

**20. A. Ernst: Apogamie bei *Burmannia coelestis* Don.**

(Mit Tafel VII.)

(Eingegangen am 12. April 1909.)

Die cytologischen Untersuchungen an den in den letzten Jahren bekannt gewordenen apogamen und parthenogenetischen Angiospermen haben auffallende Unterschiede in den der Embryobildung vorausgehenden feineren Entwicklungsvorgängen im Embryosacke ergeben. Einige der beschriebenen Beispiele apogamer und parthenogenetischer Entwicklung setzen der Klarlegung aller in Betracht kommenden Verhältnisse und damit dem Verständnis dieser ungewöhnlichen Vorgänge große Schwierigkeiten entgegen. Der Fortschritt unserer Erkenntnis auf dem in Frage stehenden Gebiete liegt also, wie STRASBURGER sagt (1909, S. 82), zunächst in der Mehrung des Tatsachenmaterials. Verfasser möchte deshalb kurz über ein neues Beispiel apogamer Entwicklung bei einer angiospermen Pflanze berichten, das besonderes Interesse beansprucht, weil es zum ersten Mal den Fall zeigt, daß aus den Zellen des Eiapparates eines normal achtkernigen Embryosackes mit diploiden Kernen nicht ein einziger, sondern sehr häufig zwei, gelegentlich sogar drei Embryonen hervorgehen, überzählige Embryonen aus anderen als dem Eiapparat angehörenden Zellen dagegen vollständig fehlen.

Die Pflanze, über die in dieser vorläufigen Mitteilung berichtet werden soll, ist *Burmannia coelestis* Don (Syn.: *B. azurea* Griff.; *B. javanica* Bl.).

*Burmannia coelestis* Don. ist in der Umgebung von Buitenzorg auf Java, wo das Material zu dieser Untersuchung im Frühjahr 1906 gesammelt worden ist, eine sehr häufige Pflanze. Ihre Standorte sind sonnige Stellen der Ebene und der unteren Gebirgszone. Ihr Verbreitungsgebiet umfaßt nicht nur Java, sondern erstreckt sich von Ceylon über Indien, China und den malayischen Archipel bis Nordaustralien. Ausführliche Angaben über Morphologie und Anatomie dieser Pflanze, im besonderen der Blüten dieses grüngefärbten Vertreters der sonst an chlorophyllfreien Saprophytenreichen Familie der Burmanniaceen, werden an anderer Stelle gemacht werden. Ich beschränke mich in dieser vorläufigen Mit-

teilung auf die notwendigsten Angaben über die Entwicklungsvorgänge in den Samenanlagen und verweise auch in Bezug auf die Darstellung der Pollenentwicklung auf die ausführliche Arbeit.

Einige Stadien aus den Entwicklungsvorgängen des Embryosackes, von Endosperm und Embryo der Burmanniaceen sind schon durch die Arbeiten von TREUB (1883, S. 120) und JOHOW (1885, S. 438 und 1889, S. 513) bekannt geworden.

M. TREUB hat durch Untersuchung einer Anzahl älterer Fruchtknoten von zwei javanischen Burmanniaceen, *Gonyanthes candida* und *B. javanica* Bl. (unserer *B. coelestis* Don) nachgewiesen, daß das von früheren Autoren als Embryo aufgefaßte Gewebe das Endosperm darstellt und daß im oberen Teile desselben ein kleiner, wenigzelliger Embryo vorkommt. Da es ihm vornehmlich um den Nachweis zu tun war, daß die Burmanniaceen auf Grund ihrer „endospermlosen Samen“ zu Unrecht mit den Orchideen zusammengestellt würden, vielmehr in die Nähe der Taccaceen gehörten, mit welchen sie auch neuerdings in der Reihe der Liliifloren untergebracht worden sind, trat er nicht auf die Untersuchung der Embryobildung vorausgehenden Entwicklungsstadien des Embryosackes ein. Über diese geben erst die Arbeiten JOHOWs Auskunft, welcher für mehrere westindische Vertreter der Familie die Entwicklungsgeschichte der anatropen Samenanlagen, ihrer Integumente, von Embryo und Endosperm verfolgt hat. Am eingehendsten wurde seine Untersuchung für *Gymnosiphon trinitatis* n. sp., weniger vollständig für *Apteria setacea* und einige weitere Vertreter durchgeführt. Von den Ergebnissen seiner Untersuchung der genannten *Gymnosiphon*art (in der Arbeit von 1885 ist sie von JOHOW, wie er 1889 angibt, irrtümlich als *Burmannia capitata* Mart. bezeichnet worden) sollen kurz diejenigen rekapituliert werden, welche zum Vergleich mit den im Nachfolgenden zu beschreibenden Entwicklungsvorgängen bei *Burmannia coelestis* wichtig sind.

