

## Ueber die Reduction der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen.<sup>1)</sup>

Von

**E. Overton.**

---

Seit der classischen Abhandlung von *van Beneden* «Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire» aus dem Jahre 1883 sind wenige Gegenstände der thierischen Histologie mehr discutirt worden, als die Erscheinung der Reduction der Chromosomen (Kernschleifen) während der Heranbildung der Geschlechtszellen. Die Discussion hat sich sowohl über die Art und Weise, in welcher diese Reduction bewirkt wird, erstreckt, wie auch über die Bedeutung dieser merkwürdigen Erscheinung. In den speculativen Theilen dieser Publicationen fanden indessen die Untersuchungen der Botaniker über die entsprechenden Erscheinungen bei Pflanzen sehr wenig Berücksichtigung, obgleich gerade bei den Pflanzen, oder genauer gesprochen bei den Angiospermen, die thatsächlichen Verhältnisse zur Zeit viel klarer zu Tage liegen als bei den Thieren.

In dem vorliegenden Aufsatz sollen zunächst die schon bekannten Verhältnisse betreffend der Reduction der Chromosomen bei den Angiospermen kurz besprochen

---

<sup>1)</sup> Die wichtigsten Ergebnisse dieser Arbeit wurden am 2. Februar 1893 in einer Sitzung der Zürch. Bot. Gesellsch. mitgetheilt; eine etwas kürzer gefasste englische Bearbeitung desselben Thema's findet sich in den *Annals of Botany*, Vol. VII, Nr. XXV, March, 1893.

werden; darauf soll dann die Frage nach der Reduction der Chromosomen bei den Gymnospermen und Kryptogamen behandelt werden. Wir werden sehen, dass gerade durch die Berücksichtigung der Gymnospermen und der höheren Kryptogamen ganz neue Gesichtspunkte für die Deutung des Vorgangs der Reduction der Chromosomen gewonnen werden.

Schon im Jahre 1884, also einem Jahre nach der ersten Veröffentlichung von *van Beneden*, haben *Guignard*<sup>1)</sup> und *Strasburger*<sup>2)</sup> gezeigt, dass bei denjenigen Zelltheilungsvorgängen in der Samenknospe und Anthere der Angiospermen, die zur Entstehung der Pollenkörner und Eizellen führen, eine geringere Anzahl von Chromosomen gefunden werden als bei den Zelltheilungen in den übrigen Theilen der Pflanze. Die genaue Entwicklungsphase, in welcher diese Reduction stattfindet, wurde aber in diesen ersten Arbeiten noch nicht definitiv festgestellt, wenngleich schon damals für die Anthere die Vermuthung nahe lag, dass die Reduction in den Pollenmutterzellen bewirkt wird.

Dass dies wirklich der Fall ist, wurde wenigstens für *Lilium Martagon* und für *Allium*-Arten im Jahre 1891 von *Guignard*<sup>3)</sup> endgültig festgestellt. *Guignard* zeigte nämlich, dass, während die Pollenmutterzellen von *Lilium Martagon* nur 12 Chromosomen besitzen, die Urpollenmutterzellen bis zum letzten Theilungsschritt stets 24

<sup>1)</sup> *L. Guignard*: Nouvelles Recherches sur le Noyau cellulaire (Ann. d. sc. nat., Bot., 6<sup>e</sup> série, t. XX).

<sup>2)</sup> *Ed. Strasburger*: Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen.

<sup>3)</sup> Compt. rend. T. CXII, 1891, p. 1074—76; und Nouvelles Études sur la Fécondation (Ann. d. sc. nat. Bot., 7<sup>e</sup> série, t. XIV, Nr. 3—4).

Chromosomen aufweisen. Für die correspondierenden Zellen von verschiedenen *Allium*-Arten fand *Guignard* 16 und 8 Chromosomen. Unabhängig von *Guignard* kam der Verfasser für *Lilium Martagon* zu demselben Resultat und bestimmte fernerhin die Zahl der Chromosomen in den Pollenmutterzellen und Urpollenmutterzellen der folgenden Pflanzen:

	Zahl der Chromosomen in:	
	Pollenmutterzellen	Urpollenmutterzellen
<i>Scilla non scripta</i> und andere Arten dieser Gattung	8;	16
<i>Leucojum vernum</i>	12;	24
<i>Triticum vulgare</i>	8;	16
<i>Paeonia</i> (mehrere Arten)	12;	24
<i>Aconitum Napellus</i>	12; wenigstens	20, wahrscheinlich 24.

