© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erbauten Versuchshäuser wenigstens zum Teil eingeräumt worden, und ich möchte Herrn Professor VOECHTING auch an dieser Stelle für dieses freundliche Entgegenkommen meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

Tübingen, Botanisches Institut, Oktober 1908.

---

72. J. M. Geerts: Beiträge zur Kenntnis der cytologischen Entwicklung von Oenothera Lamarckiana.

Eingegangen am 20. Oktober 1908.

In den letzten Jahren untersuchte ich die cytologische Entwicklung der *Oenothera Lamarckiana*.

Das Material wurde, wie ich in dieser Zeitschrift (Bd. XXV, Heft 4, 1907) in einem Aufsatze „Über die Zahl der Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana*" mitteilte, zum Teil im Versuchsgarten von Professor HUGO DE VRIES in Amsterdam, teils auf dem Oenotherenfeld zwischen Hilversum und s'Graveland gesammelt und hauptsächlich in der starken FLEMMING'schen Flüssigkeit fixiert.

Ich beschäftigte mich gerade mit der *Oen. Lam.*, da bei dieser Pflanze außer cytologischen auch andere Probleme zu erörtern sind, für die die Kenntnis der cytologischen Entwicklung wichtig ist.

Inwieweit ist das Mutieren von äußeren Bedingungen abhängig? Wird es möglich sein, die Entstehung neuer Arten zu beeinflussen? Derartige Untersuchungen sind schon von MAC DOUGAL in Angriff genommen worden. Er gibt an, durch eine Injektion von $ZnSO_4$ 0,2 % in *Oen. biennis* Mutanten hervorgerufen zu haben.

Bei solchen Experimenten sind nur wertvolle Resultate zu erwarten, wenn genau bekannt ist, welche Blüten die Einwirkung trifft und welche Entwicklungsstufe sie in diesem Momente durchmachen.

Um für solche Versuche eine cytologische Basis zu gewinnen, studierte ich auch die Blütenentwicklung mit dem Zweck, die cytologischen Zustände auf äußerlich sichtbare Phasen beziehen zu können.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Oen. Lam. führt bekanntlich einen Pollen, der zum Teil aus tauben Körnern besteht, gleichfalls findet man in einer Frucht stets Samen, welche sich nicht entwickelt haben; das heißt, daß auch die Samenknospen zum Teil steril sind. Da Sterilität auch bei vielen Bastardpflanzen sehr allgemein ist, meint BATESON, die *Oen. Lam.* sei eine Hybride und die Entstehung der Mutanten sei eine Hybridenspaltung.

Deshalb meinte ich auch die *Oenothera* auf Sterilität prüfen zu müssen. Die erhaltenen Resultate werde ich nun kurz mitteilen.

Die Blütenentwicklung der *Oenothera Lamarckiana* wurde schon 1895 von JULIUS POHL untersucht. Seine Darstellung weicht von den Ergebnissen anderer Autoren, wie BARCIANU und PAYER ab, indem er eine akropetale Entwicklung der Blüte, wie sie die anderen Autoren gesehen haben wollen, leugnet. Meine Präparate jedoch zeigen auch für die *Oenothera Lamarckiana* deutlich die akropetale Entwicklung.

Ferner fand ich folgende Vorgänge der Blütenentwicklung.

1. Die Kronanthere entsteht aus der inneren Seite des Kronhöckers.
2. Der Fruchtknoten ist die hohlgewordene Blütenachse. Nur die Narben entwickeln sich wie vier gesonderte Höcker, alternierend mit den Kelchantheren.
3. Der Fruchtknoten wird vierfächerig, da vier parietale Leisten, welche vor den Kelchstaubgefäßen sich befinden, hineinwachsen und in der Mitte aufeinandertreffen und verschmelzen.
4. Die Achse hört auf zu wachsen; es gibt somit keine Columella.
5. Die Placenten differenzieren sich aus den Rändern der Scheidewände.
6. Kronanthere und Kronblatt haben kein gemeinschaftliches Gefäßbündel.
7. Die Samenanlage ist eine Periblem- und Dermatogenbildung, mit Ausnahme des Gefäßbündels in der Raphe.