Der jugendliche Nucellus der Samenanlage besteht bei den von JOHOW untersuchten Burmanniaceen aus einer zentralen Zellreihe und einer einschichtigen peripherischen Zelllage. Die Embryosackmutterzelle geht aus der unter dem Scheitel gelegenen Zelle der axilen Reihe hervor. Ihre unterste Tochterzelle zweiten Grades wird (also nach vollständiger Tetradenteilung) zum Embryosack und verdrängt die drei oberen Zellen, welche zunächst in bekannter Art eine dem Embryosacke aufsitzende Kappe bilden und später völlig verschwinden. Die Anlage des Eiapparates und der Antipoden erfolgt im achtkernigen Embryosacke in normaler Weise. Synergiden und Eizelle sind deutlich von einander zu unter-

scheiden; die Antipoden sind klein und ihre gegenseitigen Grenzen oft nur schwer oder gar nicht kenntlich. Die Vereinigung der beiden Polkerne zum sekundären Embryosackkern war aus dem häufig zu beobachtenden Vorkommen von bisquitförmigen Zwillingsgestalten mit zwei Kernkörperchen zu entnehmen und die Bildung des Endosperms vollzieht sich nach JOHOW nach erfolgter Befruchtung (JOHOW, 1885; in Taf. 18 Fig. 35 ist der Pollenschlauch in der Micropyle wahrnehmbar) in normaler Weise durch freie Kernteilung und simultane Zellbildung. Endosperm- und Embryoentwicklung stimmen in den wichtigsten Zügen mit den gleichen Vorgängen bei den von TREUB untersuchten javanischen Arten überein.

Die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse in der Samenanlage von *B. coelestis* zeigen im Vergleich mit den von JOHOW untersuchten Vertretern der Burmanniaceen sowie einiger weiterer, javanischer Arten, über welche in späteren Arbeiten ebenfalls berichtet werden soll, eine ganze Reihe von Abweichungen, welche alle mit dem Ausbleiben der Befruchtung zusammenhängen.

Auch bei *B. coelestis* erscheint die jugendliche Samenanlage zuerst in Gestalt einer kegelförmigen Hervorwölbung der Placenta, bestehend aus einer zentralen Reihe von vier bis sechs Zellen, welche von einer einfachen dermatogenen Zellschicht umhüllt werden. Während sie unter rasch aufeinanderfolgenden Kern- und Zellteilungsvorgängen heranwächst und etwa in halber Höhe die Anlagen der Integument-Ringwülste bildet, beginnt sich die an der Spitze der zentralen Zellreihe gelegene, subdermatogene Zelle von den anderen in ihrer Entwicklung zu unterscheiden. Ihr Plasmakörper wird dichter und der Kern größer. Sie wird zur Archesporozelle, die in der Folge ohne irgend welche Teilung zur Embryosackmutterzelle und zum Embryosack wird. Bei den von JOHOW untersuchten Burmanniaceen, ebenso bei einigen chlorophyllfreien Burmanniaceen Javas, wie *Thismia javanica* J. J. S., *Burmannia candida* und *B. Championi*, über deren Entwicklungsgeschichte demnächst CH. BERNARD und ich gemeinschaftlich berichten werden, erfährt die Embryosackmutterzelle eine vollständige oder eine abgekürzte Tetradenteilung; bei denjenigen Arten, bei welchen später sicher eine Befruchtung erfolgt, *B. candida* und *B. Championi*, konstantierte ich, auch einen typischen Verlauf der Chromosomenreduktion. Die Durchmusterung zahlreicher Schnittserien von *B. coelestis* mit hunderten von Samenanlagen mit ein-, zwei- und vierkernigen Embryosäcken hat bis jetzt nur drei Samenanlagen ergeben, bei welchen wenigstens die

erste Teilung der Embryosackmutterzelle erfolgte und erst eine der beiden Tochterzellen sich zum Embryosack weiterentwickelte. Die beiden Kernteilungsschritte folgen in der Embryosackzelle sehr rasch aufeinander und ohne daß während des Verlaufes eine wesentliche Vergrößerung der Zelle selbst erfolgen würde. Die zwei- und vierkernigen Embryosäcke sind also nicht, oder nicht wesentlich größer als die einkernigen.

Daß zur Bildung der vier Kerne nur wenig Zeit notwendig ist, geht auch aus dem Umstande hervor, daß die übrigen Teile der Samenanlage, im besonderen die Integumente, in dieser Zeit nur geringe Fortschritte machen. Die ausführliche Arbeit wird eine größere Zahl von Zeichnungen dieser ersten Entwicklungsvorgänge enthalten. In Bezug auf die Abkürzung oder vielmehr die vollständige Unterdrückung der Tetradenteilung verhält sich *B. coelestis* zu anderen *Burmannia*arten ähnlich wie andere apogame Angiospermen zu ihren normalgeschlechtlichen Verwandten. In ganz gleicher Weise bleibt z. B. nach JUEL (1900, S. 20) auch bei der parthenogenetischen *Antennaria alpina* die Tetradenteilung vollständig aus und wird die Mutterzelle direkt zum Embryosack, während bei der nicht parthenogenetischen *A. dioica* die Tetradenteilung sich regelmäßig abspielt. Bei der zuerst von WINKLER (1906, S. 228), neuerdings wieder von STRASBURGER (1909) untersuchten *Wikstroemia indica* erfolgt in der Regel keiner oder dann nur der erste der beiden Teilungsschritte einer normalen Tetradenteilung, während diese wiederum bei nicht parthenogenetischen Thymelaeaceen normal verläuft.