Diese Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, dass in den Antheren der Angiospermen die Reduction allgemein in den Pollenmutterzellen geschieht, eine Verallgemeinerung, die übrigens schon von *Guignard* in der citierten Abhandlung gemacht wurde.

Von *Guignard*<sup>1)</sup>, *Strasburger*<sup>2)</sup> und dem Verfasser<sup>3)</sup> ist ferner erkannt worden, dass auch bei der weiteren Entwicklung des Pollens bei jeder Kerntheilung die reducierte Anzahl der Chromosomen bestehen bleibt; so weist *Lilium Martagon* bei der Theilung des progamen Pollenkerns und ebenso bei der Theilung des generativen Kerns 12 Chromosomen auf, *Allium*-Arten in den nämlichen Entwicklungsphasen deren 8.

Uns nunmehr den Samenknospen zuwendend, finden

<sup>1)</sup> loc. cit.

<sup>2)</sup> Ueber Kern und Zelltheilung, 1888.

<sup>3)</sup> Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung und Vereinigung der Geschlechtsproducte bei *Lilium Martagon*, Zürich 1891.

wir, dass in solchen Pflanzen wie den Lilien, wo diejenigen Zellen, welche respectiv dem Archesporium, den Sporenmutterzellen und den Sporen der höheren Kryptogamen correspondieren sollten, alle von einer und derselben Zelle — dem primären Embryosack — repräsentiert werden, die Reduction in dieser jungen Embryosackzelle geschieht, wie das gleichzeitig von *Guignard*<sup>1)</sup> und dem Verfasser<sup>2)</sup> festgestellt wurde. *Strasburger*<sup>3)</sup> hatte indessen schon gezeigt, dass bei den *Orchideen* und bei *Allium*-Arten, wo der ursprüngliche Entwicklungs-Modus des Embryosacks etwas weniger verwischt ist, die Reduction der Chromosomen schon in der Mutterzelle des Embryosacks bewirkt wird. Diese letzte Zelle ist aber der morphologische Aequivalent einer Pollenmutterzelle.

Bisher haben alle Veröffentlichungen betreffend die Reduction der Chromosomen bei Pflanzen sich auf die Untersuchung der Verhältnisse bei den Angiospermen beschränkt. Es soll aber nunmehr der Versuch gemacht werden, die Verhältnisse auch bei den Gymnospermen und Kryptogamen aufzuklären.

Schon mehrfach mit Untersuchungen über den Befruchtungsprocess bei den Kryptogamen beschäftigt, hatte sich der Verfasser schon vor Jahren die Frage vorgelegt,

---

<sup>1)</sup> loc. cit.

<sup>2)</sup> loc. cit. In dieser Arbeit hatte sich der Verfasser damit begnügt, die Thatsache festzustellen, dass die Reduction erst in der jungen Embryosackzelle geschieht, ohne dass die genaue Anzahl der Chromosomen in den unmittelbar vorausgehenden Kerntheilungen ermittelt wurde. Die Zahl wurde etwas zu gering geschätzt. Durch Anwendung besserer Untersuchungsmethoden (Beschaffen der Kerntheilungsfiguren von beiden Seiten) ist es ihm seither gelungen, wenigstens in einigen Fällen, die Richtigkeit der von *Guignard* angegebenen Zahl zu bestätigen.

<sup>3)</sup> Ueber Kern- und Zelltheilung, 1888.

wo wohl hier die Reduction der Chromosomen stattfindet. Dass eine solche Reduction überall, wo eine geschlechtliche Fortpflanzung vorkommt, in irgend einer Phase der Entwicklung, sei es auf einen Schlag, sei es nur allmählig, geschehen muss, liegt auf der Hand, da ja sonst die Zahl der Chromosomen sich in's Unendliche vermehren müsste. Lange Zeit hindurch gelang es jedoch nicht, irgend einen Anknüpfungspunkt aufzufinden, von wo aus das Problem rationell angegriffen werden konnte. Erst während der Fortsetzung seiner Studien über die intimeren Vorgänge bei der Reifung und Vereinigung der Geschlechtsproducte bei *Lilium Martagon* stellte sich dem Verfasser die Frage entgegen, ob nicht vielleicht auch bei den höheren Kryptogamen (Gefässkryptogamen und Moosen) die Reduction in denjenigen Zellen stattfindet, welche mit den Pollenmutterzellen und den Mutterzellen der Embryosäcke morphologisch gleichwertig sind; in anderen Worten, ob die Reduction nicht in den Sporenmutterzellen — also bei dem Wechsel der Generationen — geschehe.<sup>1)</sup>

