

52. P. N. Schürhoff: Zur Polyembryonie von *Allium odorum*.

(Eingegangen am 16. August 1922. Vorgetragen in der Oktobersitzung 1922.)

Von TRETJAKOW (1895) und HEGELMAIER (1897) wurde die außerordentliche Veranlagung von *Allium odorum* zur Polyembryonie beschrieben.

Es wurde festgestellt, daß Polyembryonie nur in solchen Samenanlagen auftritt, die normal befruchtet werden. „Was nun diese adventiven Keime selbst betrifft, so ist zunächst für die verschiedenen Kategorien derselben die gemeinschaftliche Bemerkung zu machen, daß bei Untersuchung eines reichlichen Materials sämtliche Fälle, in welchen solche Produktionen sich fanden, solche Samenknochen betrafen, die befruchtet waren, und in denen ein normaler eibürtiger Vorkeim in Entwicklung begriffen war.“ (HEGELMAIER.)

Daraus ergibt sich eigentlich von selbst: 1. Es tritt normale Eibefruchtung ein. 2. Die Kerne im Embryosack besitzen die Haploidzahl, da sonst keine Befruchtung eintreten würde.

Nun zeigt sich bei *Allium odorum*, daß sowohl im mikropylaren Teil des Embryosackes, vor allem aber am antipodialen Ende, aber auch an den Seiten eine Anzahl Keime entstehen; am häufigsten bilden sich die Keime am antipodialen Ende, und zwar etwa in einem Drittel bis der Hälfte aller befruchteten Samenknochen; sie nehmen regelmäßig fast gleichzeitig mit der Weiterentwicklung des Eies zu, und halten mit dem Wachstum des mikropylaren Embryos gleichen Schritt. In etwa $\frac{1}{4}$ der in Betracht kommenden Samenknochen finden sich Vorkeime, die den Seitenwänden entsprossen sind. Am seltensten finden sich Adventivkeime an der Mikropyle. Hervorzuheben ist, daß der Nuzellus durch den wachsenden Embryosack bis auf einen kleinen, am antipodialen Ende gelegenen Gewebekörper resorbiert wird. Dieser Geweberest bildet einen durch große Undurchsichtigkeit sich als „Hagelfleck“ markierenden Stumpf, der als kurzer, breiter Zapfen in das Chalazaende hineinragt.

Auch die inneren Lagen des inneren Integumentes werden resorbiert, so daß nur seine äußersten an das äußere Integument grenzenden Zellen erhalten bleiben.

HEGELMAIER glaubt aus dem Auftreten von Adventivbildungen im Embryosackscheitel auf Entwicklung einer Synergide zum Embryo schließen zu dürfen. Ein Beweis hierfür fehlt vollständig. Er führt nur folgendes an: „Dem Eiapparat entstammende Adventivkeime. — Das Vorkommen von solchen ist schon von TRETJAKOW bemerkt und mutmaßlich — wohl mit Recht — auf Entwicklung aus einer der sog. Synergiden zurückgeführt worden.“ Es handelt sich also nur um eine Mutmaßung.

Aus dem Vorkommen von Keimen am antipodialen Ende folgern sowohl TRETJAKOW wie HEGELMAIER, daß diese Keime sich aus den Antipoden entwickelt hätten, obwohl sie ausdrücklich feststellen, daß sich ein Pollenschlauch nie weiter als bis zum Eiapparat verfolgen ließ, daß also eine Befruchtung der Antipoden und infolgedessen Diploidwerden ihrer Kerne nicht stattfand. Wir hätten es also in diesem Falle mit generativer Apogamie nach der Terminologie WINKLERS (1908) zu tun. WINKLER selbst schreibt hierzu folgendes: „Der Fall verdiente eine erneute Untersuchung mit spezieller Berücksichtigung der zytologischen Verhältnisse. Solange diese noch nicht vorliegt, ist man auf Vermutungen angewiesen, wird aber immerhin mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, daß die Entwicklung des Gametophyten normal vor sich gegangen ist, daß also eine Reduktionsteilung stattfand, und die Antipoden somit haploidchromosomig sind. Es lägen dann hier also tatsächlich wenigstens die Anfänge zu einer generativ apogamen Entwicklung vor.“

Jedenfalls entbehrt die Behauptung von TRETJAKOW und HEGELMAIER, daß es sich um Keime handle, die aus Antipoden hervorgegangen seien, jeder Begründung. Dagegen ist darauf hinzuweisen, daß das nahe verwandte *Nothoscordum* nach STRASBURGER (1878) Adventivkeime aus dem Nuzellargewebe nach voraufgegangener Befruchtung bildet.

