eine beginnende Wucherung des Nucellargewebes am Scheitel des Embryosacks bemerken. Meist war es nur die unterste Zelle einer der mittleren, auf den Embryosackscheitel stossenden Reihen des Nucellus, die in den Embryosack hinein sich wölbte. Hin und wider aber auch die Endzellen von zwei, vielleicht selbst von noch mehr Reihen (Fig. 47). In günstigsten Fällen konnte man noch die Verdrängung des Eiapparates durch diese vordringenden Zellen feststellen (Fig. 47) [2]). Der Eiapparat wird alsbald resorbirt, die vorgedrungenen Nucellarzellen runden sich aber zu Gebilden ab, die oft eine Zeitlang stationär bleiben, mit Stärke sich füllen, und nun täuschend befruchteten Eiern ähnlich sind. Man sieht deren eine (Fig. 48) [3]) selten mehr im Embryosackscheitel. Sie erinnern in ihrem Habitus an einzelne der angeschwollenen Nucellarzellen bei Citrus (vergl. Fig. 25 rechts und links, 29 links, 31 links), sie sind es wohl auch, die Deecke als ein (l. c. Fig. 13) oder zwei (l. c. Fig. 11, 12) „befruchtete Keimbläschen“ abgebildet hat. Nur selten erfolgt die Anlage nicht im Scheitel selbst, sondern seitlich von demselben (Fig. 50). In den meisten Fällen treten die vorgewölbten Nucellarzellen sofort in Theilung ein und haben bald ein vielzelliges Gebilde erzeugt, das mehr oder weniger vollständig den Embryosackscheitel erfüllt (Fig. 49,

---

[1]) l. c. p. 14.

[2]) Einem 1,6 Mm. hohen Eichen entnommen.

[3]) Aus einem 2 Mm. hohen Eichen.

51, 52)[1]). Die Fälle, in denen sich mehr denn eine Nucellarzelle vorgewölbt, dürften vornehmlich Polyembryonie veranlassen, doch dürfte eine solche auch durch spätere Gliederung einer zunächst einfachen Anlage entstehen können. — Um die Zeit der beginnenden Wucherung des Nucellargewebes fängt auch die freie Endospermbildung im Umkreis des Embryosackes an; sie schreitet rascher als die Entwicklung der Adventivkeime vor, so dass letztere meist nur geringe Dimensionen erreicht haben, wenn der Embryosack mit Endosperm schon ausgefüllt erscheint (Fig. 52). Sie haben dann bei fortschreitendem Wachsthum das Endosperm in entsprechendem Maasse zu verdrängen.

Ueber die Lage und die Gestalt der reifen Adventivkeime geben die Beschreibungen und Abbildungen von Braun und Hanstein hinlänglichen Aufschluss.

In meinem Aufsatze über Befruchtung habe ich bereits darauf aufmerksam gemacht, dass bei Funkia ovata und Nothoscordum fragrans trotz Bildung der Adventivembryonen, eine Befruchtung des Eies stattfindet. Ich ventilirte damals schon die Frage, ob denn nicht auch ohne Bestäubung und Befruchtung hier die Ausbildung der Adventivkeime erfolgen könne? Die Möglichkeit einer solchen Ausbildung lag ja vor, gestützt namentlich auf die Erfahrungen bei Caelebogyne, bei der ja thatsächlich Polyembryonie ohne Befruchtung vorliegt.

Ich versuchte es nunmehr bei Nothoscordum fragrans die Frage experimentell zu prüfen. Eine Blüthendolde, die ich im vorigen Herbst aus Berlin erhielt, wurde in Wasser gesetzt, alle Blüthen an derselben bis auf zwei noch geschlossene entfernt, und diese beiden dann castrirt. Mit einer feinen Pincette gelingt die Operation ganz leicht ohne die Blüthen sonst zu beschädigen. Die je 6 Antheren prüfte ich unter dem Mikroskope, und constatirte, dass sie noch geschlossen waren und ihr Pollen den Reifezustand nicht erreicht hatte. Nach einigen Tagen öffneten sich die beiden Blüthen und zeigten, abgesehen von den fehlenden Staubbeuteln, ganz normalen Habitus. Sie verbreiteten auch einen angenehmen Duft, ihre Narben waren bald reif und secernirten kleine Tröpfchen. Wie das ja in unbestaubt gebliebenen Blüthen auch sonst