Bekanntlich ist auch bei den Phanerogamen ein Generationswechsel vorhanden, nur erlangt hier die geschlechtliche Generation nur einen sehr geringen Grad der Individualität, indem dieselbe im Samen- resp. im Pollenkorn versteckt bleibt. Nun ist schon angegeben worden, dass bei den Angiospermen während des ganzen Entwicklungsganges des Pollenkorns die reducierte Anzahl der Chro-

<sup>1)</sup> Diese Frage wurde vom Verfasser schon im Jahre 1892 am Schlusse eines Vortrages vor der Zürch. Bot. Gesellsch. aufgeworfen (Kurzes Referat in Berichten der Schweiz. Bot. Gesellsch., Heft III, 1893 (unter Jahresbericht der zürch. botanischen Gesellschaft 1891—92, Sitzung vom 21. Jan. 1892).

mosomen bestehen bleibt; also hier wenigstens ist die reducierte Anzahl charakteristisch für die ganze geschlechtliche Generation, und es frug sich, ob dieses Verhältniss sich bei allen Cormophyten wiederfinde.

Ehe wir zu den neugewonnenen thatsächlichen Stützen einer solchen Annahme übergehen, mögen zunächst die Betrachtungen wiedergegeben werden, welche dem Verfasser von vornherein zu ihren Gunsten zu sprechen schienen und ihn ermuthigten, die Untersuchung vorzunehmen. — Da war es vor allen Dingen der Hinblick auf den Entwicklungsgang der Mikrosporen der heterosporen Gefässkryptogamen, welcher ihm für die Richtigkeit der Hypothese Hoffnung einflösste. Die Mikroprothallien dieser Kryptogamen, speciell diejenigen von *Salvinia*, sind nämlich fast ebenso reduciert, wie diejenigen der Angiospermen; noch mehr Aehnlichkeit haben dieselben mit den Mikroprothallien der Gymnospermen, von denen später die Rede sein wird. Dann erinnerte er sich, dass auch bei den gewöhnlichen, homosporen Farnen unter ungünstigen Lebensbedingungen antheridientragende Prothallien gefunden werden können, welche nur aus ganz wenigen Zellen bestehen und sich insofern den Verhältnissen bei den Gymnospermen und Angiospermen nähern. — Endlich waren es Reflexionen über die Ursachen des Generationswechsels bei den Cormophyten (Moosen und Gefässpflanzen), welche ihm das Zutreffen der Hypothese nicht unwahrscheinlich machten. Da nämlich bei den Cormophyten der Generationswechsel sicherlich nicht in erster Linie durch äussere Einflüsse bedingt wird und im Allgemeinen jede Zelle, z. B. eines Farnprothalliums, nur ein Prothallium erzeugt, jede Zelle der ungeschlechtlichen Generation dagegen wiederum nur die ungeschlechtliche

Generation reproducieren kann, so sind wir zu der Annahme gezwungen, dass der Generationswechsel durch eine Aenderung in der Constitution oder Configuration des Idioplasmas induciert wird. Obgleich nun die wichtige Entdeckung *Guignard's* über das Vorhandensein von Centrosomen auch in den Pflanzenzellen und die Kenntniss des Verhaltens der Centrosomen bei der Befruchtung zu einer gewissen Reaction gegen die herrschende Anschauung, dass das Idioplasma ausschliesslich in den Kernen, speciell in den Kernfäden, localisirt ist, geführt hat, liess sich dennoch Vieles zu Gunsten dieser Hypothese anführen, und wenn der Verfasser sich nicht stark irrt, wird dieselbe auch von den erfahrensten Spezialisten auf dem Gebiete der Befruchtungs- und Vererbungs-Lehre immer noch festgehalten.

Wenn wir nun annehmen, dass in der That die Kernfäden als die Träger des Idioplasmas anzusehen sind und dass der Generationswechsel durch eine Aenderung in der Constitution des Idioplasmas bedingt wird, so wäre man nun allerdings a priori noch keineswegs zu der Annahme berechtigt, dass sich diese Aenderung im Idioplasma auch äusserlich in der Zahl oder in dem Aussehen der Kernfäden kund geben müsse. Da aber bei den Angiospermen der Wechsel der Generationen thatsächlich mit der Reduction der Chromosomen zusammenfällt, so schien es dem Verfasser immerhin nahe zu liegen, diese Reduction (die nicht auf einer Elimination, sondern auf einer Neuordnung der Kernsubstanz beruht) als das äusserliche und sichtbare Zeichen für die stattgehabte Umstimmung in dem Idioplasma anzusehen und einen causalen Nexus zwischen beiden Vorgängen zu vermuthen.

