

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Gattung *Allium*

VON ERNA WEBER, München

Mit 49 Figuren

A. Einleitung

Schon oft sind Vertreter der Gattung *Allium* der Gegenstand wichtiger Untersuchungen gewesen. Entwicklungsgeschichtliche Arbeiten liegen jedoch nur in beschränktem Maße vor. Über die Entwicklung der Pollen und Embryosackmutterzellen bei *Allium cepa* L., *A. fistulosum* L., *A. victoriale* L., *A. moly* L., *A. ursinum* L., *A. cernuum* L. sind Arbeiten erschienen von HOFMEISTER (1861), STRASBURGER (1879), GUIGNARD (1884), NEMEC (1899), MIYAKE (1905) und anderen Autoren. Untersuchungen über ältere Stadien, Befruchtung und Embryobildung sind nur wenig vorhanden. Nur *A. odorum* L., wo Polyembryonie zuerst von TRETJAKOW (1895) und HEGELMAIER (1897) festgestellt wurde, veranlaßte diese beiden und in den letzten Jahren HABERLANDT (1922, 1923, 1925), SCHÜRHOFF (1922) und MODIELEWSKY (1925) zu eingehenderen Arbeiten über die Entstehung der Polyembryonie bei dieser Art. Die anderen *Allium*-Arten sollen nach HABERLANDT (1922) „nur typische Eiembrionen erzeugen“. Daß diese Angaben nicht für alle Vertreter der Gattung zutreffen, konnte durch die Untersuchungen der vorliegenden Arbeit bewiesen werden. Es sei hier schon vorweggenommen, daß z. B. bei *A. rotundum* L. und *A. zebdanense* Boiss. et Noë neben typischen Eiembrionen in mehreren Samenanlagen Synergidenembryonen gefunden wurden.

Da ferner auch die Entwicklung der Blütenstände bis jetzt kaum bekannt war, soll es Aufgabe dieser Arbeit sein, die Entwicklungsgeschichte nicht nur der Samen, sondern auch der ganzen Infloreszenzen bei mehreren *Allium*-Arten festzustellen, sowohl von solchen, die reine Blütenstände aufweisen, als auch von solchen, die in den Infloreszenzen auch Brutzwiebeln ausbilden.

Das untersuchte Material stammt größtenteils aus dem Münchner Botanischen Garten. *A. victoriale* L. wurde auch auf der Benediktenwand gesammelt, wo große Flächen des Ostgipfels damit bestanden sind. *Allium paradoxum* Don wurde sowohl aus dem

Neuen als auch aus dem Alten Botanischen Garten untersucht, wo es schon seit der Verlegung des Gartens (1913) verwildert ist. Wie die Untersuchungen ergaben, zeigen sich in dem Material verschiedener Standorte keine Unterschiede, deshalb sind auch die Samenanlagen gemeinsam besprochen. Für die Untersuchung der Infloreszenzen bei *A. paradoxum* Don stand nur Material aus dem Alten Botanischen Garten zur Verfügung.

Zur Fixierung der Samenanlagen wurden Gemische nach GILSON, FLEMMING und JUEL angewandt. Es erwies sich jedoch das Gemisch nach GILSON als das geeignetste. Die Mikrotomschnitte, sowohl Längs- als auch Querschnitte, wurden von 5—20 μ hergestellt. Die Kernfärbungen wurden mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN ausgeführt und das Plasma mit Säurefuchsin gefärbt. Die Mikrotomschnitte zeigten in den meisten Fällen klare Bilder. Zur Kontrolle wurden neben den Mikrotomschnitten auch Handschnitte sowohl von frischem als auch von Alkoholmaterial untersucht.

Die Arbeit wurde im Pflanzenphysiologischen Institut in München ausgeführt. Auch an dieser Stelle möchte ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat GOEBEL, herzlich danken für die vielseitige Anregung und den wohlwollenden Rat.

B. Entwicklungsgeschichte der Blütenstände

Nach den Blütenständen können wir die *Allium*-Arten in zwei große Gruppen einteilen:

1. in die, bei denen die Infloreszenzen nur Blüten tragen, und
2. in solche, wo neben den Blüten auch Bulbillen ausgebildet werden.

Oft treten die Blüten ganz zurück, und so kommt es dann in einigen Fällen zu Gebilden, die nur noch Bulbillen tragen, so daß wenigstens im fertigen Zustand der Name Blütenstand im Grunde nicht mehr richtig ist. Wenn wir die Blütenstände dieser letzten Gruppe näher betrachten, so ist leicht festzustellen, daß die Blüten ihre Entwicklung früher oder später einstellen, während sich die Zwiebeln sehr schnell weiterentwickeln. So kann es bei der natürlichen Entwicklung in dieser Gruppe niemals zur Ausbildung von Samen kommen.

Die Feststellung, daß die brutzwiebelbildenden Arten die vegetative Vermehrung vorziehen, ließ die Frage entstehen, welches die ursprüngliche Art der Fortpflanzung sei, die vegetative Vermehrung oder die sexuelle, mit anderen Worten, werden die Bulbillen

früher angelegt als die Blüten oder umgekehrt? Hierüber sollte die Entwicklungsgeschichte der Blütenstände Aufschluß geben, auf die von früheren Autoren nur vereinzelt eingegangen worden ist.

WYDLER beschreibt die für *Allium* charakteristische gipfelständige Infloreszenz nur sehr wenig. Nach ihm ist im ersten Entwicklungsstadium der Blütenstand von zwei scheidigen Hochblättern, die er *Spatha bivalvis* nennt, eingeschlossen. Die meist langgestielten Blüten sind zu „zwei bis vielen unter sich homodromen Schraubeln“, zu einer Scheindolde oder einem Köpfchen angeordnet. „Daß man es mit keiner echten Dolde, sondern nur mit einer scheinbaren zu tun hat, hätte man schon aus der absteigenden Entfaltungsfolge der Blütenköpfe und der einer Schraubelinie folgenden der einzelnen Blüten entnehmen können.“ SCHUMANN geht in seinen Angaben mehr auf die Entwicklungsgeschichte ein. Er untersuchte mehrere Arten, z. B. *Allium schoenoprasum* L., *A. odorum* L., *A. rotundum* L., *A. paradoxum* Don und andere. Eine Anordnung der Blüten in einer Schraube hat er nicht feststellen können. Die Infloreszenz sei ein „Komplex von Spezialblütenständen“, die sich in kein Schema einreihen lassen. Er glaubt, daß die unregelmäßige Anordnung der Blüten auf Druckverhältnisse in der jungen Infloreszenz zurückzuführen ist und, da der Infloreszenzboden embryonal bleibt, sich überall, wo noch Platz zur Verfügung steht, Blüten in willkürlicher Reihenfolge entwickeln können.