---

[1]) Fig. 49 aus einem 2,5 Mm., Fig. 51 aus einem 3 Mm., Fig. 52 aus einem 4,3 Mm. hohen Eichen.

beobachtet wurde, erhielten sich diese Narben frisch über zwei Wochen. Während dieser ganzen Zeit hatten sie nicht aufgehört Tröpfchen auszuscheiden. Nun erst welkten die Blüthenhüllen, bald auch die Narben und es war augenscheinlich, dass die Fruchtknoten schwellen. Der eine hatte bald die Oberhand über den anderen gewonnen und erreichte schliesslich, 5 Wochen nach Beginn des Experiments, die Länge von 1 Decimeter. Bis dahin hatte sich die Inflorescenzaxe ziemlich frisch gehalten, jetzt fing sie von unten an zu vergilben. Das veranlasste mich die Dolde in Alcohol zu legen. Die bekannte Zähigkeit der Alliumarten hatte mir es immerhin ermöglicht, den Blüthenstand mehr denn 5 Wochen am Leben zu erhalten.

Die weitere Untersuchung wurde bald darauf unternommen. Zunächst fühlte ich mich bei Oeffnen der grösseren Fruchtknoten enttäuscht, als ich sah, dass die Eichen in demselben relativ klein geblieben waren und die Fruchtknotenhöhlung nicht ausfüllten. Nichts destoweniger lehrten die Schnitte durch die Eichen, dass sowohl in diesem wie auch in dem kleineren Fruchtknoten, die Gewebepolster, welche die Adventivkeime erzeugen, sich weiter entwickelt hatten. In den grössten Eichen des grösseren Fruchtknotens hatten es manche bis zur beginnenden Sonderung in die einzelnen Keimanlagen gebracht. Selbstverständlich war vom Ei in allen Fällen auch nicht die Spur mehr zu sehen. Merkwürdiger Weise war der Embryosack in seiner Entwicklung stets zurückgeblieben, und das bestimmte die, für den betreffenden Entwicklungszustand, relativ geringe Grösse der Eichen. Oefters war der Embryosack vom umgebenden Nucellargewebe ganz verdrängt worden, so dass letzteres nun die Adventivanlage allseitig fast berührte. Die Zellen des adventiven Gewebes erschienen im Allgemeinen inhaltärmer als bei normaler Entwicklung, inhaltsreich aber gegenüber den sonstigen, fast vollständig entleerten Zellen des Eichens, denen sie das ganze Plasma entzogen hatten.

Selbst ein unter so schwierigen Verhältnissen unternommener Versuch hatte somit die Möglichkeit einer Weiterentwicklung des adventiven Gewebepolsters ohne erfolgter Befruchtung ergeben, ich glaubte hieraus die Hoffnung schöpfen zu dürfen, dass es mir in der nächsten Vegetationszeit, unter möglichst günstigen Verhältnissen, gelingen werde, keimfähige Samen aus unbestäubt gebliebenen Blüthen zu erziehen. Meine Erwartungen wurden getäuscht, ich erhielt in den zahlreich castrirten Blüthen nicht andere Resultate als diejenigen, welche mir die Blüthen der abgeschnittenen