Auf die Behauptungen betreffs Antipodenkeimbildung ist verschiedentlich zurückgegriffen worden, da man die Antipoden als zweiten Eiapparat aufgefaßt hat, und weil man z. B. bei *Ulmus americana* (SHATTUCK 1905) fand, daß die Antipoden genau die Struktur des Eiapparates besaßen und in 2 Embryosäcken sich am antipodialen Ende Embryonen fanden, während gleichzeitig ein größerer und älterer Embryo sich an der Mikropyle vorfand. SHULL ist der Ansicht, daß diese antipodialen Embryonen nicht auf apogamem Wege entstanden sind. CHAMBERLAIN (1895) fand bei *Aster Novae Angliae* einen antipodialen Eiapparat und bemerkt dazu: „Wir brauchen nur noch eine Befruchtung und

Embryobildung aufzufinden, um die Bezeichnung völlig zu rechtefertigen.“ Später fand OPPERMAN (1904) tatsächlich bei *Aster undulatus* eine abnorme Bildung, die als Befruchtung eines zweiten Eiapparates am antipodialen Ende erklärt wird. TISCHLER (1922) bemerkt jedoch hierzu: „Die sogenannte „Antipodenbefruchtung“, die Miß OPPERMAN für *Aster* brachte, ist sicher zu streichen, da es sich hier um einen zweiten Embryosack handelt, der unter dem ersten lag.“ Ich möchte hierdurch ausdrücklich hervorheben, daß ich diese Auffassung nicht teilen kann. Es handelt sich nach meiner Anschauung bei *Aster undulatus* um eine in den Embryosack hineingewanderte Synergide, wie dies z. B. bei *Alchemilla* von MURBECK (1902) mehrfach beobachtet wurde. Sowohl bei *Aster undulatus* als auch bei *Alchemilla* sind die 3 Antipodenzellen deutlich erkennbar. Diese beweglich gewordenen Synergidenkerne (stets nur einer, was sich mit der von mir (1919) vertretenen Anschauung von der Heterogenität der Synergiden aufs beste vereinigen läßt) verschmelzen mit den beiden Polkernen und bilden den sekundären Embryosackkern. In gleicher Weise beteiligt sich ganz normal eine Synergide an der Bildung des sekundären Embryosackkerns bei einigen 4kernigen Embryosäcken der Orchidazeen, z. B. bei *Cypripedium* (PACE 1907) und *Gatrodia* (KUSANO 1905). Es handelt sich also bei *Aster undulatus* um die Kopulation des zweiten Spermakerns mit einem der 3 zur Bildung des Endospermkerns schreitenden Kerne. Der von CHAMBERLAIN als „antipodial oosphere“ bezeichnete Befund wird von anderen Autoren als Weiterentwicklung einer der 3 chalazalen Makrosporen erklärt.

Ferner beobachtete v. DERSCHAU (1918) bei *Nigella* das Eindringen von Spermakernen in die Antipoden nebst Kernverschmelzung, ohne daß es jedoch zu einer Keimentwicklung gekommen wäre. Dieser Vorgang hat aber nach v. DERSCHAU mit einer Befruchtung nichts zu tun, weil 2 Spermakerne mit einem Antipodenkern verschmelzen.

Da eine Nachuntersuchung bei *Allium odorum* infolgedessen sehr wünschenswert erschien, unterzog ich die Angaben TRETJAKOWS und HEGELMAIERS einer Nachprüfung und benutzte hierzu Material von *Allium odorum*, welches Herr Geheimrat MÖBIUS für mich im Anfang Juni 1920 im Frankfurter Bot. Garten sammeln und zum Teil in FLEMMINGscher Lösung, zum andern Teil in JUELscher Lösung fixieren ließ. Für diese Liebenswürdigkeit möchte ich Herrn Geheimrat MÖBIUS hierdurch meinen verbindlichsten Dank aussprechen, desgleichen Herrn Dr. HERRIG, der

mir mit Genehmigung von Herrn Geheimrat HABERLANDT fixiertes Material aus dem Bot. Garten des Pflanzenphysiologischen Instituts Berlin zur Verfügung stellte.