Die Untersuchung der ersten Entwicklungsstadien des Embryosackes in einer sehr großen Zahl von Samenanlagen (solche sind bei der untersuchten *B. coelestis* auf jedem Fruchtknotenschnitt zu vierzig bis fünfzig vorhanden und werden infolge günstiger Orientierung gewöhnlich median geschnitten) hat ergeben, daß diese beiden ersten Teilungen nicht heterotypisch verlaufen. Der ersten Teilung geht auch nicht das charakteristische, bei den anderen *Burmannia*arten stets längere Zeit andauernde Synapsisstadium des Kerns und die demselben sonst vorausgehende starke Vergrößerung des Kernraumes voran. Die Anzahl der Chromosomen ist bei der apogamen *B. coelestis* größer als bei den normalgeschlechtlichen *Burmannia*arten. Bei der Kleinheit der Objekte ist auch hier die genaue Bestimmung der Chromosomenzahl eine außerordentlich mühsame und zeitraubende Arbeit. Zeichnungen und Angaben über Chromosomenzahlen, sowohl der apogamen wie der normalgeschlechtlichen *Bur-*

manniaceen, sollen daher erst nach vollständiger Durchführung der Untersuchungen folgen. Ich zweifle nicht daran, daß sich *Burmannia coelestis* im Vergleich zu den anderen *Burmannia*-arten in ganz ähnlicher Weise verhält, wie nach den Untersuchungen STRASBURGERS (1905) die apogamischen Alchemillen zu den normalgeschlechtlichen Arten des Subgenus *Aphanes* oder nach ROSENBERG die apogamen zu den nichtapogamen Hieracien (1907, S. 168) usw.

Erst vom Vierkern-Stadium an erfolgt ein starkes Wachstum der Embryosackzelle und der ganzen Samenanlage von *B. coelestis*. Mit der Vergrößerung der Embryosackzelle erfolgt auch die Vacuolenbildung in dem bis dahin die Zelle dicht erfüllenden Protoplasma. Die zunächst nicht nur zwischen den beiden Kernpaaren, sondern auch zwischen Kernen und Zellwand entstehenden Vacuolen vereinigen sich später zum einheitlichen, zentralen Saft- raume, der die zwei Kernpaare in die bekannte polare Lagerung an den beiden Schmalseiten des gestreckten Sackes bringt. Der dritte Teilungsschritt im Embryosacke erfolgt für alle vier Kerne gleichzeitig (Fig. 1 Taf. VII). Die Richtung der vier Spindelfiguren wie die Anordnung der Kerne innerhalb der beiden Vierergruppen (Fig. 2 u. 3, Taf. VII) entsprechen vollkommen dem Normaltypus des achtkernigen Embryosackes der Angiospermen. Von Bedeutung für den Nachweis des apogamischen Verhaltens von *B. coelestis* ist auch die Tatsache, daß in vielen jüngeren Fruchtknoten nebeneinander Samenanlagen vorhanden sind, deren Embryosäcke Stadien von der ungeteilten, einkernigen Mutterzelle bis zum achtkernigen Embryosack mit Eiapparat, Antipoden und verschmelzenden Polkernen aufweisen. Nicht selten findet man auch in Fruchtknoten mit vorwiegend achtkernigen Embryosäcken Samenanlagen mit schon ziemlich weit vorgeschrittener Endospermbildung. Bei den verwandten, tetradenbildenden und normalgeschlechtlichen *Burmannia*-Arten ist dagegen ein Entwicklungsunterschied der Samenknospen desselben Fruchtknotens entweder gar nicht wahrnehmbar oder doch sehr gering.

In gewohnter Weise werden um sechs der acht Kerne im Embryosacke von *B. coelestis* Zellen gebildet. Die dreizellige Antipodengruppe bildet einen das untere Ende des Embryosackes einnehmenden Komplex (Fig. 8 u. 9, Taf. VII), welcher sich von dem umgebenden Nucellus wie vom übrigen Embryosackinhalt auf jungen wie auf älteren Stadien scharf abgrenzt. Dagegen ist die Abgrenzung der drei kleinen Zellen gegeneinander, wenigstens in den ersten Entwicklungsstadien vielfach nur undeutlich, manchmal sogar nicht wahrnehmbar und vielleicht auch nicht erfolgt. In älteren Embryo-

säcken, in welchen die Endospermbildung bereits begonnen hat und die Degeneration der Antipoden einsetzt, sind ihre Grenzen infolge Kontraktion des Cytoplasmas besser sichtbar. Gewöhnlich erscheinen die drei Antipoden in einer Reihe angeordnet; die oberste ist vielfach etwas größer als die beiden anderen. Das Cytoplasma der drei Zellen ist in jüngeren Stadien körnig, ohne Saftraum, später dagegen vacuolig. Die Zellkerne sind klein und enthalten gewöhnlich keine Nukleolen.