Dolde im Herbst gegeben hatten — und doch hatte ich diesmal die kräftigsten Pflanzen zu den Versuchen gewählt, die Blüthendolden an den Stöcken belassen und constatirt, dass unter solchen Umständen auch die castrirten Blüthen zahlreiche vielkeimige Samen ansetzen sobald sie bestäubt werden. Die einzige Differenz, welche ich gegen den Vorherbst an den unbestäubt gebliebenen, castrirten Blüthen erhielt, war, dass das Gewebe der Eichen nicht so völlig erschöpft erschien, die Embryosäcke im Allgemeinen nicht obliterirt waren. — Die Anlagen der Adventivkeime hatten sich eben so weit als im Vorherbst entwickelt, d. h. deutlich in einzelne Abschnitte gesondert (Fig. 53), dann aber waren die Eichen zu Grunde gegangen und alsbald fast vollständig verschrumpft. — Aus allem diesem folgt, dass bei Nothoscordum fragrans eine volle Ausbildung der Samen ohne Zutritt des Pollenschlauches nicht möglich sei, mag dieser nun durch seinen Inhalt oder blos durch Contact, als mechanischen Reiz, hier zu wirken haben. Zwar zeigten die Versuche dass das Gewebepolster welches die Adventivkeime liefert, ganz unabhängig von äusseren Einflüssen sich weiter entwickeln kann, doch müssen die Anlagen schliesslich zu Grunde gehen, weil das Eichen abstirbt, welches sie birgt. Nothoscordum fragrans besitzt eben nicht die Fähigkeit seine Samen ohne Befruchtung zu reifen, diese Fähigkeit müsste aber zu derjenigen der adventiven Keimbildung hinzukommen, um die Zeitigung der Adventivkeime in unbestäubt gebliebenen Blüthen zu gestatten. Beide Eigenschaften vereint nun in der That Caelebogyne illicifolia; sie vermag einerseits Adventivkeime aus dem Nucellargewebe zu erzeugen, andererseits aber auch s. g. taube Samen zu bilden [1]). Haben sich in dem tauben Samen Adventivkeime entwickelt, so liegt ein „keimfähiger Samen“ vor uns, wie er für Caelebogyne beschrieben wurde.

Es bleibt uns schliesslich noch eine letzte Frage, die ich mir ebenfalls früher schon gestellt hatte [2]), zu erörtern übrig: ob nämlich alle Fälle von Polyembryonie bei Metaspermen auf adventiver Keimbildung beruhen. Wie erinnerlich, fand ich bei Santalum album constant, bei Sinningia Lindleyana ausnahmsweise, zwei Eier im Embryosack. Durch letzteres Beispiel war vor allen Dingen erwiesen, dass auch bei Pflanzen die normaler Weise nur ein Ei

---

[1]) Hanstein l. c. p. 26.
[2]) Befruchtung und Zelltheilung p. 68.

führen, dieses sich hin und wieder verdoppeln kann. Es frug sich nun, ob Polyembryonie nicht durch Weiterentwicklung derartig vermehrter Eier veranlasst werden könnte. Ich glaubte dies für Orchideen erwarten zu können und war auch in meiner Voraussetzung nicht getäuscht. Bei verschiedenen Orchideen sind polyembryonische Samen beobachtet worden, doch nie mehr als zweikeimig [1]). Schleiden beschreibt sie vornehmlich für Orchis latifolia; ich konnte sie bei genannter Pflanze nicht finden, wohl aber bei Cypripedium Calceolus und Gymnadenia conopsea. Letztere Pflanze ist für die Beobachtung besonders geeignet weil sie völlig durchsichtige Eichen besitzt, was bei Cypripedium nicht der Fall; doch waren die zweikeimigen Samen auch bei ihr nur selten, manchmal in einem ganzen Fruchtknoten nicht ein einziger, manchmal einer, höchst selten deren zwei; mehr denn zwei gelang es mir in keinem Falle aufzufinden. Die Seltenheit der Fälle zwang mich meine Beobachtungen auf reifende Samen zu beschränken, in denen die Keime leicht in die Augen fallen, letztere auf ihre Entstehung zu verfolgen schien mir ein Ding der Unmöglichkeit. Bei Gymnadenia conopsea wächst der Suspensor des Keimes alsbald zur Mikropyle hervor; er zeigt eine selbständige Entwicklung und vermehrt die Zahl seiner Elemente durch Theilung der terminalen Zelle. Wo nun zwei Keimanlagen in demselben Embryosack neben einander liegen, ragen beider Suspensoren aus der Mikropyle hervor und es ist zu constatiren, dass sich beide gleich verhalten (Fig. 54, 55). Dieses ihr gleiche Aussehen und Verhalten, gestützt durch die Beobachtungen an Sinningia, lässt es mir als mehr denn wahrscheinlich erscheinen, dass sie einer Verdopplung des Eies ihre Entstehung verdanken. Diese Verdopplung des Eies dürfte aber ähnlich wie bei Sinningia gleich bei dessen Anlage erfolgen. Dass es etwa eine der Gehülfinnen sein sollte, die sich hier wie ein Ei verhält, halte ich auf Grund meiner sonstigen Erfahrung kaum für möglich. Ich wüsste eine solche Annahme auch auf keinerlei Analogie zu stützen, während ich die ausnahmsweise Verdopplung des Eies thatsächlich bei Sinningia beobachtet habe. Es wäre von Bedeutung gewesen diese Verdopplung des Eies auch für Orchideen festzustellen, doch sind die Chancen zu gering, bei relativ so schwierigen Objecten einen solchen Fall unter tausenden ausfindig zu machen. Vielleicht leistet hier einmal der Zufall gute Dienste, oder findet sich eine solche Orchideenspecies oder ein