Eine größere Anzahl von Samen ließ ich in einer feuchten Kammer auskeimen. Die meisten Samen trieben nur eine Keimwurzel, andere jedoch zwei. In zahlreichen Fällen trieb ein zweiter Embryo nach Dekapitierung der Keimwurzel des ersten nachträglich seine Keimwurzel aus. Diese traten entweder nebeneinander aus oder an gegenüberliegenden Seiten. Die Kerne bei den Keimwurzeln, gleichgültig wo sich die Wurzeln entwickelt hatten, zeigten die normale diploide Chromosomenzahl 16. Die Zahl 16 ist bisher bei den verschiedensten *Allium*-Arten als Diploidzahl festgestellt worden; nur für *Allium Moly* fand MIYAKE (1905) als Haploidzahl 7. Es ist hier mit der Möglichkeit zu rechnen, daß trotzdem die Diploidzahl 16 ist, indem ein Chromosom als Trabantenchromosom auftritt und bei der Reduktionsteilung mit seinem „Mutter“chromosom verschmilzt.

Da nun im Embryosack, wie wir noch sehen werden, tatsächlich die Haploidzahl vorhanden ist, ergibt sich hieraus, daß auch die sogenannten Antipodenembryonen einem diploiden Gewebe entstammen, also nicht von den haploiden Antipoden ihren Ausgang nehmen können; es kann sich also hier nur um Nuzellar-embryonen handeln.

Meine Untersuchungen an fixiertem Material des Embryosackes zeigten eine volle Bestätigung der objektiven Befunde TRETJAKOWS und HEGELMAIERS. Die Embryosackentwicklung von *Allium odorum* verläuft in genau derselben Weise, wie bei den anderen *Allium*-Arten, d. h. die Embryosackmutterzelle teilt sich zunächst in zwei Tochterzellen. In beiden Zellen findet nochmals eine Kernteilung statt, aber keine Zellteilung mehr, so daß jetzt zwei zweikernige Tochterzellen vorhanden sind. Die innere von diesen entwickelt sich zum normalen Embryosack.

In der Embryosackmutterzelle ist das Synapsisstadium in seiner ganzen Entwicklungsreihe ungestört zu verfolgen. Auch die Reduktionsteilung verläuft normal. Ich konnte ferner feststellen, daß die Haploidzahl der Embryosackkerne 8 ist. Daraus ergibt sich, daß die Reduktionsteilung in ungestörter Weise stattfindet. Diese Tatsache steht auch mit den Versuchen von DE VRIES im Versuchsgarten des ERNSTschen Institutes in Zürich (ERNST 1918) in vollem Einklang, denn es stellte sich heraus, daß Selbst- und Fremdbestäubung Frucht- und Samenbildung auslösten. Autonome Parthenokarpie geht *Allium odorum* dagegen gänzlich ab. Alle

im Knospenstadium kastrierten und hernach isolierten Blüten setzten nicht an. Ebenso unterblieb jede Frucht- und Samenbildung an denjenigen Blüten, die mit Pollen einiger anderer, gleichzeitig blühender *Allium*-Arten belegt worden waren.

Die Pollenentwicklung von *Allium odorum* verläuft vollkommen normal; es treten keine Störungen auf. Dies läßt ebenfalls mit großer Wahrscheinlichkeit auf einen normalen Befruchtungsvorgang schließen. Bei Apogamie finden wir mit sehr geringen Ausnahmen Degenerationserscheinungen in der Pollenentwicklung, wie ich sie noch für *Calycanthus* soeben (1922) beschrieben habe.

Ich selbst fand in meinen Präparaten Kopulationszustände des Spermakerns mit dem Eikern und vor allem auch mit dem sekundären Embryosackkern. Das letztere Kopulationsprodukt kennzeichnet sich in besonderer Weise, worauf in der Literatur mehrfach hingewiesen wurde, durch das Vorhandensein von 3 Nukleolen im Kern. Für die Befruchtungsnotwendigkeit spricht ferner das sehr häufige Vorkommen degenerierender Samenanlagen, bei denen keine Anzeichen einer Befruchtung zu erkennen waren.