Die interessanteste Abweichung im Entwicklungsgange des Embryosackes liegt in der Ausbildung des Eiapparates. Im Verhältnis zur Größe des Embryosackes sind die drei Zellen seines oberen Endes ziemlich groß; Unterschiede in Größe und Plasma-gehalt sind meistens nicht vorhanden. Ihre Kerne sind gewöhnlich mit dem größten Teil des Plasmas im basalen Teil der Zelle gelagert, während der breitere Scheitel derselben von einer großen Vacuole eingenommen wird. Im allgemeinen zeigen alle drei Zellen das Aussehen der Synergiden eines typischen Eiapparates. Hiervon kommen allerdings auch wieder zahlreiche größere und kleinere Abweichungen vor. Eine der drei Zellen ist z. B. etwas plasmareicher als die beiden anderen (Fig. 5, Taf. VII) und enthält eine kleinere Vacuole, oder es fehlt in einer Zelle der Gruppe (Fig. 6, Taf. VII) die Vacuole vollständig. In solchen Fällen entspricht wahrscheinlich diese kleine, plasmareichere Zelle der Eizelle, die beiden anderen den Synergiden eines typischen Eiapparates. Bei *B. candida* und *B. Championi* besteht der Eiapparat normal aus einer großen Eizelle und zwei kleineren, einen Fadenapparat aufweisenden Synergiden.

Da in älteren Embryosäcken von *B. coelestis* an Stelle eines einzigen Embryos sehr häufig deren zwei, in wenigen Fällen auch drei gefunden werden, und diese Embryonen stets am Eiende des Sackes auftreten, handelte es sich darum, auf den der Embryoentwicklung vorausgehenden Stadien Merkmale ausfindig zu machen, die zeigen, welche der drei Zellen im Eiapparat entwicklungsfähig sind. Ein solches Merkmal ist nun in der Verschiedenheit der Kerne der entwicklungsfähigen und der zugrunde gehenden Zellen in der mikropylaren Zellgruppe des Embryosackes gegeben. Die ersteren haben den Habitus von typischen Eikernen, die letzteren von Synergidenkernen. In Embryosäcken mit einer besonders plasmareichen Zelle im Eiapparate (Fig. 5, Taf. VII) enthält diese einen typischen Eikern mit Kernkörperchen und unter der Kernwand gehäuften, stark färbbaren Körnern. Die beiden anderen Zellen enthalten Synergidenkerne ohne Kernkörperchen und mit

weniger zahlreichen, aber größeren Chromatinstücken. An Präparaten, die nach der FLEMMING'schen Dreifachfärbung hergestellt worden sind, unterscheiden sich die beiden Arten von Kernen überdies durch ihre verschiedene Färbung. Die nukleolushaltigen Eikerne sind mehr violett, die Synergidenkerne eher rötlich gefärbt. In anderen mikropylaren Zellgruppen enthalten nun zwei Zellen, nicht selten auch alle drei (Fig. 4 u. 6) solche „Eikerne“.

Aus dem Studium der nächst älteren Stadien geht sicher hervor, daß diejenigen Zellen der oberen Zellgruppe im Embryosack zur Weiterentwicklung befähigt sein müssen (also 1—3 Zellen), welche einen solchen „Eikern“ enthalten.

Die häufige Entstehung von zwei und ausnahmsweise sogar von drei Embryonen aus den Zellen des Eiapparates ist eine Besonderheit in der Entwicklungsgeschichte von *B. coelestis*, für welche ein Analogon bei den bisher untersuchten Apogamen noch fehlt. Für einzelne derselben, wie z. B. für *Wikstroemia indica* (WINKLER 1906, S. 230) wird besonders hervorgehoben, daß kein einziger Fall von Polyembryonie beobachtet worden ist. Nur für die apogamen Alchemillen hat MURBECK (1902) in vereinzelt Fällen ebenfalls Polyembryonie durch Entwicklung von Synergiden nachgewiesen. Bei *B. coelestis* ist dieselbe aber so häufig, daß z. B. in den Schnitten durch einen einzigen Fruchtknoten nicht weniger als 13 Samenanlagen mit deutlich wahrnehmbaren Embryopaaren (Fig. 14 u. 15) gefunden wurden und die Anzahl der sicher einkeimigen Samen nicht wesentlich größer war. Um den Vergleich mit *Alchemilla* aber vollständig durchzuführen, muß noch hervorgehoben werden, daß bei *B. coelestis* sowohl die einzeln vorkommenden, wie auch die Embryonenpaare ohne Ausnahme am Mikropylende des Embryosackes vorkommen und eine Entstehung von Adventivembryonen aus Nucellus- oder Integumentzellen, wie sie bei *Alchemilla* festgestellt wurde, vollkommen ausgeschlossen ist. Auch aus anderen Embryosack-Elementen als den Zellen der mikropylaren Gruppe entstehen niemals Embryonen. Sind also die Abweichungen in der Ausbildung des Embryosackinhalts auf das apogame Verhalten zurückzuführen, so hat sich bei *B. coelestis* dieser Einfluß bis jetzt ausschließlich innerhalb des Eiapparates geltend gemacht. Während dieser seine typische Gestalt verloren hat und die Möglichkeit der Embryobildung nunmehr allen seinen Zellen gegeben ist, haben die anderen Embryosackelemente keine Veränderung erfahren. Der Einfluß der Apogamie ist also bei dieser Pflanze noch lange nicht so weit gediehen, wie z. B. bei *Elatostema acuminatum*, bei welcher Pflanze nach TREUB (1905, S. 146)