Nach diesen Betrachtungen wollen wir nunmehr zu

den thatsächlichen Ergebnissen der Untersuchung übergehen und zwar sollen zunächst die Verhältnisse bei den Gymnospermen besprochen werden.

Die Entwicklung des Mikroprothalliums (des Pollenkorns) der Gymnospermen weicht insoferne von der Entwicklung des Angiospermen-Pollenkorns ab, als das Mikroprothallium der ersteren etwas weniger reduciert erscheint; Im Uebrigen ist dessen Ausbildung bei den verschiedenen Gattungen der Gymnospermen eine mehr oder weniger verschiedene. Es schien also nicht zulässig, ohne eine specielle Untersuchung vorzunehmen, vorauszusetzen, dass die Reduction der Chromosomen auch bei den Gymnospermen in den Pollenmutterzellen erfolgen müsse. Die Untersuchung, die sich auf die verschiedensten Gattungen erstreckte, hat indessen ergeben, dass dies thatsächlich der Fall ist; so finden wir z. B. in den Urpollenmutterzellen der *Abietineen* stets 24 Chromosomen, in denjenigen von *Taxus* 16 u. s. f., während wir bei der Theilung der eigentlichen Pollenmutterzellen derselben Pflanzen bloss 12 resp. 8 Chromosomen antreffen. Bei der weiteren Entwicklung des Pollenkorns finden wir wiederum bei jeder Kerntheilung stets die reducierte Anzahl der Chromosomen.

Weit wichtiger für die Begründung unserer Hypothese als die Untersuchung der Verhältnisse in den Antheren der Gymnospermen musste indessen die Untersuchung der Samenknospen erscheinen. — Während nämlich die Samenknospen der Gymnospermen in den allerersten Stadien ihrer Entwicklung mit denjenigen der Angiospermen nahe übereinstimmen, weichen dieselben bekanntlich späterhin weit davon ab. Bei den Angiospermen schieben sich nur drei Zellgenerationen zwischen der Bil-



dung des Embryosacks und der Bildung der Eizelle ein; bei den Gymnospermen auf der andern Seite wird ein ganzes Complex von Zellen (das Endosperm) gebildet, ehe die Archegonien (mit der Eizelle) in Erscheinung treten. Dagegen stimmen die Entwicklungsvorgänge in dem Embryosack der Gymnospermen fast bis ins Einzelne mit denjenigen überein, welche sich innerhalb der Makrospore von solchen Gefässkryptogamen wie z. B. *Isoetes* abspielen. In der That sind auch wohl die meisten Morphologen gegenwärtig der Ansicht, dass die Gymnospermen eine nähere Verwandtschaft mit den Gefässkryptogamen als mit den Angiospermen bekunden. Bei der alleinigen Berücksichtigung des Aufbaus und der Entwicklung der Samenknospe wäre man in allen Fällen zu einer solchen Anschauung gedrängt. Wenn es also für die Samenknospen der Gymnospermen gezeigt werden könnte, dass die Reduction der Chromosomen wie bei den Angiospermen während der Bildung des Embryosacks geschehe und dass weiterhin bei allen Zelltheilungsvorgängen innerhalb des Embryosacks bis zur Entstehung der Archegonien die reducierte Zahl der Chromosomen erhalten bleibt, so würde unsere Hypothese, dass die Reduction immer mit dem Wechsel der Generationen im Zusammenhange steht, wenigstens für die Gefässpflanzen, einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit für sich in Anspruch nehmen können.

Ein sehr günstiges Object für die Entscheidung der uns interessierenden Frage bei den Gymnospermen wurde in *Ceratozamia mexicana* gefunden, wo die Kerne recht gross sind, die Anzahl der Chromosomen dagegen klein, so dass eine genaue Bestimmung der Chromosomenzahl in den meisten Kerntheilungsfiguren möglich war. Es

stellte sich nun in der That heraus, dass: während die Kerntheilungsfiguren in dem jungen Blatt, in dem Nucellus und in dem Integument stets 16 Chromosomen aufweisen, diejenigen Kernspindel, welche man in den verschiedenen Theilen des jungen Endosperms antrifft, ebenso constant nur 8 Chromosomen zählen. Diese reducirte Zahl fand der Verfasser auch noch bei den jüngsten Entwicklungsstadien des Endosperms, die ihm zur Verfügung standen, bis zu einem Stadium nämlich, wo die noch freien Kerne in einer gemeinschaftlichen, die Embryosackhöhle auskleidenden Protoplasmaschicht eingebettet lagen. Im Ganzen wurden wohl über hundert Zählungen vorgenommen.<sup>1)</sup>