Die cytologische Entwicklung studierte ich an den Samenanlagen, sowie an den Antheren. Die aus meinen Beobachtungen hervorgehenden Resultate sind kurz zusammengefaßt folgende:

Eine an der Spitze des kleinen Gewebehöckers der jungen Samenanlage befindliche hypodermale Zelle, die Archesporzelle, teilt sich; die obere Tochterzelle wird zur Initiale einer Reihe von Zellen zwischen Embryosack und Mikropyle; die untere Tochterzelle, welche bedeutend größer wird als die obere, ist die Embryosackmutterzelle. Ihr Kern hat denselben Bau, wie die vegetativen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Kerne der übrigen Zellen. Das Chromatin findet man größtenteils an der Kernmembran; oft sind mehrere Nukleoli sichtbar. Beim Beginn der Synapsis zeigt sich ein zartes Kerngerüst; das Chromatin bildet sehr kleine Körnchen, welche durch feine Lininfäden verbunden sind. Der Kern führt zwei oder drei sich dunkelfärbende Nukleolen. Aus diesem Kerngerüst heraus differenziert sich ein schmaler Kernfaden, dessen Schlingen zum größten Teil nach einer Seite des Kerns zusammengedrängt sind. Das Chromatin kann sich häufig sehr regelmäßig in die Fäden einfügen, so daß der Faden in der Gestalt einer Perlenschnur erscheint. Dieser Faden wird nun zu einem starken Klumpen geballt, in den meisten Kernen neben dem Nukleolus, und nimmt rasch an Dicke zu, wie deutlich bei dem Wiederauflockern des Synapsisknäuels zu sehen ist. Nun folgt die Quersegmentierung des Fadens und die Chromosomen entstehen in der vegetativen Anzahl 14. Nach Auflösung der Kernmembran nähern sich die Chromosomen und eine paarweise Anordnung dieser wird klar erkennbar. Das Protoplasma dringt in das Innere des Kerns ein und die Doppelbildungen werden von den Zugfasern erfaßt und in die Kernplatte eingereiht.

Bei der *Oenothera Lamarckiana* findet man also während der Synapsis kein Zusammentreten zweier Fäden; aus dem Synapsisknäuel treten die Chromosomen in der vegetativen Zahl hervor und später nach der Auflösung der Kernmembran paaren sie sich; diese bivalenten Chromosomen gehen in die Bildung der Kernplatte ein. Die synaptischen Erscheinungen der Pollenmutterzellen stimmen hiermit überein.

Bei der ersten Teilung der Mutterzelle trennen sich ganze Chromosomen voneinander. Während des Auseinanderweichens der Chromosomen vollzieht jedes schon eine Längsspaltung, ohne daß diese zunächst zu einer Trennung der Längshälften führt, wodurch im Dyaster wieder deutlich Doppelbildungen sichtbar sind. Nach dieser heterotypischen Kernteilung machen die Tochterkerne ein kurzes Ruhestadium durch; die Längsspaltung jedes Chromosoms ist immer deutlich während der Interkinese, namentlich in der Embryosackmutterzelle. Oft wird in dieser die Membran nicht ganz ausgebildet. Im zweiten Teilungsvorgang, in der homöotypischen Teilung werden die zusammengehörigen Längshälften der Chromosomen getrennt und verteilt auf die Spindelpole, wo sie in die Bildung der Enkelkerne eintreten. Diese vier Enkelkerne zeigen wenig sich färbende Teilchen[1]).