nur noch selten ein einigermaßen normaler Eiapparat entsteht und der Embryo an beliebiger Stelle des Embryosackes ausgebildet werden kann. Bei dem nach MODILEWSKI ebenfalls apogamen *Elatostema sessile* dagegen befanden sich von einigen Hundert zur Beobachtung gelangten Embryonen ebenfalls alle am mikropylaren Ende des Embryosackes; die Entstehung derselben aus der Eizelle war deutlich zu ersehen und kein einziger Fall anormaler (und überzähliger) Embryobildung wurde beobachtet.

Embryo- und Endospermentwicklung erfolgen bei *B. coelestis* ohne vorausgegangene Befruchtung. Bei *Gymnosiphon trinitatis* dagegen ist von JOHOW das Wachstum des Pollenschlauches im Mikropylengang von Samenanlagen beobachtet und dargestellt worden. Bei *B. candida* und *B. Championi* habe ich selbst die Bestäubungs- und Befruchtungsverhältnisse eingehend studieren können. Die Befruchtung erfolgt bei den letzteren Arten autogam. Die Keimung der meisten Pollenkörner findet schon im Inneren der Pollensäcke statt und ganze Büschel von Pollenschläuchen wachsen auf die Narbe über, durch die Griffelkanäle hinunter in den Fruchtknoten und den Plazenten entlang zu den Samenanlagen. In Hunderten von Samenanlagen ist das Vordringen des Pollenschlauches durch die Mikropyle zum Embryosack, die Verschmelzung von Spermakern und Eikern, von Spermakern und Polkernen oder deren Verschmelzungsprodukt wahrgenommen worden. Von all dem fand sich bei *B. coelestis* trotz sorgfältigster Beobachtung keine Spur. In keinem einzigen Falle wurden Pollenschläuche im Inneren des Fruchtknotens, verschmelzende Kerne im Eiapparat wahrgenommen. Auch normal gestaltete Pollenkörner mit vegetativem Kern und generativer Zelle konnten bis jetzt nicht gefunden werden. Die Entwicklungsvorgänge in den Pollensäcken der Antheren von *B. coelestis* erfahren mannigfache Störungen, von denen die wichtigste darin besteht, daß überhaupt nur ein kleiner Teil des Archespors sich zu Pollenmutterzellen entwickelt und viele Zellen desselben klein und kleinkernig bleiben.

Der experimentelle Nachweis der Samenbildung ohne Befruchtung ist für *B. coelestis* noch nicht erbracht worden, doch sind, wie aus den vorstehenden Ausführungen sich ergeben dürfte, der Merkmale, die für Apogamie sprechen, in der Entstehung und im ganzen Entwicklungsgang des Embryosackes und seiner Bestandteile so viele, daß die Bestätigung durch den experimentellen Nachweis fast unnötig erscheint. Die Ausführung der notwendigen Kastrierungsversuche wird aber jedenfalls keine Schwierigkeiten bereiten und es soll über die Ergebnisse solcher Versuche, sofern

sie Dr. CH. BERNARD in Buitenzorg noch dieses Frühjahr ausführen kann, schon in der nächsten Mitteilung über die Embryologie der Burmanniaceen berichtet werden.