Ogleich alle andern untersuchten Gymnospermen sich viel weniger günstig für das Studium der Karyokinesis in den Samenknospen erwiesen, gelang es dennoch, zu ermitteln, dass gerade so wie bei *Ceratozamia*, so auch in den Samenknospen von *Tsuga Canadensis*, von *Larix decidua* und von *Ephedra helvetica*, die Reduction der Chromosomen schon in den jüngsten Stadien der Entwicklung des Endosperms bereits stattgefunden hat, längst ehe die Archegonia in Erscheinung getreten sind, während andererseits die Kerne des Nucellus und des

<sup>1)</sup> Da die Entdeckung der Centrosomen bei den Pflanzen noch ganz neueren Datums ist und dieselben erst bei sehr wenigen Pflanzen aufgefunden worden sind, mag hier erwähnt werden, dass das junge Endosperm von *Ceratozamia*, kurz nach der freien Zellbildung im Embryosack wohl eines der günstigsten Objecte für das Studium dieser Gebilde abgeben wird. Hier lässt sich in der That nachweisen, dass die Centrosomen permanente Organe der Zelle sind. Auch in den Pollenmutterzellen von *Ceratozamia* sind die Centrosomen relativ leicht aufzufinden. Bei *Taxus*, *Larix* und einigen andern Gymnospermen liessen sich dieselben zwar ebenfalls nachweisen, aber mit viel grösserer Schwierigkeit.

Integuments die vollzählige Anzahl von Chromosomen besitzen. Es ist also im höchsten Grade wahrscheinlich, dass die Reduction der Chromosomen auch in den Samenknospen der Gymnospermen geradeso wie in denjenigen der Angiospermen schon bei der ersten Entstehung der primären Embryosackzelle, resp. schon in der Embryosackmutterzelle vollzogen wird.

Wir wenden uns zu den Gefässkryptogamen und Moosen. Man wird sich vielleicht gefragt haben, ob es nicht von vornherein einfacher und zweckmässiger gewesen wäre, die Zahl der Chromosomen in den beiden Generationen der Moose und der Gefässkryptogamen direkt zu bestimmen. Leider stehen einem solchen Verfahren grosse Schwierigkeiten im Wege. Bei den meisten Moosen sind die Kerne sehr klein und es wird dadurch das Studium der Karyokinese sehr erschwert. Bei der Mehrzahl der Gefässkryptogamen andererseits sind zwar die Kerne allerdings von beträchtlicher Grösse, die Zahl der Chromosomen aber ist in allen bis jetzt untersuchten Formen eine so grosse, dass eine nur annähernd genaue Bestimmung dieser Zahl eine Sache der grössten Schwierigkeit bleiben wird. Gleichzeitig mag immerhin mitgeteilt werden, dass soweit eine ungefähre Schätzung von irgendwelchem Werthe sein kann, die Ergebnisse der Untersuchung der Hypothese, dass die Reduction in den Sporenmutterzellen erfolgt, günstig waren. Dazu kommt, dass der Habitus der Karyokinese in den Sporenmutterzellen mit demjenigen der Pollenmutterzellen bis ins Einzelne übereinstimmt. Wir haben dieselbe Protraction der ersten Phasen der Kerntheilung, dieselben dicken, äusserst kurzen und leicht quellbaren Segmente (Chromosomen) und dieselbe frühzeitige Längsspaltung dieser

Segmente, Verhältnisse, die, soweit des Verfassers Erfahrung reicht, sonst nur noch in denjenigen Kernen der Samenknospe, wo eine Reduction der Chromosomen ebenfalls stattfindet, angetroffen werden und dann wieder in den correspondierenden Zellen der generativen Organe der Thiere. Hoffentlich wird es in der Zukunft gelingen, sei es durch Auffinden günstigerer Objecte als die bisher untersuchten, sei es durch Vervollkommnung der Untersuchungsmethoden, auch hier die Verhältnisse ausser dem Bereich eines Zweifels zu erheben.