Bei der Embryoentwicklung aus der Eizelle zeigt sich als Besonderheit das Verhalten der bei der Befruchtung nicht zerstörten Synergide. Diese zweite Synergidenzelle, manchmal auch noch die erstere, vergrößert sich sehr, der Zellinhalt färbt sich intensiv. Ganz besonders auffällig ist jedoch der Kern, der oft wesentlich größer wird als zuerst die ganze Synergide war. Im Kern treten dann starke Chromatinballungen auf, so daß es fast den Anschein hat, als würde sich der Kern zu einer Teilung vorbereiten. Dieses Verhalten des Kernes deutet an, daß die Zelle eine lebhafte ernährungsphysiologische Rolle spielt, die nur darin zu sehen ist, daß sie dem anliegenden Eiembryo Nahrungsstoffe zuführt. Im Einklang hiermit steht die Tatsache, daß die Entwicklung des Endosperms erst einsetzt, nachdem der Embryo bereits eine Anzahl Zellteilungen ausgeführt hat. Die zweite Synergide übernimmt also vorübergehend die Funktionen des Endosperms. Daß bei bestimmten Familien diese zweite Synergide zur Bildung des primären Endospermkerns mitverwandt wird, habe ich bereits erwähnt und hierbei auf die Bedeutung der einen Synergide als Prothalliumzelle aufmerksam gemacht. Die Antipoden haben Eiform, und meistens liegen zwei dem chalazalen Teil des Embryosackes an und die dritte darüber. Bei der Degeneration vergrößern sie sich meistens in ähnlicher Weise wie die Synergide, dann geht die Färbbarkeit sehr zurück, das Kerngerüst

der Antipodenkerne färbt sich kaum noch, und der Nukleolus nimmt eine unregelmäßige Form an.

Ganz im Gegensatz hierzu stehen die Adventivembryonen der Chalazagegend. Sie entstammen Zellreihen, die man noch auf 4—5 Zellen in dem Nuzellarrest verfolgen kann; nach dem Inneren des Embryosacks zu sind sie keulig angeschwollen und verraten sich sofort durch die außerordentliche Plasmafüllung der Scheitelzelle.

Endlich wäre die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß im Embryosack eine Verdoppelung der Chromosomen durch doppelte Längsspaltung zustande käme, wie sie für *Lilium*, *Tulipa* usw. nachgewiesen ist. Diese überzählige Längsspaltung findet bei der homoeotypischen Teilung statt, also müßte sie in unserem Falle bei der Bildung des zweikernigen Embryosacks auftreten. Doch zeigten meine Präparate keine Differenzen zwischen den Teilungsstadien der Mikropylarkerne, und der Antipodenkerne. Nun sind die Mikropylarkerne, bei denen Befruchtung erfolgt, sicher haploid; irgend eine Unterlage für die Annahme einer Chromosomenvermehrung in den Chalazalkernen des Embryosacks besteht also nicht. Ganz abgesehen hiervon läßt sich die Entstehung der „Antipodenembryonen“ aus dem Nuzellusrest klar ansehen.

Ich konnte ferner in einigen am Antipodialende gelegenen Keimen die Chromosomenzahl 14—16 feststellen, für die seitenständigen Keime, die aus den äußeren Schichten des inneren Integumentes entstehen, ist die Diploidzahl ohne weiteres klar. Ferner gelang es mir festzustellen, daß neben einem am Antipodialende gelegenen Keim sich 3 degenerierende Antipodenzellen befanden, deren Kerne bereits deformiert waren.

Die am Antipodialende auftretenden Keime sitzen dem Nuzellusrest direkt auf, und dies scheint mir auch der Grund ihres so häufigen Auftretens zu sein, indem sie sich hierdurch als Nuzellarsprossungen kundgeben. Daß Keimbildung durch Sprossung des Nuzellargewebes nicht auf die Mikropylarregion beschränkt ist, ansehen wir z. B. aus den Angaben MURBECKS (1902) über *Alchemilla*, da hier auch in einem Falle ein Adventivkeim aus Nuzellargewebe direkt neben den Antipoden beobachtet wurde. Die Tatsache, daß gerade in der Antipodengegend verhältnismäßig häufig Nuzellarembryonen zur Weiterentwicklung kommen, erklärt sich zwanglos aus den Ernährungsverhältnissen, denn erstens tritt hier am wenigsten die Konkurrenz des Mikropylarembryos in Wirksamkeit und zweitens ist die Chalazagegend in der Nahrungszufuhr an sich besonders günstig gestellt. Ein weiterer Grund dafür, daß sich gerade in der Antipodengegend vorzugsweise Adventiv-

embryonen finden, dürfte darin zu suchen sein, daß sich hier durch das zeitweise Absterben der hypertrophierenden Antipoden reichlich Nekrohormone bilden, die eine intensive Wachstumsanregung bewirken.

Von den verhältnismäßig zahlreich angelegten Adventivkeimen wird nur ein geringer Teil zu keimfähigen Embryonen. Die Keimungsversuche und Schnitte durch den reifen Samen ergaben, daß etwa 20% der Samen zwei Embryonen führten.