Wenn auch die Blüten den Raum des embryonal bleibenden Infloreszenzbodens so gut wie möglich auszufüllen suchen, so ist ihre Anordnung doch keine ganz willkürliche, wie wir später noch sehen werden.

Auch konnte die Entwicklung der Hüllblätter aus einem Blatt nicht bestätigt werden. Nach SCHUMANN geht dies spathaähnliche Hüllblatt aus dem zuletzt angelegten Laubblatt hervor, das den Vegetationspunkt noch umschließt. Bei *A. schoenoprasum* z. B., wo bei der blühenden Zwiebel immer vier Blätter angetroffen würden, werde das vierte Blatt zum Hüllblatt. Dieses umgebe wie die anderen Blätter den Vegetationspunkt an der Basis als ein Ringwall. Der Ringwall werde immer höher, unterscheide sich dann von den anderen Blättern dadurch, daß auf den beiden gegenüberliegenden Flanken Furchen ausgebildet würden, die das Blatt immer tiefer einschnitten. Nach ihm sieht es auf älteren Stadien aus, als ob das Hüllblatt aus zwei Blättern bestände. Diese Angaben sollen auch für die anderen *Allium*-Arten zutreffen.

Die Nachuntersuchung ergab aber ein ganz anderes Resultat. Bei allen untersuchten Arten war die Anlage der Hüllblätter die gleiche; am besten ist ihre Entwicklung bei solchen Arten zu verfolgen, wo keine Nebenzwiebeln auftreten, z. B. bei *A. rotundum* und *A. paradoxum*. Während alle übrigen Blätter am Grunde den Vegetationskegel ringförmig umgeben, werden die Hüllblätter an dem elliptisch oder mehr runden Vegetationspunkt nacheinander

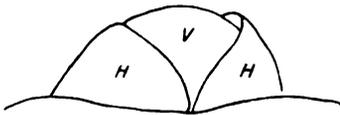


Fig. 1. *A. odorum*: Junge Anlage einer Infloreszenz.
H Hüllblätter, V Vegetationskegel

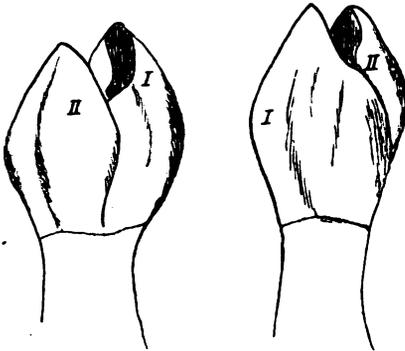


Fig. 2. *A. carinatum*: Die Hüllblätter einer Infloreszenz, von den Seiten gesehen

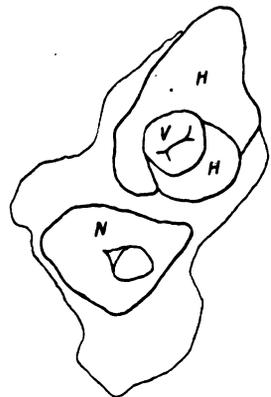


Fig. 3. *A. carinatum*: Anlage einer Infloreszenz m. einer Nebenzwiebel (N).
H Hüllblätter, V Infloreszenzvegetationspunkt

als gegenüberliegende Höcker ausgebildet. In der Aufsicht ist diese Anlage nur schwer festzustellen, dagegen treten die Anlagen der Hüllblätter auf Durchsichtspräparaten, die mit Kalilauge und Glycerin hergestellt wurden, bei genügend starker Vergrößerung deutlich hervor (Fig. 1). Die Anlage der jungen Infloreszenz liegt also im Scheidenteil des jüngsten Laubblattes. Wenn bei den einzelnen Arten, unterhalb der Infloreszenz in den Achseln der Laubblätter Nebenzwiebeln gebildet werden, so entstehen sie zwischen dem jüngsten Laubblatt und der Infloreszenz, also nicht, wie SCHUMANN betont, in der Achsel des vorletzten Blattes. Die Infloreszenz und die erste Nebenzwiebel entstehen sehr rasch nacheinander.

wie es z. B. bei *A. carinatum* beobachtet wurde (Fig. 3). Es sind hier in der Infloreszenz die Hüllblätter schon deutlich differenziert, so daß eine Verwechslung ausgeschlossen ist. Bevor sich der von den beiden Hüllblättern umgebene Vegetationshöcker weiter differenziert, streckt sich der untere Teil und bildet den Infloreszenzstiel. Die Insertionsstelle der Hüllblätter, die als Hochblätter anzusprechen sind, ist nur selten horizontal. Bei den Arten, die Nebenzwiebeln ausbilden, ist sie leicht geschwungen (Fig. 2). Der Größenunterschied der beiden Hüllblätter tritt bei weiterer Entwicklung immer mehr zurück. Erst nach der Verwachsung der beiden Hüllblätter wachsen oft ihre Spitzen fadenförmig aus.

Die Differenzierung des Infloreszenzsprosses in Blüten und Blätter beginnt verschieden. Bei *A. odorum* ist der Infloreszenzstiel in diesem Stadium 1—2 mm lang, während er bei *A. sativum* schon 1 cm Länge erreicht haben kann. Da die Anlage der einzelnen Blüten und Blätter sehr rasch aufeinanderfolgt und sie dabei nur kleine Unterschiede zeigen, die erst in etwas älteren Stadien deutlich hervortreten, so mußte reichlich Material untersucht werden, um ein genaues Bild von der Entwicklung zu bekommen. Hierin liegt vielleicht auch der Grund, daß die Ergebnisse so sehr von denen SCHUMANNS abweichen, trotzdem seine Bilder — von durchweg sehr jungen Stadien — eine ähnliche Deutung zulassen.