Schliesslich kann es vielleicht zur Klarlegung der Frage beitragen, wenn wir für den Augenblick annehmen, dass bei den Gefässkryptogamen (die Moose mögen bei Seite gelassen werden) die Reduction nicht in den Sporenmutterzellen geschehe, sondern während der Entwicklung der Archegonien und Antheridien (es wären diese die allein übrig bleibenden Entwicklungsphasen, wo das Stattfinden der Reduction im geringsten plausibel erscheinen würde) und die Consequenzen einer solchen Annahme verfolgen. Wenn wir gefunden hätten, dass bei den Gymnospermen die Reduction der Chromosomen während der Bildung der Archegonien vollzogen wird, so mag zugegeben werden, dass einer solchen Annahme für die Gefässkryptogamen Nichts im Wege stehen würde und dass auch die faktischen Verhältnisse bei den Angiospermen nichts besonders Ueberraschendes bieten würden; denn, bei der starken Rückbildung der Archegonien während des Uebergangs der Gymnospermen in Angiospermen könnte es nicht besonders auffallen, dass bei den letzteren der Vorgang der Reduction der Chromosomen auf eine etwas frühere Entwicklungsphase zurückgeschoben wäre; ja eine solche Zurückschiebung wäre sogar unbedingt erforderlich,

wenn sonst die Reduction vor der Befruchtung der Eizelle überhaupt wahrzunehmen sein sollte. Wir haben jedoch gesehen, dass bei den Gymnospermen die Reduction der Chromosomen sich nicht bei der Bildung der Archegonien vollzieht, sondern längst vorher und es bliebe also nur noch die andere Alternative übrig, dass während des Uebergangs von Pteridophyten-Typen in Gymnospermen, ohne irgend einen denkbaren Grund<sup>1)</sup>, ein Wechsel jenes Ortes, wo die Reduction der Chromosomen sich vollzieht, in der Art stattgefunden hätte, dass ein Zurückspringen auf eine um ca. 20 Zellgenerationen frühere Entwicklungsphase resultiren würde. Diese letztere Annahme muss um so unwahrscheinlicher erscheinen, da die Cycadeae und Coniferae sicherlich von zwei verschiedenen Gruppen der Gefässkryptogamen abgeleitet werden müssen, also der Process der Verschiebung sich zweimal hätte wiederholen müssen. — Im Uebrigen möchte der Verfasser besonders hervorheben, dass er mit diesen Erwägungen keineswegs den Zweck verbindet, eine directe Ermittlung der faktischen Verhältnisse als überflüssig erscheinen zu lassen. Letztere allein kann die endgültige Entscheidung bringen.

<sup>1)</sup> Es muss daran erinnert werden, dass während des Uebergangs von Pteridophyten-Typen in Gymnospermen keine wesentliche Umänderung oder Reduction in dem Aufbau der Archegonien und Makroprothallien stattgefunden hat. Bei gewissen *Cycadeen* (*Cycas*) besitzt das Makroprothallium zur Zeit der Entstehung der Archegonien eine viel massivere Ausbildung als das Prothallium irgend eines Gefässkryptogams. Damit ist aber zugleich gesagt, dass, um unsere Hypothese zu genügen, bei den Gefässkryptogamen eine eher kleinere als grössere Anzahl von Zellgenerationen zwischen dem Stattfinden der Reduction und der Bildung der Geschlechtszellen eingeschoben sein würden, als bei einigen Gymnospermen thatsächlich geschieht, womit jede principielle Schwierigkeit für die Hypothese verschwindet.

Ehe wir die Cormophyten verlassen, möge ein Einwand berührt werden, der vielleicht gegen unsere Hypothese erhoben werden könnte. Es gibt bekanntlich gewisse Farnprothallien (sog. apogame Prothallien), welche ohne Vermittlung von Archegonien und Antheridien durch eine Art Sprossenbildung die ungeschlechtliche Generation erzeugen. Die Existenz solcher Prothallien könnte in der That gegen unsere Hypothese zu sprechen scheinen, denn, wenn die Reduction in den Sporenmutterzellen erfolgt, so müsste — so wird man vielleicht weiter schliessen — die Anzahl der Chromosomen im Laufe der Generationen fortwährend abnehmen, da beim Wegfall des Befruchtungsprocesses bei diesen Formen kein compensirender Vorgang der Vermehrung der Chromosomen eintritt. Allein die Schwierigkeiten sind hier nicht andere als bei der parthenogenetischen Entwicklung thierischer Eizellen; denn bei den gewöhnlichen Eizellen<sup>1)</sup> der Thiere vollziehen sich diejenigen Vorgänge, welche zur Reduction der Chromosomen führen, schon in dem Keimbläschen bei der Bildung des ersten Richtungskörperchens, also zu einer Zeit, wo noch kein Unterschied in dem Verhalten der gewöhnlichen und der parthenogenetisch sich entwickelnden Eizelle constatirt worden ist. Sowohl bei den parthenogenetischen Eiern wie bei den apogamen Farnprothallien werden erst weitere Forschungen den wahren Sachverhalt aufklären. Es mag übrigens daran erin-