1) In der Sitzung vom 30. Mai 1908 der Niederländischen Botanischen Gesellschaft, als ich die wichtigsten Resultate dieser Untersuchung erörterte,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In den meisten Pflanzen wird die untere Enkelzelle zum Embryosack. In der *Oenothera Lamarckiana* ist es immer die obere Enkelzelle, welche zur Ausbildung kommt; häufig stehen die untere und die obere dieser Zellen längere Zeit hindurch miteinander in Wettstreit, aber zuletzt ist immer die untere in Degeneration begriffen; das Chromatin der drei unteren Enkelzellen tritt aus dem Kerne, dessen Membran verschwunden ist, heraus und färbt nun das ganze Protoplasma dunkel, wodurch diese drei Tetradenzellen während längerer Zeit noch als ein langer, dunkler Streifen unter dem Embryosack sichtbar sind.

Im Laufe der Entwicklung des Embryosacks findet in fast allen Pflanzen eine dreimal wiederholte Teilung statt, wodurch die acht Kerne entstehen. In der *Oenothera* fand ich immer nur vier Kerne, und zwar oben im Embryosack. Eine geringere Zahl der Kerne im Embryosack ist auch bekannt für *Helosis guyanensis*, durch die Untersuchungen von CHODAT und BERNARD, und für *Mourera* durch eine Arbeit von WENT. In diesen Pflanzen geht wahrscheinlich der untere der bei dem ersten Teilungsschritt entstehenden Kerne zugrunde und der obere gibt dann durch zwei Teilungen die drei Kerne des Eiapparates und den Polkern, so daß dreimal eine Teilung stattfindet.

In der *Oen. Lam.* fand ich niemals unten im Embryosack einen Kern oder dessen Reste, da die vier Kerne immer im oberen Teile lagen. Einige Male war ich so glücklich, auch sich teilende Kerne zu finden. In einem Embryosack teilte der Kern sich, die Spindel lag in der Längsrichtung. Auch fand ich Samenanlagen mit zwei Kernen im Embryosack, welche entweder untereinander oder nebeneinander lagen. Wahrscheinlich wandert der untere Kern wieder nach dem oberen Pole des Embryosacks. Auch die Teilung dieser Kerne, also den zweiten typischen Teilungsschritt im Embryosack konnte ich beobachten; im oberen Teile des Embryosacks sah ich dann zwei Spindeln senkrecht aufeinander. Da in den meisten Pflanzen in dem dritten Teilungsschritt die Spindeln in dem oberen und in dem unteren Teile des Embryosacks je zwei senkrecht aufeinander stehen, ist die Teilung dieser zwei Kerne in der *Oen. Lam.*

---

teilte ich schon mit, daß bei *Oenothera Lamarckiana* die Synapsis in der oben beschriebenen Weise stattfindet und sich dadurch von der bei anderen Pflanzen bekannten Synapsis unterscheidet. Seitdem ist im Julihefte 1908 der „Botanical Gazette“ eine Publikation von GATES über die Synapsis und Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen von *Oenothera rubrinervis* erschienen. Dieser Autor fand nahezu dieselbe Aufeinanderfolge der Synapsisphasen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zweifelsohne der letzte Teilungsschritt des Embryosacks, wodurch die zwei Synergiden aus dem einen Kerne, Eizelle und Polkern aus dem anderen entstehen. Am Chalazaende waren in diesem Embryosacke kein Kern oder Kernreste zu beobachten. Hieraus geht also hervor, daß in der *Oen. Lam.* die erste Teilung im Embryosack ausgefallen ist, so daß gar keine Antipoden und kein unterer Polkern entstehen; sogar keine Antipodeninitialzelle, welche gleich nach dem Entstehen verschwindet, wie bei *Helosis* und *Mourera.*

Bei der Embryosackbildung von *Cypripedium* ist die Zahl der Teilungen noch weiter reduziert; Miß L. PACE fand, daß, nachdem der Kern eine heterotypische Teilung durchgemacht hat, eine Querteilung der Embryosackmutterzelle folgt. Die folgende homöotypische Teilung findet meistens nur in der unteren Zelle statt. Die obere, der Mikropyle am nächsten liegende Zelle wird desorganisiert. Der zweiten Kernteilung folgt keine Zellteilung, sondern die betreffende Zelle wächst in die Länge und die Tochterkerne orientieren sich polar. Eine neue Kernteilung folgt, wodurch also vier freie Kerne in der unteren Zelle gebildet werden. Eine weitere Kernteilung vor der Befruchtung war bei *Cypripedium* nicht nachzuweisen.