In der Ausbildung der Infloreszenz zeigen die einzelnen Arten kleine Unterschiede voneinander. Trotzdem lassen sie sich annähernd in ein gleiches Schema einordnen.

Bei *A. odorum*, wo der Infloreszenz-Vegetationshöcker elliptisch angelegt ist, bildet sich im Scheitel ein Höcker aus, der etwas nach dem größeren Hüllblatt verschoben ist und der die erste Blüte ausbildet. In der Mediane des kleineren Hüllblattes sitzt das erste Deckblatt. In seiner Achsel entwickelt sich die zweite Blüte, die ihr Deckblatt an der gegenüberliegenden Seite hat, das in seiner Achsel ebenfalls eine Blüte entwickelt. Da die zweite und dritte Blüte sehr rasch aufeinanderfolgen, kann auch eine dichasiale Entwicklung angenommen werden (Fig. 4). Bei etwas älteren Stadien bilden die zweite und dritte Blüte selbständig Wickel aus, die spiegelbildlich zueinander liegen. In jedem Wickel werden drei bis fünf Blüten gebildet. Die Zahl ist nicht konstant. Die Infloreszenz entwickelt sich deutlich nach der Basis hin. Das Wachstum erfolgt nur im basalen Teil. Bei noch älteren Stadien geht dann der Wickel jeweils in eine Schraube über. Sobald diese Schrauben-

stellung der Blüten einsetzt, wird die Wachstumszone auf die Schmalseite der Infloreszenz beschränkt, wo sich die weiteren

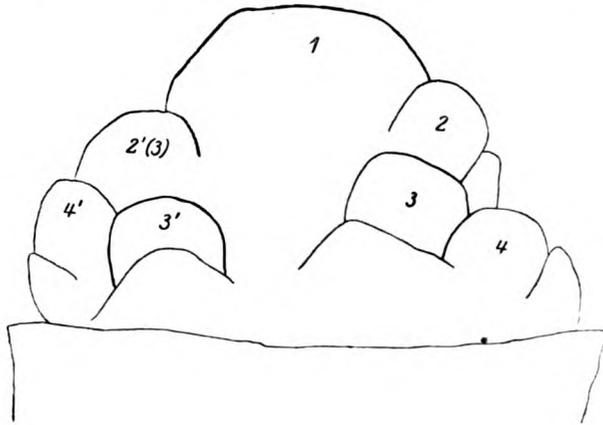


Fig. 4. *A. odorum*: Junge Infloreszenz nach dem Entfernen der Hüllblätter

Blütenprimordien ausbilden. Der Scheitel der Infloreszenz wird also nicht weiter gehoben, sondern die Basis wird zum Kreise erweitert. Dadurch nimmt die Infloreszenz Halbkugelgestalt an

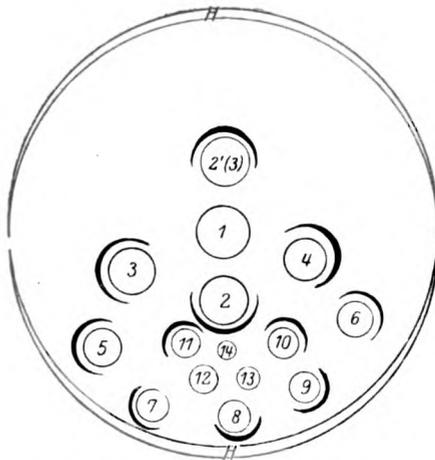


Fig. 5. *A. odorum*: Schema einer Infloreszenz (H Hüllblätter)

(Fig. 5). Bei *A. ursinum* erfolgt die Entwicklung der Infloreszenz nach dem gleichen Schema wie bei *A. odorum*. Nur ist hier der Infloreszenzboden schon in seiner ersten Anlage etwas rundlicher und stärker gewölbt. Auffallend für beide Arten ist, daß die Anlagen der Deckblätter ihre Entwicklung einstellen, sobald die Blüten die erste Anlage eines Perigonblattes erkennen lassen. In älteren Stadien sind sie kaum noch sichtbar.

Da bei *A. sativum vulgare* und *A. sativum ophioscorodon* gleich nach der Anlage der Infloreszenz zahlreiche Nebenzwiebeln gebildet werden, die sich rascher entwickeln als der Blütenstand, so wurde anfangs der Anschein

erweckt, daß die Infloreszenz hier überhaupt seitlich angelegt würde. Es konnte oft beobachtet werden, daß die Zwiebeln den Blütenstiel ganz zusammenpreßten an den Stellen, wo die Nebenzwiebeln an das jüngste Blatt anstießen, in dessen Achsel ja die Infloreszenz emporwächst. So wurden an dieser Stelle häufig geschrumpfte Blütenstände gefunden.

In den ersten Entwicklungsstadien hat bei diesen beiden Arten der junge Infloreszenzboden mehr die Gestalt einer flachen Kugel-