[1]) Braun, Polyembryonie p. 147.

Individuum innerhalb einer Species, die ganz besonders zur Zweikeimigkeit neigen.

Auf diese Erfahrungen an Orchideen gestützt möchte ich nunmehr als wahrscheinlich behaupten, dass, wo häufig mehr denn zwei Keime in einem Embryosack angetroffen werden, auf adventive Keimbildung zu schliessen ist; dass hingegen, wo nur ausnahmsweise und nur zwei Keime im Embryosack vorkommen, eine Verdopplung des Eies eher anzunehmen sei.

Auf noch andere Ursachen der Polyembryonie hat vor Zeiten schon Braun hingewiesen: zunächst die Mehrzahl der Eier (Corpuscula) im Embryosack der Archispermen, dann die Spaltung der Keimanlagen bei denselben Archispermen und den Loranthus-Arten [1]). Bei Ephedra werden sogar, merkwürdiger Weise, in jedem befruchteten Eie sofort eine grosse Anzahl freier Zellen erzeugt, die zu eben so viel Embryonalanlagen auswachsen [2]). Es ist zu verwundern, dass die so reich angelegte Polyembryonie bei Archispermen nur ganz selten zur wirklichen Polyembryonie im reifen Samen führt, und auch bei Loranthus kommt nur ein Embryo zur Entwicklung. Polyembryonie kann weiter, wie Braun hervorhebt, dadurch ermöglicht werden, dass mehr denn ein Embryosack im Eichen auftritt [3]). So trifft man beispielsweise bei Coniferen nicht gar zu selten zwei Embryosäcke selbst im reifen Samen, doch hat man bis jetzt stets nur den einen fertil befunden. Bei Cheiranthus Cheiri, Rosen, ist trotz der Mehrzahl der Embryosäcke im jungen Eichen, Polyembryonie im reifen Samen nicht beobachtet, auch hat der fertile Embryosack alsbald die sterilen verdrängt. Hingegen führt in der That die Mehrzahl der Embryosäcke in der Fruchtanlage von Viscum album oft zur ausgebildeten Polyembryonie, doch sind diese Embryosäcke, Van Tieghem zufolge, nicht als einem Eichen, vielmehr als einer entsprechenden Anzahl von in die Fruchtblätter aufgenommenen Eichen gehörig zu betrachten. — Endlich hebt Braun hervor, dass Polyembryonie durch eine abnorme Theilung des Nucellus veranlasst werden kann [4]). Hofmeister beschrieb bei Morus albus als häufige Monstrosität das Vorhandensein zweier Eichenkerne innerhalb eines innern Integuments. Schacht beobachtete bei Orchis Morio zwei Eichenkerne, jeder vom innern Integument

[1]) Polyembryonie p. 138 ff.
[2]) Zellbildung und Zelltheilung II^te^ Aufl. p. 5.
[3]) Polyembryonie p. 131.
[4]) l. c. p. 142.

umgeben, innerhalb eines gemeinsamen äusseren Integuments. Mir kam der gleiche Fall bei Gymnadenia conopsea vor (Fig. 56), wobei jeder der beiden Embryosäcke schon eine Keimanlage enthielt [1]). — Dass diejenigen Fälle, in denen mehrere Eichen verwachsen, nur zu unächter Polyembryonie führen, hebt schon Braun hervor [2]).