Von den vier Kernen des Embryosackes werden bei *Oen. Lam.* drei an dem Mikropylarende durch Plasma und eine Hautschicht von dem übrigen Teil des Embryosackes abgegrenzt. Von diesen nackten Zellen ist eine das Ei, die beiden anderen sind die Synergiden. Ein freier Kern, der Polkern, bleibt im Protoplasma des Embryosackes. Wenn die Pollenmutterzelle in vier tetraëdrisch angeordnete Tochterzellen zerlegt ist, wachsen diese Zellen regelmäßig zu Pollenkörnern aus. Die Vorgänge des Membranwachstums bei *Oen. Lam.* stimmen wahrscheinlich mit den von R. BEER bei *Oen. longiflora* gefundenen überein.

In den fast reifen Pollenkörnern teilt der Kern sich in einen größeren vegetativen und einen kleineren generativen Kern; beide sind in Plasma eingehüllt, der erstere bleibt in der Mitte des Kornes liegen; der letztere wandert gegen die Wand. Der generative Kern teilt sich wahrscheinlich erst, nachdem er in den Pollenschlauch eingewandert ist.

Der Pollenschlauch nimmt seinen Weg durch die Mikropyle und durchbohrt die Nucellusschichten über dem Scheitel des Embryosackes und dringt in denselben vor. In der Mitte dieser Nucellusschichten findet schon zuvor eine Resorption der trennenden Wände statt. Da während des Vordringens des Pollenschlauches die Synergiden schon ganz desorganisiert sind und sich sehr dunkel

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

färben und auch in dem engen Kanal, durch welchen der Pollenschlauch seinen Weg genommen hat, viele sich dunkelfärbende Kernreste der umringenden Zellen sichtbar sind, konnte ich die Teilung des generativen Kernes nicht beobachten.

Die Befruchtung jedoch wurde deutlich gesehen. Es ist eine Doppelbefruchtung; der eine generative Kern dringt in die Eizelle ein und legt sich dicht an den Eikern; der generative Kern ist dann rund, aber kleiner als der Eikern. Bevor er verschmilzt, wird er etwas größer. Der andere generative Kern, der dieselbe Form zeigt, legt sich an den Polkern an. Die Vereinigung von Polkern und generativem Kern geht schneller vor sich als diejenige des anderen generativen Kernes und des Eikernes. Der befruchtete Polkern beginnt nun bald sich zu teilen, so daß es oft schon einige Endospermkerne gibt, bevor der Eikern ganz mit dem generativen Kerne verschmolzen ist, und die Eizelle sich mit einer Membran umgeben hat. Die befruchtete Eizelle erzeugt durch zahlreiche Teilungen den Embryo, einen kurzen Suspensor und eine Kugel mit deutlichen Octanten. In dem protoplasmatischen Wandbelege des Embryosackes sind dann schon eine große Anzahl freier Endospermkerne erzeugt. Später jedoch verschwindet dieses Endosperm wieder.

Bei der *Oen. Lam.* wird also das Endosperm aus einem einzigen befruchteten Polkerne gebildet.

In den reifen Staubgefäßen findet man zwischen den normalen Körnern viele taube Pollenkörner, in jungen Früchten zwischen den sich entwickelnden Samen eine große Anzahl untauglicher Samenanlagen. In beiden Fällen entsteht die Sterilität nach der Reduktionsteilung. Weil in der Embryosackmutterzelle die Reduktionsteilung normal stattfindet, gibt es viele Samenanlagen, in denen auch die obere Tetradenzelle degeneriert. Dieses Degenerieren zeigt fast dieselben Erscheinungen, welche man gewöhnlich in den unteren Tetradenzellen sieht. Auch in den Pollenmutterzellen sind die Teilungen regelmäßig, aber, nachdem die vier Tetradenzellen gebildet sind, wachsen gewöhnlich nur zwei Zellen ganz und die beiden anderen nur zum Teile aus, so daß daraus Körner entstehen, deren Inhalt allmählich verschwindet, während die Wand fast normal ausgebildet ist.