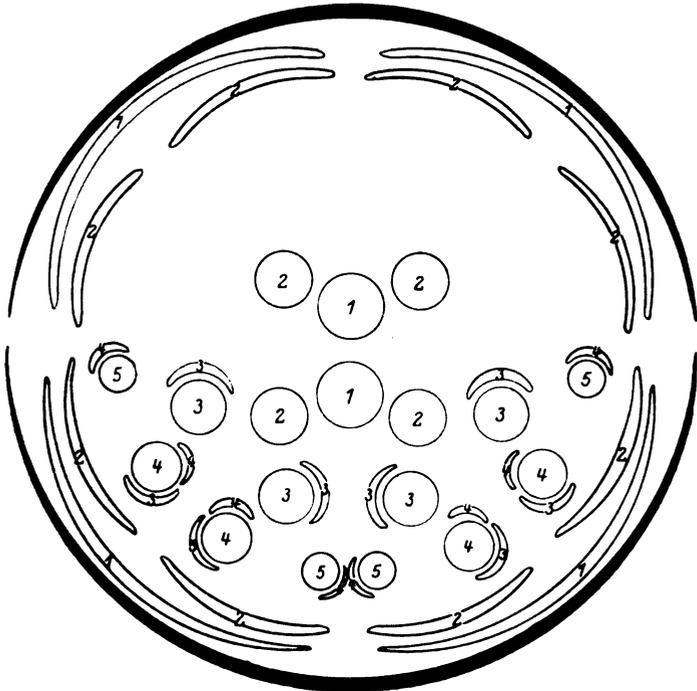


Fig. 6. *A. sativum vulgare*: Schema einer Infloreszenz

kalotte. Die Terminalblüte wird nicht ausgebildet. Zur Entwicklung kommen erst die beiden folgenden Blüten (vgl. Fig. 6₁), die zu beiden Seiten der Terminalblüte stehen. In den Achseln ihrer Deckblätter bilden sich die nächsten Blüten (Fig. 6₂), die sich auch wieder dichotomisch verzweigen. Die Deckblätter dieser letzten acht Blüten (Fig. 6₃) wandern nicht mehr, wie die vorhergehenden, an die Basis der Infloreszenz. Von den Achselsprossen der zweiten Deckblätter, also den dritten Blüten ab, wird das Dichasium von einer Wickelbildung abgelöst. Es bleibt von da ab je ein Deckblatt steril und wird deshalb nicht mehr aus seiner Lage verdrängt.

Auch das fertile Deckblatt gelangt nicht mehr an die Basis, einfach wegen der räumlichen Anordnung, die durch die Wickelbildung bedingt ist, und weil das embryonale Gewebe immer zwischen dem Deckblatt und der zugehörigen Blüte liegt.

Durch diese Anlage der Blüten tritt in der Infloreszenz deutlich eine Zweiteilung hervor, die oft noch im fast fertigen Stadium erkennbar ist. Wenn man durch diese scheinbare Senke den Blütenboden in zwei Teile teilt, nachdem die Hüllblätter entfernt sind, dann erhält man Bilder, wie sie Fig. 7, 8 zeigen. Wenn wir Längsschnitte durch ältere Infloreszenzen betrachten, so sehen wir, daß

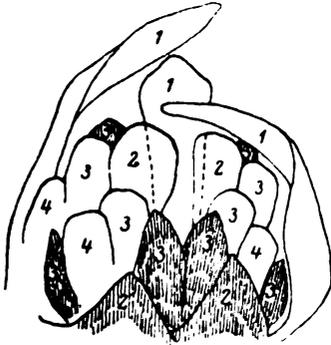


Fig. 7. *A. sativum vulgare*:
Hälfte einer Infloreszenz nach
dem Entfernen d. Hüllblätter.
(Die ersten Deckblätter I sind
noch sichtbar)

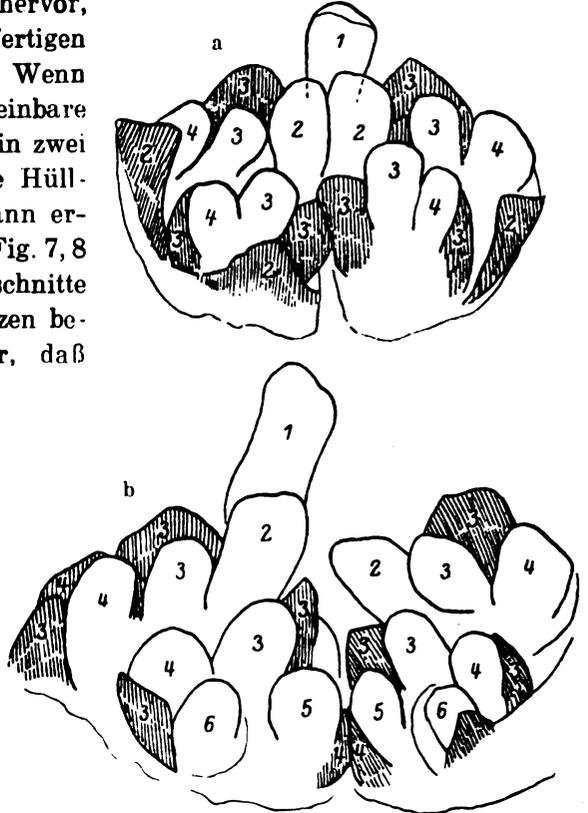


Fig. 8a u. 8b. *A. sativum vulgare*: a u. b sind die
beiden Hälften einer Infloreszenz. Die Hüllblätter
und die ersten Deckblätter sind entfernt

zwischen den Blüten und Deckblättern Bulbillen angelegt werden. In der Aufsicht sind Blüten und Bulbillen leicht unterscheidbar, da der Anlage der Blüten immer die Dreizahl zugrunde liegt, während bei der Zwiebel die Zweizahl herrscht. Die Anzahl der Bulbillen in den Achseln der Deckblätter ist nicht konstant. Der ganze noch freie Raum wird von Zwiebeln ausgefüllt. In einzelnen Fällen waren die Zwiebeln, wenn mehrere zusammenstanden, auch in Wickeln angeordnet. Sie können auch in den

Achseln der für Blüten sterilen Deckblätter entstehen. Zwischen den Deckblättern der ersten und zweiten Blüten bilden sie sich jedoch niemals aus.