Der Embryoentwicklung geht bei *B. coelestis* wie bei den normalgeschlechtlichen Burmanniaceen diejenige des Endosperms voraus. Die Vereinigung der beiden Polkerne erfolgt fast ausnahmslos unmittelbar über den Antipoden (Fig. 8 Taf. VII). Nicht selten wird man durch das Vorkommen überzähliger Polkerne überrascht, welche jedenfalls, wie es von MURBECK für *Alchemilla*-arten nachgewiesen wurde, durch das „Beweglichwerden“ von Synergiden oder Antipodenkernen zu erklären sind. An Stelle von zwei Polkernen sind in einigen Präparaten drei bis fünf Polkerne in Vereinigung angetroffen worden. Der Vereinigung der Polkerne folgt nach kurzer Zeit die erste Teilung des sekundären Embryosackkernes nach. Die beiden Tochterkerne sind für die späteren Kern- und Zellbildungsvorgänge im Embryosacke von sehr verschiedener Bedeutung. Sie werden zunächst durch eine Zellwand von einander getrennt, welche den Embryosack in eine kleinere, über den Antipoden liegende Zelle und die größere Restzelle teilt, welche bis zum Eiapparat reicht und später allein das Endosperm des Samens liefert. Meistens ist die abgetrennte Basalzelle plasmareicher als der übrige Teil des Embryosackes. Sie ist nach ihrem späteren Verhalten offenbar als primitives Haustorium zu deuten. Die Trennungswand zwischen Embryosackraum und Haustoriumzelle ist zunächst convex nach oben vorgewölbt; in späteren Stadien wächst die unterste, große Endospermzelle in die Haustoriumzelle hinein. Der Kern der Basalzelle und derjenige der großen Embryosackzelle teilen sich bald wieder und zwar gleichzeitig. In der Basalzelle liegen nach dieser Teilung die beiden Kerne meistens dicht nebeneinander und nicht selten sind später Verschmelzungsstadien der beiden, sich nicht mehr weiter teilenden Kerne wahrnehmbar. Von den durch die zweite Teilung entstehenden Kernen der großen Embryosackzelle verbleibt der eine im Plasma unmittelbar über der Basalzelle, während der andere gegen den Eiapparat hinaufwandert. Durch weitere Teilungen der beiden Kerne werden vier (Fig. 10 zeigt den obersten von vier freien Endospermkernen), dann acht, durch einen letzten Teilungsschritt vielleicht 16 Kerne erzeugt. Gewöhnlich folgt aber schon der Bildung von acht freien Kernen der Vorgang der Zellbildung nach. Meistens entstehen vier Etagen zu je zwei Zellen, welche sich später noch einige Male teilen. Im ausgewachsenen Samen ist das Endosperm meistens nicht mehr als 30zellig. Das

Plasma der Endospermzellen (Fig. 11 Taf. VII) ist zunächst vacuolig; später verschwinden die Vacuolen und das Plasma füllt sich mit Reservestoffen, wenig Stärke- und zahlreichen großen Eiweißkörnern an. Der Zellkern beginnt zu degenerieren. Gleichzeitig findet eine starke Verdickung der Außenwand des Embryosackes wie der Trennungswände zwischen den einzelnen Endospermzellen statt (Fig. 12—15 Taf. VII).

Die erste Teilung der zu Embryonen werdenden Zellen des Eiapparates erfolgt erst, nachdem schon längst das Endospermgewebe gebildet worden ist. Der Teilung voraus gehen Veränderungen in Gestalt und Inhalt der embryobildenden Zellen. Zur Zeit der Entstehung freier Endospermkerne wird im Eiapparat das Plasma der einen Eikern enthaltenden Zellen dichter. Vacuolen fehlen demselben und ihr Kern nimmt an Größe zu. Die Abgrenzung dieser Zellen ist eine sehr scharfe, während gleichzeitig die Grenzen der nicht entwicklungsfähigen Zellen mit Synergidenkernen undeutlich werden und von denselben sich nur die Zellkerne noch längere Zeit erhalten (Fig. 7 u. 10 Taf. VII). Die beiden ersten Teilungen der Embryozellen erfolgen durch Querwände. Der dreizellige Embryo (Fig. 12 Taf. VII) besteht aus zwei großkernigen, dicht mit körnigem Plasma erfüllten, scheibenförmigen Zellen und einer halbkugeligen Endzelle, welche später gewöhnlich durch zwei mediane Längswände in Quadranten zerlegt wird (Fig. 13—15 Taf. VII). Der Embryo des reifen Samens besteht dann aus sechs Zellen. Von diesem häufigsten Entwicklungsverlauf finden aber auch Abweichungen statt, auf welche später ausführlicher einzutreten sein wird. Eine der beiden ersten Teilungen kann z. B. unterbleiben (Fig. 14 Taf. VII), so daß der Embryo nur aus zwei Etagen besteht, oder es sind in der halbkugeligen Endzelle trotz erfolgter Zwei- oder Vierteilung des Kerns keine Trennungswände sichtbar. An Stelle deutlicher Quadranten können in der köpfchenförmigen Zelle durch anderen Verlauf der Teilungswände auch andere Lagenverhältnisse der Zellen zustande kommen. Im Gegensatz zu den Wänden der umgebenden Endospermzellen und der Außenwand des Embryosackes bleiben die Membranen der Embryozellen zart, ihr dichtes Plasma enthält außer dem großen Kern keine weiteren festen Einschlüsse. Reservestoffe fehlen denselben; soweit sie während des intrasaccalen Wachstums notwendig sind, werden sie aus den benachbarten Endospermzellen bezogen, deren Membranen gegen den Embryo hin oft in Auflösung begriffen sind und deren Inhalt ebenfalls nicht selten nach Färbung, Zahl und Größe der Einschlüsse den Einfluß lösender Kräfte erkennen läßt.