Es ergibt sich also, daß die sogenannten Antipodenkeime von *Allium odorum* Adventivembryonen sind, hervorgegangen aus den am Antipodenende des Embryosackes liegenden Gewebsresten des Nuzellus. Synergidenbefruchtung ist bisher nicht nachgewiesen, da aber seitenständige Keime, entstanden aus den äußeren Schichten des inneren Integumentes, an den verschiedensten Stellen vorkommen, so ist bis auf weiteres auch für diese überzähligen Keime des Embryosackscheitels die Entstehung durch vegetative Sprossung anzunehmen.

Literatur.

- CHAMBERLAIN, C. J., The embryosac of *Aster Novae Angliae*. Bot. Gaz. Bd. 20. 1895.
- V. DERSCHAU, M., Über disperme Befruchtung der Antipoden bei *Nigella arvensis*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 36. 1918.
- ERNST, A., Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreiche. Jena, 1918.
- HEGELMAIER, F., Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Allium odorum* L. Bot. Ztg. 1897.
- KUSANO, S., Experimental studies on the embryonal development in an Angiosperm. Journ. Coll. Agric. Tokio, Bd. 6. 1915.
- MIYAKE, K., Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42. 1905.
- MURBECK, Sv., Über Anomalien im Baue des Nuzellus bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Arsskr., Bd. 38. 1902.
- OPPERMAN, M., A contribution to the life-history of *Aster*. Bot. Gaz., Bd. 37. 1904.
- PACE, L., Fertilization in *Cypripedium*. Bot. Gaz., Bd. 44. 1907.
- SCHÜRHOFF, P. N., Zur Phylogenie des angiospermen Embryosackes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 37. 1919.
- —, Zur Apogamie von *Calycanthus*. Flora, Bd. 116. 1922.
- SHATTUCK, CH. H., A morphological study of *Ulmus americana*. Bot. Gaz. Bd. 40. 1905.
- STRASBURGER, E., Über Polyembryonie. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 12. 1878.
- TISCHLER, G., Allgemeine Pflanzenkaryologie. Handb. d. Pflanzenanatomie, Bd. 2. 1922.

A. TH. CZAJA: Ein allseitig geschlossenes, selektiv-permeables System. 381

TRETJAKOW, S., Die Beteiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei *Allium odorum* L. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 13. 1895.

WINKLER, H., Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progr. rei bot., Bd. 2, Heft 3. 1908.

53. A. Th. Czaja: Ein allseitig geschlossenes, selektiv-permeables System.

(Vorläufige Mitteilung.)

(Eingegangen am 26. August 1922. Vorgetragen in der Novembersitzung 1922)

Die Untersuchung des Fangapparates der *Utriculariablase*¹⁾ brachte den Beweis, daß der Verschluß der Blase durch die Klappe in der Öffnung vollkommen dicht ist, daß also trotz einer Zugspannung, unter welcher sich die Flüssigkeit im Innern im Zustande der Spannung der Blase befindet, kein Wasser von außen nach innen nachdringen kann. Es konnte andererseits gezeigt werden, daß gewisse allgemein als Plasmolytika benutzte Substanzen in wässriger Lösung, z. B. Glycerin und Rohrzucker, die Wandzellen intakter, reaktionsfähiger Blasen nicht zu plasmolysieren vermögen, sondern an der Membran Halt machen müssen und den Zellen nur Wasser entziehen, welches diese von der anderen Seite her, also aus der Innenflüssigkeit, ergänzen. Ist die Konzentration des Außenmediums dann nur hoch genug, so kann der Wasserentzug beliebig weit getrieben werden: bis zur Erschöpfung der Lumenflüssigkeit, bis zum völligen Kollabieren der Blase und der Wandzellen. Halbierter Blasen oder Wandstücke in verdünntes Glycerin eingelegt, zeigen nach einiger Zeit sehr wohl Plasmolyse, doch erfolgt der Eintritt auf dem ganzen Wandstück nicht gleichzeitig, sondern ringsherum von den angeschnittenen Zellen her schreitet sie immer weiter zu den Zellen im Innern fort. Sticht man intakte Blasen an und verbringt man sie in Glycerinlösung, so breitet sich die Plasmolyse von dem Einstichkanal langsam nach allen Seiten hin aus, oder trennt man endlich intakte Blasen am Stielchen ab, so geht auch von dieser Stelle die Plasmolyse langsam nach allen Seiten hin weiter. In Rohr-

1) CZAJA, Die Fangvorrichtung der *Utriculariablase*, Zeitschr. f. Botanik, 1922, Heft 11.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Schürhoff Paul Norbert

Artikel/Article: [Zur Polyembryonie von Allium odorum. 374-381](#)