Allium carinatum zeigt große Ähnlichkeit mit den vorhergehenden Arten in der Blütenanordnung. Der Infloreszenzboden

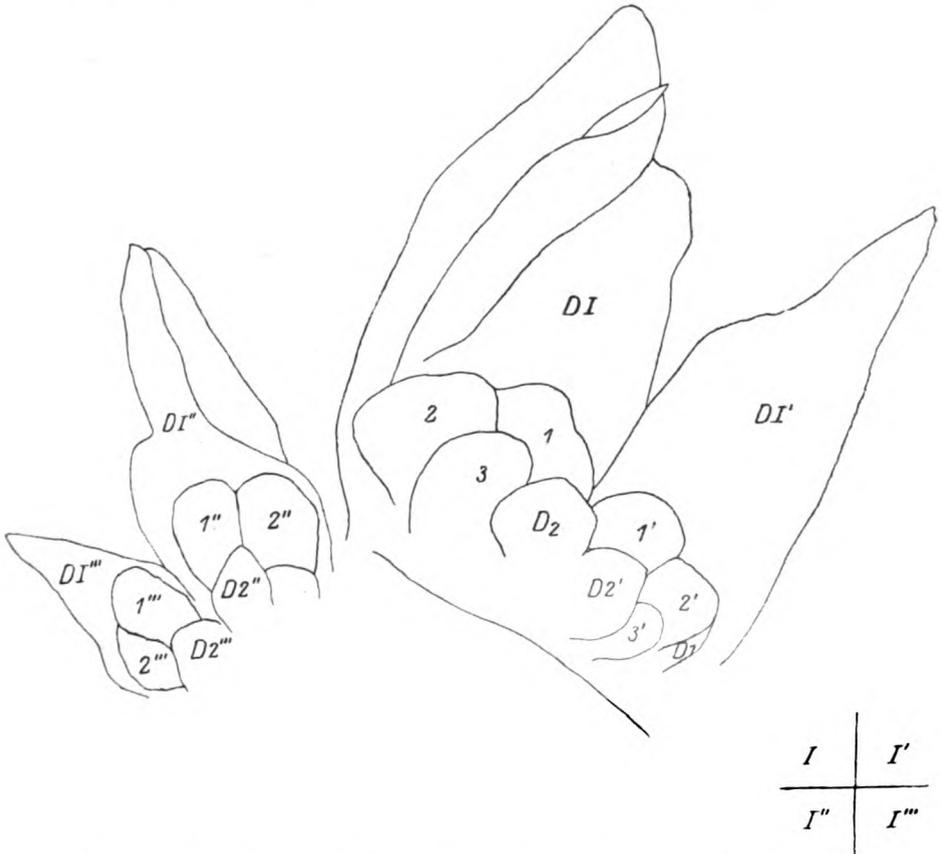


Fig. 9. *A. carinatum*: Nebeneinanderliegende Teile einer Infloreszenz

ist etwas spitzer als bei *A. sativum*. Die Blüten sind hier in vier Wickeln angeordnet, deren erste Blüten verschieden groß sind. Die vier ersten Deckblätter stehen sich paarweise gegenüber und halbieren scheinbar die Infloreszenz. Es wäre denkbar, daß die Anlage auf die bei *A. sativum* zurückzuführen ist, wobei die Terminalblüte und die beiden folgenden des Dichasiums zugrunde gegangen sind und die Wickel gleich mit den vier nächsten Wickeln beginnen. Die einzelnen Blüten des Dichasiums müßten dann aller-

dings zeitlich etwas verschieden angelegt sein. Wie bei den anderen Arten entwickeln sich auch hier die Wickel basipetal (Fig. 9, 10). Normalerweise wird hier immer nur ein Deckblatt ausgebildet. Übereinstimmend mit allen brutzwiebelbildenden Arten werden die Bulbillen erst nach den Blüten in den Achseln der Deckblätter angelegt. Die Wickelstellung der Zwiebeln tritt hier sehr deutlich hervor. Jedoch treten auch häufig andere Stellungen, z. B. Schraubeln, auf.

Bei *A. oleraceum* tritt, wie bei *A. carinatum*, eine Sonderung

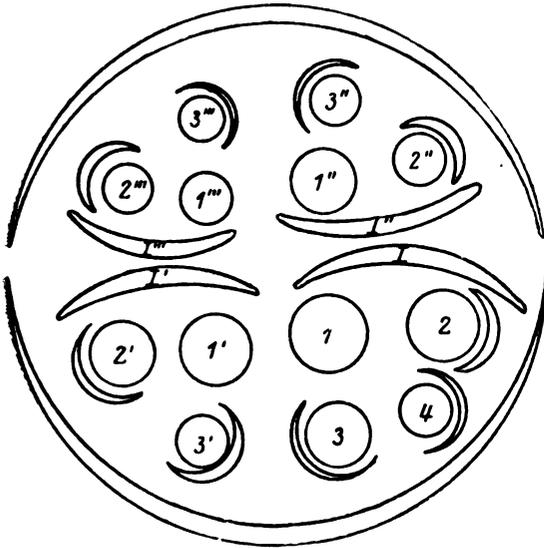


Fig. 10. *A. carinatum*: Schema einer Infloreszenz

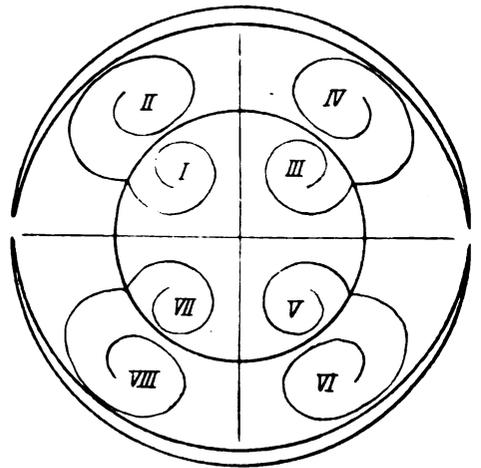


Fig. 11. *A. oleraceum*: Schema der Anordnung der 8 Schrauben in der Infloreszenz

des Infloreszenzbodens in vier Hauptabschnitte hervor, die sich ebenfalls durch ihre Größe voneinander unterscheiden. Die Deckblätter der einzelnen Abschnitte stehen an der Basis mehr oder weniger vor einem Hüllblatt. Bei dieser Vierteilung, die sehr rasch entsteht, sind einzelne Blüten noch nicht sichtbar, sondern es sind nur Höcker ausgebildet. Jeder dieser Höcker teilt sich nochmals parallel der Ansatzstelle der Hüllblätter, so daß auf späteren Stadien acht Entwicklungszentren vorhanden sind (Fig. 11). Diese Anlage ist bei dieser Art leicht möglich, da hier der Infloreszenzboden der oberen Hälfte eines flachen und langgestreckten Ellipsoides gleicht, dessen lange Achse aufrecht steht, wodurch den vier inneren Zentren mehr Platz zur Verfügung steht, als es bei Halb-

kugelform der Fall wäre. Oft gehen später die basalen Teile zugrunde und die oberen vier füllen den ganzen Raum aus. Die Blüten ordnen sich dabei in Schraubenstellung an (Fig. 12). Es zeigte sich jedoch beim Untersuchen älterer Stadien, daß nur die ältesten Blüten entwickelt werden, während die jüngeren zugrunde gehen. In den Achseln der Deckblätter, die ja infolge der Schraubenanordnung nach außen hin stehen, bilden sich auch hier Zwiebeln aus, die durch ihr schnelles Wachstum die jüngsten