---

<sup>1)</sup> Es wäre ebensowohl aus morphologischen wie aus praktischen Gründen sehr zu wünschen, dass man für die noch unreife thierische Eizelle bis zu der Zeit, wo die Richtungskörperchen abgegeben werden, eine besondere Bezeichnung einführen würde; am geeignetsten dürfte die Bezeichnung Oogonium sein, da es zur Zeit wohl feststeht, dass eine solche unreife Eizelle mit dem Spermogonium homolog ist.

nernt werden, dass bei Pflanzenzellen eine Vermehrung der Chromosomen auch unabhängig von der Befruchtung mit Sicherheit constatiert worden ist. Einer solchen Vermehrung der Chromosomen begegnen wir z. B. während der Bildung der Antipoden und des unteren Polkerns im Embryosack von *Lilium Martagon*.<sup>1)</sup>

Wenn wir zum Schlusse uns den Thallophyten zuwenden und uns die Frage vorlegen, wo wohl hier die Reduction der Chromosomen bewerkstelligt werde, so bietet uns die Morphologie leider keine Vertrauen einflössenden Anhaltspunkte mehr, denn zwischen dem Generationswechsel der Cormophyten und dem sog. Generationswechsel der Thallophyten hat sich bisher für keine einzige Gruppe der Letzteren eine Homologie mit Bestimmtheit nachweisen lassen. In Bezug auf dieses Problem möchte der Verfasser immerhin auf einen Gesichtspunkt hindeuten, der nicht wenig Interessantes zu bieten scheint:

Im Jahre 1885 hat der geistreiche Zoolog *Bütschli* einen Aufsatz veröffentlicht, der den Titel trägt «Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogen. Richtungskörperchen»<sup>2)</sup> In diesem Aufsatz suchte *Bütschli* einerseits die Homologie zwischen dem Process der Bildung der Richtungskörperchen und dem Vorgang der

---

<sup>1)</sup> Obgleich es für *Lilium Martagon* ganz sicher erwiesen ist, dass während der Entstehung der Antipoden eine Vermehrung der Chromosomen stattfindet, erscheint es dem Verfasser doch sehr fraglich, ob sich ähnliche Vorkommnisse bei den Angiospermen allgemein antreffen werden, denn bei den Gymnospermen ist die Zahl der Chromosomen in dem Endosperm, wie oben angegeben, bis zum Eintritt der Befruchtung durchaus constant (nach der Befruchtung scheinen, wenigstens in einigen Fällen, ähnliche Unregelmässigkeiten in den Kerntheilungsfiguren aufzutreten, wie sie in dem sekundären Endosperm der Angiospermen gefunden werden).

<sup>2)</sup> Biolog. Centralblatt Bd. IV, S. 5–12.

Entstehung der Spermatozoiden aus der Spermogonie darzuthun; andererseits aber beide Erscheinungen auf die Verhältnisse bei der sexualen Fortpflanzung der *Volvocineen* zurückzuführen. *Bütschli* glaubt nämlich, dass die Spermogonien der Metazoen direct von den Spermatozoenplatten der *Volvocineen* abgeleitet werden können. Die ganze Spermatozoenplatte der *Volvocineen* würde aber nach ihm mit der Eizelle derselben Gruppe zu homologisieren sein. — Der erste Theil von *Bütschli's* Hypothese, welcher die Homologie der Richtungskörperchen-Bildung mit den Theilungsvorgängen in der Spermogonie annimmt, hat sich seither, namentlich durch die Arbeiten von *Hertwig* und *Henking*, vollauf bestätigt. Der schwächste Punkt im zweiten Teil der Hypothese ist der, dass es bei *Volvox* bisher nicht gelingen wollte, etwas der Richtungskörperchen-Bildung Entsprechendes nachzuweisen. Auch eine im letzten Sommer vom Verfasser unternommene, speciell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchung ergab nur negative Resultate. Sollte indessen dieser zweite Theil der *Bütschli'schen* Hypothese sich trotzdem bewahren, so liessen sich diejenigen Gründe, die *Bütschli* für die Ableitung der Spermogonien von der Spermatozoenplatte der *Volvocineen* anführt, auch für eine Ableitung der Pollen- resp. Sporenmutterzellen von derselben (oder vielmehr von einem mit der Spermatozoenplatte homologen Gebilde, aus welchem aber die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen noch in gleicher Weise gebildet werden) geltend machen.