Aus den vorstehenden Ausführungen dürfte zur Genüge hervorgehen, daß die beschriebenen Eigentümlichkeiten im Verlaufe der Embryosack- und Embryoentwicklung von *B. coelestis* nach allem, was bis jetzt über Apogamie und Parthenogenesis bei Angiospermen bekannt geworden ist, durchaus dafür sprechen, daß diese Pflanze eines der interessantesten Beispiele für Apogamie bei Angiospermen bietet. Die eingehende Darlegung der mitgeteilten und weiterer Untersuchungsergebnisse wird innerhalb einer Serie von Arbeiten erfolgen, die von CH. BERNARD und dem Verfasser vorliegender Mitteilung gemeinschaftlich in den „Annales du Jardin botanique de Buitenzorg“ unter dem Titel „Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas“ veröffentlicht werden sollen.

Zürich, Institut für allgemeine Botanik und Pflanzenphysiologie der Universität.

#### Literaturverzeichnis.

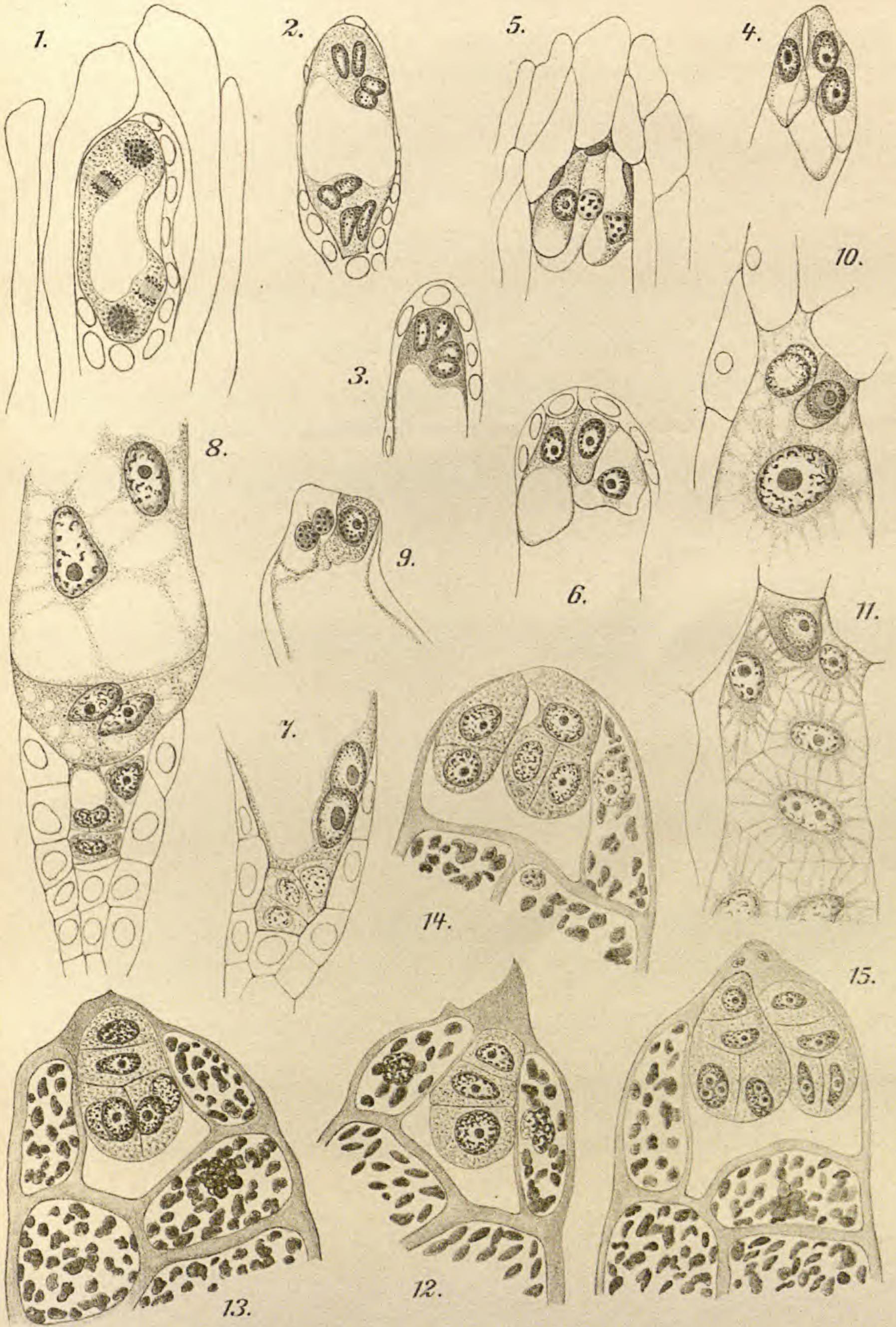
1885. JOHOW, F., Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens, biologisch-morphologisch dargestellt. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 16, 1885, S. 415—449.
1889. —, Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 20, 1889, S. 475—525.
1900. JUEL, H. O., Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. Kongl. svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Bd. 33, 1900, Nr. 5, S. 1—59.
1905. —, Die Tetradenteilung bei *Taraxacum* und anderen Cichoriaceen. Kongl. svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 39, 1905, Nr. 4, S. 1—21.
1908. MODILEWSKI, J., Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren, Flora, Bd. 98, 1908, S. 423—470.
1901. MURBECK, SV., Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. Lunds Universitets Årsskrift, Bd. 36, Afdeln. 2, Nr. 7, 1901, S. 1—41.
1902. —, Über Anomalien im Baue des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla*. Lunds Un. Årsskrift, Bd. 38, Afdeln. 2, Nr. 2, 1902, S. 1—10.
1906. ROSENBERG, O., Über die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. Berichte d. d. bot. Gesellschaft, Bd. 24, Heft 3, 1906, S. 157—161.
1907. —, Cytological Studies on the Apogamy in *Hieracium*. Botanisk Tidsskrift, Bd. 28, 1907, S. 143—170.
1908. SHIBATA, K. und MIYAKE, K., Über Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata*. Botanical Magazine, Bd. 22, Nr. 261, 1908, S. 141—143.
1905. STRASBURGER, E., Die Apogamie der Eualchemillen usw. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 41, 1905, S. 88—164.
1908. —, Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 45, 1908, S. 479—570.