---

[1]) Der von Schleiden beschriebene und abgebildete (Grundzüge IV. Aufl. Taf. IV Fig. 7) Fall einer graviditas extrauterina bei Orchis latifolia dürfte vielmehr auf eine ähnliche Anlage und nachträgliche Verdrängung des umgebenden Gewebes zurückzuführen sein, wenn das Bild nicht eben nur einer beliebigen Täuschung seine Entstehung verdankt.

[2]) l. c. p. 141.

Erklärung der Abbildungen
auf Taf. XV — XIX.

Fig. 1 — 5. Funkia ovata.

Fig. 1. Scheitel des Embryosackes und des Nucellus vor Beginn der adventiven Keimbildung. Zwei Keimkörperchen im Keimkern. Vergr. 240.

Fig. 2 und 3. Junge Zustände der adventiven Keimbildung. In Fig. 3 zwei Zellkerne im Ei. Vergr. 240.

Fig. 4. Vorgeschrittenere adventive Keimbildung; in diesem Falle auch Weiterentwicklung des Eies. Vergr. 240.

Fig. 5. Noch weiter vorgeschrittene Adventivkeime neben ganz jungen Anlagen. Vergr. 100.

Fig. 6 — 20. Nothoscordum fragrans.
Vergr. 240.

Fig. 6 und 7. Junge Embryosäcke mit je zwei Zellkernen.

Fig. 8. Mit zwei Mal zwei Zellkernen.

Fig. 9. Der Eiapparat und die Gegenfüsslerinnen obliterirt. Das Nucellarpolster stark entwickelt.

Fig. 10. Eiapparat und Gegenfüsslerinnen eben in der Bildung.

Fig. 11. Nach vollendeter Anlage des Eiapparates und der Gegenfüsslerinnen, die innere Nucellarschicht ausnahmsweise erhalten.

Fig. 12. Nucellarpolster frühzeitig erzeugt.

Fig. 13. Nucellarpolster einseitig entwickelt.

Fig. 14. Theilung einer ersten Nucellarpolsterzelle links.

Fig. 15. Nucellarpolster fertig angelegt.

Fig. 16 und 17. Wucherungsfälle des Nucellargewebes.

Fig. 18. Einseitige Bildung des Nucellarpolsters, zwei Zellkerne im befruchteten Ei.

Fig. 19. Aehnlicher Zustand im Ei, das Nucellarpolster in anderer doch ebenfalls ungewohnter Vertheilung.

Fig. 20. Nucellarpolster weiter auswachsend. Das Ei wiederholt getheilt.

Fig. 21—37. Citrus Aurantium.

Fig. 21. Längsschnitt durch das Eichen zur Zeit der Winterruhe. Vergr. 20.

Fig. 22. Der obere Theil desselben Eichens, 240 Mal vergrössert.

Fig. 23. Kurz vor Beginn der Winterruhe. Ausnahmsweise frühzeitige Bildung eines Nucellar-Auswuchses in die Embryosackhöhlung hinein. Dieser Auswuchs in seiner Entwicklung etwas verschieden von den später aufzutretenden. Vergr. 240.

Fig. 24. Erste Theilung des Eies bei Antritt der neuen Vegetationsperiode. Vergr. 240.

Fig. 25. Weiter vorgeschrittener Zustand. Im Nucellargewebe, beiderseits vom Embryosackscheitel, haben sich je eine Zelle gegen die umgebenden besonders differenzirt, die Zelle rechts schon einmal getheilt. Vergr. 240.

Fig. 26. Eine besonders differenzirte und bereits einmal getheilte Nucellarzelle ist tiefer, links, am Embryosack zu bemerken. Die Eianlage ist in diesem Falle obliterirt. Vergr. 240.

Fig. 27. Mehrzellige Keimanlage im Scheitel des Embryosackes und ziemlich vorgerückter Adventivkeim seitlich in demselben. Vergr. 240.

Fig. 28. Keimanlage. In diesem Embryosacke waren Adventivkeime nicht angelegt worden. Vergr. 240.

Fig. 29. Junger Keim und adventive Keimanlage im Scheitel eines Embryosacks. Unter den adventiven Anlagen links eine einzellige und eine vierzellige. Letztere besonders instructiv wegen der auffälligen Zurückdrängung der Embryosackwand durch dieselbe. Vergr. 240.