In der That wird derjenige Forscher, der das ganze Verhalten der Spermogonien mit demjenigen der Pollen- resp. Sporenmutterzellen vergleicht, sich immer und immer wieder vor die Frage gestellt sehen, ob diese Gebilde



nicht wohl einen gemeinsamen Ursprung besitzen.<sup>1)</sup> Der Botaniker ist übrigens schon lange geneigt, alle oder doch die meisten Pflanzen von den Flagellaten abzuleiten, und zwar dürfte, wenigstens für die höheren Gruppen des Pflanzenreichs, von vornherein ein den *Volvocineen* oder *Chlamydomonadinen* naher Ausgangspunkt am wahrscheinlichsten erscheinen. Doch hat die Aufstellung dieser Hypothese, die erst auf wenig erprobter Grundlage ruht, bloss den Zweck, zu weiteren Forschungen anzuregen. Dem Verfasser selbst ist es sehr wahrscheinlich, dass bei vielen Gruppen der Algen, so z. B. bei den *Zygnemaceen* und den *Oedogoniaceen*<sup>2)</sup>, die Reduction der Chromosomen erst nach der Befruchtung sich manifestieren wird. Man wird sich auch daran zu erinnern haben, dass die

---

<sup>1)</sup> Wenn die Spermogonien der Thiere und die Sporen- resp. Pollenmutterzellen wirklich als homologe Gebilde aufgefasst werden dürfen, so würde das thierische Spermatozoon resp. die befruchtungsreife, thierische Eizelle ein der ganzen geschlechtlichen Generation der Cormophyten entsprechendes Gebilde darstellen; bei den Angiospermen fehlt übrigens nicht sogar viel, dass die geschlechtliche Generation ebenso reduciert erscheinen würde als nach dieser Hypothese bei den Metazoen der Fall ist. Die Richtigkeit dieser Hypothese vorausgesetzt, würde auch zugleich die vor wenigen Jahren noch vielfach discutierte Frage, ob auch bei Pflanzen den Richtungskörperchen entsprechende Gebilde vorkommen, ihre Erledigung finden; denn in diesem Falle hätten wir in den verdrängten Schwesterzellen des jungen Embryosacks Bildungen, welche den Richtungskörperchen nicht bloss analog, sondern sogar homolog wären.

<sup>2)</sup> Bei den *Oedogoniaceen* wird nämlich der Kern bei der Bildung des Excretionskörperchens nicht beteiligt, wie der Verfasser in diesem Winter festzustellen Gelegenheit hatte. Es mag noch hinzugefügt werden, dass der Kern der befruchtungsreifen Oosphäre mindestens ebenso gross und ebenso chromatinreich ist, wie die Kerne der vegetativen Fadenzellen.

Geschlechtszellen (die Mikrozoosporen) von *Ulothrix*<sup>1)</sup> und einigen andern Fadenalgen auch ohne vorhergehende Copulation zu neuen Pflanzen auswachsen können, eine Erscheinung, die der Verfasser im vergangenen Jahre wieder reichlich zu beobachten Gelegenheit hatte. Indessen wird die direkte Zählung der Chromosomen in den verschiedenen Entwicklungsstadien dieser Pflanzen allein den gewünschten Aufschluss geben. Bis wir zu einem klaren Ueberblick über alle diese Verhältnisse erstiegen sein werden, ist noch ein langer und mit vielen Schwierigkeiten besetzter Weg zu durchlaufen.

Ende März 1893.

---

### **Ueber die beim Bahnbau zwischen Koblenz und Stein im Aargau zu Tage getretenen Triasgesteine.**

Von

Ingenieur **Jul. Stizenberger.**

---

Ehe ich mit der Trias beginne, berühre ich noch die vorkommenden ältern Gesteine.

Gneiss, durchsetzt mit Gängen von Granit und Turmalin führendem Pegmatit, kommt in der Rothen Waag

---

<sup>1)</sup> Vergl. *Dodel*: „Die Kraushaar-Alge“, *Ulothrix zonata* etc. p. 100 des Sep.-Abdr. Pringsheims Jahrb. für wiss. Bot. X; vergl. auch *Berthold*: „Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentl. Phaeosporeen“. Mittheilg. aus der zool. Station zu Neapel, Bd. II, 1881.