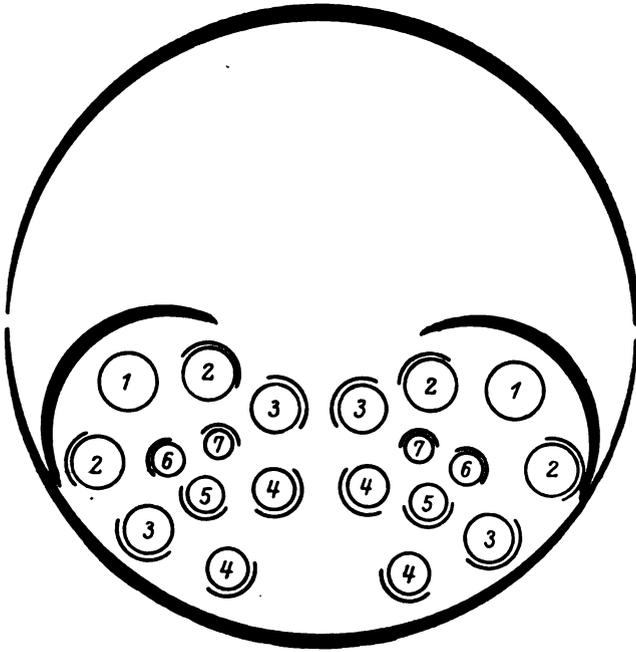


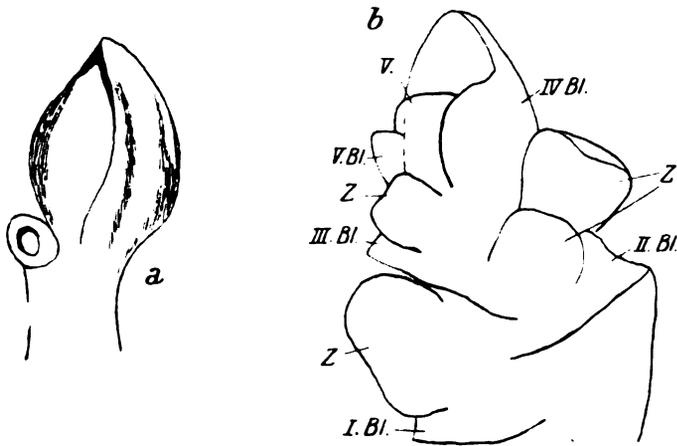
Fig. 12. *A. oleraceum*: Schema der Anordnung der einzelnen Blüten in der Infloreszenz

Blütenanlagen ins Zentrum zusammendrängen und so in ihrer Entwicklung unterdrücken.

So läuft bei allen diesen Arten die Blütenentwicklung auf volle Flächenausfüllung hinaus. Von allen Infloreszenzböden, die in der Jugend ellipsoid sind, wird die Form einer Kugelkalotte angestrebt. Dies wird dadurch erreicht, daß die Wachstumszone verlagert wird und dadurch das Dichasium in Wickel- oder Schraubelanordnung übergeht. Die Anordnung der Blüten ist also nicht, wie SCHUMANN annimmt, willkürlich. Sie entspricht, wenn auch mit einzelnen Abweichungen, mehr den früheren Angaben.

Bei *A. paradoxum* und *A. moly bulbiferum* zeigen sich gegenüber den anderen Arten in den ausgebildeten Infloreszenzen auffallende Unterschiede in der Ausbildung mehrerer Etagen. Vereinzelt kann diese Ausbildung auch bei den geschilderten Arten vorkommen. Sie wurde bei einem Blütenstand von *A. sativum* beobachtet und tritt auch gelegentlich bei *A. oleraceum* auf, muß aber trotzdem bei diesen Arten als Abnormität betrachtet werden.

Bei *A. paradoxum* bilden die kleinen Bulbillen aus der Infloreszenz, wenn sie ausgesät werden, im ersten Jahre nur Blätter; im zweiten Jahre, nachdem die Zwiebel gekräftigt ist und etwa



A. paradoxum

Fig. 13a. Infloreszenz nach dem Entfernen der Hüllblätter
 Fig. 13b. Nach weiterem Entfernen einiger Deckblätter (Bl),
 Z Zwiebel, V Terminalblüte

das vier- bis fünffache Volumen angenommen hat, werden außer Blättern Blütenstände ausgebildet. Im Zentrum der Zwiebel tritt dann deutlich der Infloreszenz-Vegetationspunkt hervor. Nach der Ausbildung der beiden Hüllblätter differenziert sich der Vegetationspunkt weiter. Während bei den früher beschriebenen Arten die Entwicklung der einzelnen Blüten und der Brutzwiebeln basipetal war, von der Mitte aus abwärts schreitend, ist es hier anders. Bei *A. paradoxum* ist die Anlage apikal. Der stark gewölbte Infloreszenzboden wächst aus und endet mit einer Terminalblüte. In den Achseln der Deckblätter, die immer wechselständig in $\frac{1}{2}$ -Stellung zueinander stehen, werden an Stelle der Blüten nur Brutzwiebeln ausgebildet. Sie sind in Wickeln angeordnet. Auch in den Achseln der Hüllblätter, die zum Unterschied von den

anderen Arten hier alternierend mit den Deckblättern stehen, werden Zwiebeln angelegt (Fig. 13, 14). Ein oder zwei Achsel-sprosse der Hüllblätter können sich auch als Nebeninfloreszenzen entwickeln. Sie gleichen in ihrer Ausbildung völlig der Hauptinfloreszenz und endigen auch mit einer Terminalblüte. Im ausgewachsenen Zustand sind die 2 oder 3 Teilinfloreszenzen einer Infloreszenz miteinander verwachsen, so daß es aussieht, als wenn nur eine Infloreszenz mit mehreren Blüten vorläge. In den einfachsten Fällen, die allerdings nur selten sind, unterbleibt in den Blütenständen das Streckungswachstum der Internodien völlig. Strecken sich jedoch einzelne Internodien, so treten verschiedene Etagen auf. Im Höchstfall konnten drei Etagen in einem Blütenstand beobachtet werden.