Fig. 30. Adventive Keimanlage von der Seitenwandung eines Embryosacks entnommen. Vergr. 240.

Fig. 31. Die Scheitelgegend eines Embryosacks mit besonders zahlreichen Anlagen von Adventivkeimen. Vergr. 240.

Fig. 32 und 33. Einzellige adventive Keimanlagen an der Seitenwandung eines Embryosacks, relativ sehr weit von dessen Scheitel entstanden. Vergr. 240.

Fig. 34. Ziemlich vorgeschrittene Keimanlage. Vergr. 100.

Fig. 35. Keimanlage, dahinter eine adventive Keimanlage. Vergr. 240.

Fig. 36. Der obere Theil eines Embryosacks mit zahlreichen adventiven Keimanlagen. Vergr. 20.

Fig. 37. Der obere Theil eines Embryosacks mit Anlagen, deren eine bereits die beiden Cotyledonen angelegt hat. Vergr. 20.

Fig. 38—42. Mangifera indica.

Fig. 38. Längsschnitt durch ein Eichen. Vergr. 10.

Fig. 39. Seitliche Anlage zur adventiven Keimbildung, Vergr. 100.

Fig. 40 und 41. Vorgeschrittenere Zustände der adventiven Keimbildung. In Fig. 40 ein Scheitel des Embryosacks zusammengedrängt; in Fig. 41 in verschiedener Höhe in dem vorderen Embryosack-Ende vertheilt. Vergr. 100.

Fig. 42. Fast reifer Same mit einer Anzahl verschieden grosser, doch meist schon mit Cotyledonen-Anlagen versehener Adventivkeime. Vergr. 10.

Fig. 43—44. Evonymus latifolius.

Fig. 43. Der obere Theil des Eichens. I, das einfache Integument, N, der Nucellus; zwei adventive Keimanlagen. Vergr. 50.

Fig. 44. Mit vier adventiven Keimanlagen. Vergr. 50.

Fig. 45—52. Caelebogyne ilicifolia.

Fig. 45. Reifes Eichen (1 Mm. c. hoch), 25 Mal vergr.

Fig. 46. Der Embryosack aus demselben Eichen mit Eiapparat und Gegenfüsslerinnen. Vergr. 600.

Fig. 47—52. Verschieden angelegte und verschieden weit vorgeschrittene Anlagen der Adventivkeime. In Fig. 47 (aus einem 1,6 Mm. hohen Eichen) wird der Eiapparat verdrängt von den auswachsenden Nucellarzellen. In Fig. 48 (aus einem 2 Mm. hohen Eichen) ist nur eine Zelle ausgewachsen und bleibt eine zeitlang stationär. Fig. 49 (aus einem 2,5 Mm. hohen Eichen) und Fig. 51 (aus einem 3 Mm. hohen Eichen) mit je einer Anlage. Fig. 52 (aus einem 4,3 Mm. hohen Eichen) mit zwei Anlagen. In Fig. 50 die Anlage seitlich gebildet. Vergr. 240.

Fig. 53. Nothoscordum fragrans.

Fig. 53. Ein unbefruchtet gebliebenes Eichen mit adventiven Keimanlagen. Vergr. 25.

Fig. 54—56. Gymnadenia conopsea.

Fig. 54 und 55. Eichen mit je zwei Keimanlagen. Fig. 54 240, Fig. 55 100 Mal vergrössert.

Fig. 56. Zwei Eichenkerne von besondern innern Integumenten umgeben, innerhalb eines gemeinsamen äussern Integuments. Vergr. 100.

Strasburger, Eduard. 1878. "Über Polyembryonie." *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft* 12 Bd. (n.F. 5 Bd.) 1878, 647–670.

View This Item Online: https://www.biodiversitylibrary.org/item/35029
Permalink: https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/172130

Holding Institution
Harvard University, Museum of Comparative Zoology, Ernst Mayr Library

Sponsored by
Harvard University, Museum of Comparative Zoology, Ernst Mayr Library

Copyright & Reuse
Copyright Status: NOT_IN_COPYRIGHT

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at https://www.biodiversitylibrary.org.

This file was generated 2 May 2023 at 13:13 UTC