Da die Teilungen normal sind, kann man die Sterilität nicht einer hypothetischen Bastardnatur zuschreiben. Aus der Literatur über diese Frage ergibt sich, daß Sterilität, außer bei Hybriden bei verschiedenen Pflanzen auftritt, während bei den meisten Bastarden, von denen die Cytologie bekannt ist, Sterilität sich schon bei einem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Eltern oder bei beiden Eltern zeigt. Außerdem ist partielle Sterilität unter den Onagraceen sehr verbreitet, wie ich durch eine Untersuchung von nahezu 100 Arten aus dieser Familie fand. Deshalb läßt sich nach meiner Meinung wohl schwerlich aus dem Auftreten von Sterilität in einer Pflanze auf ihre Bastardnatur schließen.

Auch sind die betreffenden Einwände BATESONs gegen die Mutationstheorie so lange ohne Bedeutung, als es nicht gelingt, die von ihm vermuteten Eltern der *Oen. Lam.* anzugeben.

In unreifen Fruchtknoten sind die Samenknospen, welche zur Befruchtung untauglich sind, dadurch kenntlich, daß der Nucellus durchsichtiger ist und der Embryosack fehlt. In solchen Samenknospen wurde niemals ein vordringender Pollenschlauch beobachtet, während diese in den normalen Samenknospen derselben Schnitte vielfach gefunden wurden. Wahrscheinlich sondert also nur der normale Embryosack (und zwar die Synergiden, welche frühzeitig degenerieren) Stoffe ab, welche auf den Pollenschlauch anziehend und ihre Richtung bestimmend wirken.

Durch eine Kombination der durch diese Untersuchung der ontogenetischen sowie der cytologischen Entwicklung gewonnenen Resultate wird es klar, daß besonders die *Oen. Lam.* sich für in der Einleitung genannte experimentelle Untersuchungen eignet, da die cytologische Entwicklung der Pollenkörner zeitlich scharf von der Embryosackentwicklung getrennt ist. In Blüten, welche 30 mm messen, ist die Pollenentwicklung schon fast beendigt, während die Embryosackentwicklung in den Samenknospen dann erst anfängt. Es ist also möglich, die Pollenentwicklung und die Embryosackentwicklung getrennt zu beeinflussen; und die hierfür zu wählenden Blüten sind nach geeigneter Vorprüfung leicht kenntlich. Um die Pollenmutterzellen vor der Synapsis zu beeinflussen, wähle man Blüten, welche 10 bis 11 mm messen und Staubgefäße von 3 mm Länge zeigen, da in Blüten von 12 bis 13 mm, in welchen der Staubbeutel sowie das ganze Staubgefäß 4 mm Länge hat, das Synapsisstadium der Pollenmutterzellen vorliegt. In Blüten, welche etwa $3^1/_2$ cm messen, findet die Synapsis der Embryosackmutterzelle statt. Um diese zu beeinflussen, wähle man Blüten von 3 bis $3^1/_2$ cm; der Fruchtknoten und das Hypanthium (die röhrige Blütenachse) zeigen dann fast dieselbe Länge, nämlich $4^1/_2$ mm.

Eine ausführliche Beschreibung der bei dieser Untersuchung gewonnenen Resultate hoffe ich bald mit Abbildungen publizieren zu können im „Recueil des Travaux Botaniques Neerlandais."

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 26a

Autor(en)/Author(s): Geerts J.M.

Artikel/Article: Beitrage zur Kenntnis der cytologischen Entwicklung von Oenothera Lamarckiana. 608-614