A. paradoxum trägt also sowohl wegen dieser eigenartigen Infloreszenzentwicklung als auch wegen der abnormen Samenentwicklung, wie wir später noch sehen werden, seinen Namen mit Recht.

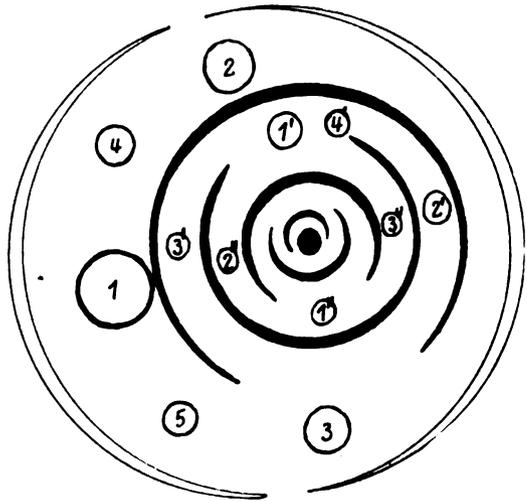


Fig. 14. Diagramm einer Infloreszenz

seinen Namen mit Recht.

C. Entwicklung der Samenanlagen

Die Entwicklung der Blüten erfolgt bei der Gattung *Allium* nach dem Liliaceentypus, wie es schon lange bekannt ist. Nur sehr selten wurden bei reinen Infloreszenzen innerhalb der Blüten Abweichungen von der typischen Dreizahl gefunden, dagegen konnten sie bei den Blüten der brutzwiebelbildenden Arten häufiger beobachtet werden, vor allem bei *A. sativum vulgare* und *A. sativum ophioscorodon*. Diese Umänderung in den Zahlenverhältnissen sowohl der Perigon- als auch der Staub- und Fruchtblätter weist schon auf eine Degeneration der Blütenanlagen hin, die noch deutlicher in der Ausbildung der Samenanlagen hervortritt. Zunächst soll auf die Entwicklung der Samenanlagen der nur blütentragenden Infloreszenzen eingegangen werden.

Reine Blütenstände

Die untersuchten Arten der reinen Blütenstände: *A. porrum* L., *A. senescens* L., *A. victoriale* L., *A. paniculatum* L., *A. flavum* L., *A. ursinum* L., *A. zebdanense* Boiss. et Noë, *A. unifolium* Kellog, *A. rotundum* L. und *A. sphaerocephalum* L. zeigen weitgehende Übereinstimmung in den ersten Entwicklungsstadien mit *Allium odorum*. In den kampylotropen Samenanlagen werden außer dem Nucellus, der die Makrospore nur im jungen Stadium allseitig umgibt, zwei Integumente ausgebildet. Das äußere Integument besteht aus relativ kleinen Zellen, die nach der Chalaza hin allmählich in das Gewebe des Funiculus übergehen. Nach außen und nach dem inneren Integument hin ist es von einer Reihe prismatischer Zellen umgeben. Schon in sehr frühen Stadien tritt zwischen dem äußeren und inneren Integument eine Kutikula deutlich hervor, die mit Hämatoxylin violett bis blau gefärbt wurde. Die Prüfung mit Schwefelsäure zeigte, daß die Kutikula unverändert blieb, während sich die Zellwände der beiden angrenzenden Integumente auflösten. Das innere Integument ist auch nach der Mikropyle hin von der Kutikula umgeben. So können also dem Embryosack Nahrungsstoffe nur von der Chalaza aus zugeführt werden. Die Zellen des inneren Integuments sind bei ihrer Entstehung alle annähernd gleich groß. Nach der Mikropyle hin bleiben sie klein, während nach der Chalaza hin meist große Vakuolen ausgebildet werden und so diese Zellen dann viel größer erscheinen. Die äußere Zellschicht des inneren Integuments, die HABERLANDT (1922) für *Allium odorum* als „tapeten- oder epithelähnlich“ bezeichnet hat und die sich gegenüber den anderen Zellen durch Plasmareichtum auszeichnet, konnte auch für alle anderen untersuchten *Allium*-Arten festgestellt werden (Fig. 15).

Die Zellen des inneren Integumentes gehen in ein Gewebe über, das dem Nucellus angehört. Seine Zellen, die ohne Ausbildung von Interzellularen aneinandergereiht sind, zeichnen sich durch große Kerne und Plasmareichtum aus. Während die Zellen des inneren Integumentes von dem heranwachsenden Embryosack verdrängt werden, wachsen die Zellen dieses Gewebes bis zur Befruchtung heran, ohne sich weiter zu teilen (Fig. 16). HABERLANDT, SCHÜRHOFF und MODIELEWSKY haben dieses Gewebe auch für *A. odorum* festgestellt. HABERLANDT hält „dieses drüsenähnliche Organ (das auch bei manchen anderen Pflanzen, z. B. bei *Oenothera* vorkommt), ohne es freilich beweisen zu können, für ein Organ innerer Sekretion, das irgendein für die Physiologie des Embryosackes

und seines Inhaltes wichtiges Hormon oder Enzym abscheidet“. Diese Annahme ist jedoch nicht richtig. Es handelt sich nicht um ein Organ innerer Sekretion, sondern um ein Gewebe, das Nahrungsstoffe für das heranwachsende Endosperm und somit auch für den Embryo speichert, wie es z. B. bei Resedaceen und Irideen