1909. —, Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. (Heft 7 d. histolog. Beiträge.) Jena 1909.
1883. TREUB, M., Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. 3. *Gonyanthes candida*, *Burmannia javanica*. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg, Bd. 3, 1883, S. 120—122.
1905. —, L'apogamie de l'*Elatostema acuminatum* Brongn. Ann. d. J. bot. d. Buitenzorg, 2. Serie, Bd. 5, Heft 1, 1905, S. 141—152.
1906. WINKLER, H., Über Parthenogenesis bei *Wikstroemia indica* (L.) C. A. MEY. Ann. d. Jardin bot. d. Buitenzorg, 2. Serie, Bd. 5, 1906, S. 208—276.
1908. Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. *Progressus rei botanicae*, Bd. 3, Heft 3, 1908.

### Figuren-Erklärung zu Tafel VII.

(Sämtliche Figuren der Tafel sind mit ZEISS hom. Imm. 2 mm, n. Ap. I. 30 und dem LEITZschen Zeichenocular nach Mikrotomschnitten von 3—8  $\mu$  Dicke gezeichnet worden. Vergr. 580:1.)

- Fig. 1: Scheitel einer jungen Samenanlage. Die Integumente sind nur in Umrißlinien angedeutet, der einschichtige Nucellus ist auf der einen Längsseite des Embryosackes aufgelöst worden. Die Kerne des vierkernigen Embryosackes in Teilung.
- Fig. 2: Achkerniger Embryosack kurz nach der letzten Kernteilung; die Kerne sind noch in vier Paaren angeordnet. Von der Nucelluszellschicht sind um das vordere Ende des Embryosackes nur noch wenige Zell- und Kernreste vorhanden.
- Fig. 3: Vierergruppe von Kernen am Mikropylarende des Embryosackes.
- Fig. 4—6: Beispiele für die verschiedene Gestaltung der Zellen im Eiapparate. In Fig. 4 und 5 haben alle drei Zellen Synergidengestalt, in Fig. 6 entspricht die kleine plasmareiche Zelle wahrscheinlich einer Eizelle. In Fig. 4 und 6 zeigen alle drei Zellen Eikerne, in Fig. 5 dagegen sind zwei „Synergidenkerne“ gezeichnet.
- Fig. 7: Unteres Ende des Embryosackes mit den drei Antipoden und den beiden aneinanderliegenden Polkernen.
- Fig. 8: Unteres Ende des Embryosackes mit den degenerierenden Antipoden, der zweikernigen Basalzelle (Haustoriumzelle) und den beiden ersten freien Endospermkernen.
- Fig. 9 u. 10: Oberes Ende des Embryosackes mit je einer entwicklungsfähigen Zelle und den degenerierenden Kernen der beiden anderen Zellen des Eiapparates; in Fig. 10 unter der Keimzelle noch der oberste von vier freien Endospermkernen.
- Fig. 11: Scheitel des Embryosackes mit scharfumgrenzter Keimzelle und jungen Endospermzellen.
- Fig. 12 u. 13: Scheitel des Embryosackes mit dicker Außenwand, reservestoffreichen Endospermzellen und verschiedenen Entwicklungsstadien des Embryos.
- Fig. 14 u. 15: Beispiele von Embryosäcken mit zwei Embryonen am Scheitel.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Ernst A.

Artikel/Article: [Apogamie bei \*Burmannia coelestis\* Don. 157-168](#)