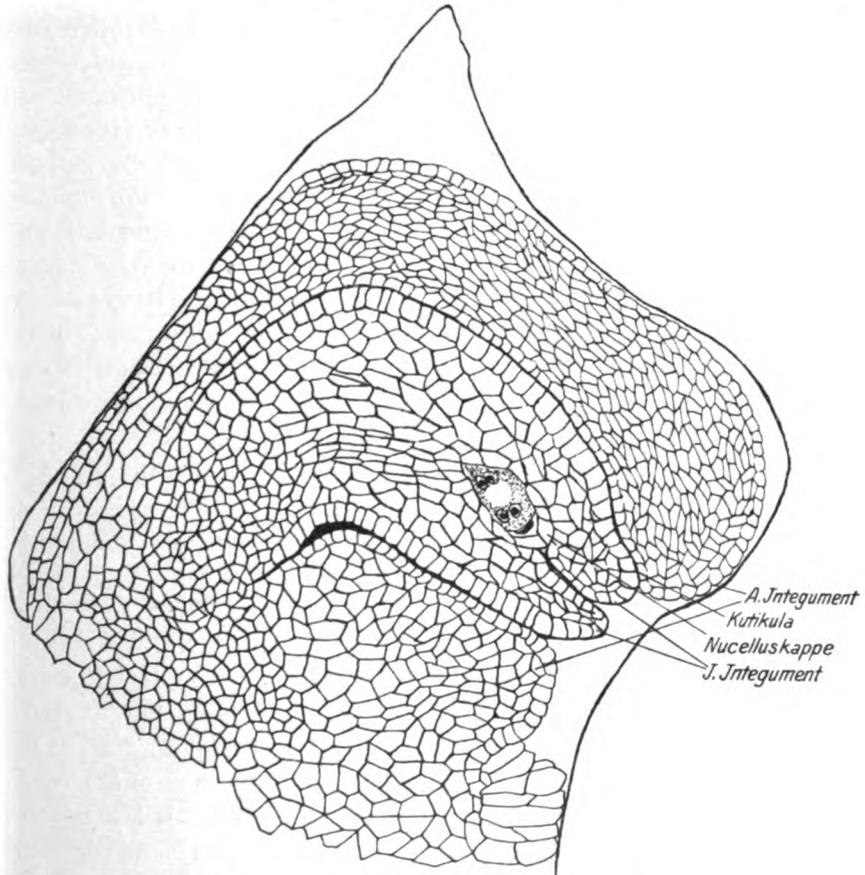


Fig. 15. *A. rotundum*: Junge Samenanlage

auch zu finden ist. Daß wir es geradezu als Nährgewebe bezeichnen dürfen, ergibt sich aus dem Folgenden: Nachdem die Samenanlage befruchtet ist und sich Endosperm bildet, schwindet das Nährgewebe immer mehr. Seine Zellen und Kerne sind nach dem Endosperm zu mehr oder weniger in Auflösung begriffen. Die Endospermkerne saugen das Nährgewebe förmlich aus bis auf einen kleinen Rest, der auch bei der Keimung des Embryos in der Samen-

schale zurückbleibt. Wie aus den Schnitten hervorgeht, widerstehen die Zellwände der Auflösung am längsten. Im reifen Samen ist zwischen dem Rest des in der Samenschale verbleibenden Teiles des Nährgewebes und dem Endosperm eine plasmodiumähnliche Substanz ausgebildet, die bei der Keimung allmählich verschwindet. In den Präparaten wurde sie durch Säurefuchsin intensiv rotgefärbt. Nach dem Endosperm hin liegen in der Masse Kerne verstreut, während sie in anderen Teilen nach dem aufgelösten Gewebe hin ganz fehlen. Nach der Keimung des Samens ist von

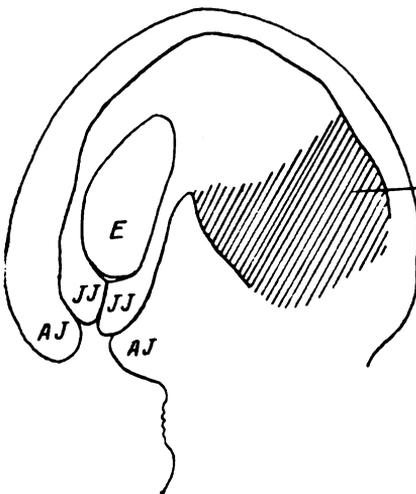


Fig. 16. *A. unifolium*: Samenanlage kurz vor der Befruchtung

dem Rest des Nährgewebes nur noch ein Teil der Zellwände aufzufinden. Das Plasma und die Kerne sind vollkommen aufgelöst. Nur in einzelnen Fällen sind noch Reste der degenerierten Kerne der Samenschale vorhanden (Fig. 17). Es zeigt sich in der völligen Auflösung der Zellen deutlich, daß es sich wirklich um ein Nährgewebe handelt.

Das Nährgewebe gehört, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt,

dem Nucellus an, der im übrigen in seiner Ausbildung stark zurücktritt. An der Mikropyle ist der Nucellus als einschichtige Nucellarkappe ausgebildet. Diese wird schon sehr bald von dem heranwachsenden Embryosack verdrängt. Die Kerne werden aufgelöst, das Plasma geht zugrunde und nur die Zellwände sind noch längere Zeit sichtbar. Die Verbindung der Nucelluskappe mit dem Nährgewebe wird von Zellen gebildet, die sich durch ihre Form und auch durch ihren Plasmagehalt von den Zellen des inneren Integumentes deutlich abheben. Meist sind es nur wenige Zellreihen.

Die Archespoizelle wird hypodermal ausgebildet, wie Fig. 18 bei *Allium porrum* und Fig. 19 bei *Allium unifolium* zeigt. Bei einer Samenanlage bei *A. unifolium* waren am Mikropylarende zwei Zellreihen übereinander vorhanden (Fig. 20). Die Embryo-

sackmutterzelle teilt sich meist nur in zwei Tochterzellen, von denen die der Mikropyle zugekehrte bald zugrunde geht. Auch auf älteren Stadien ist sie noch lange sichtbar. Die chalazale Zelle entwickelt sich ohne weitere Teilung direkt zum Embryosack.

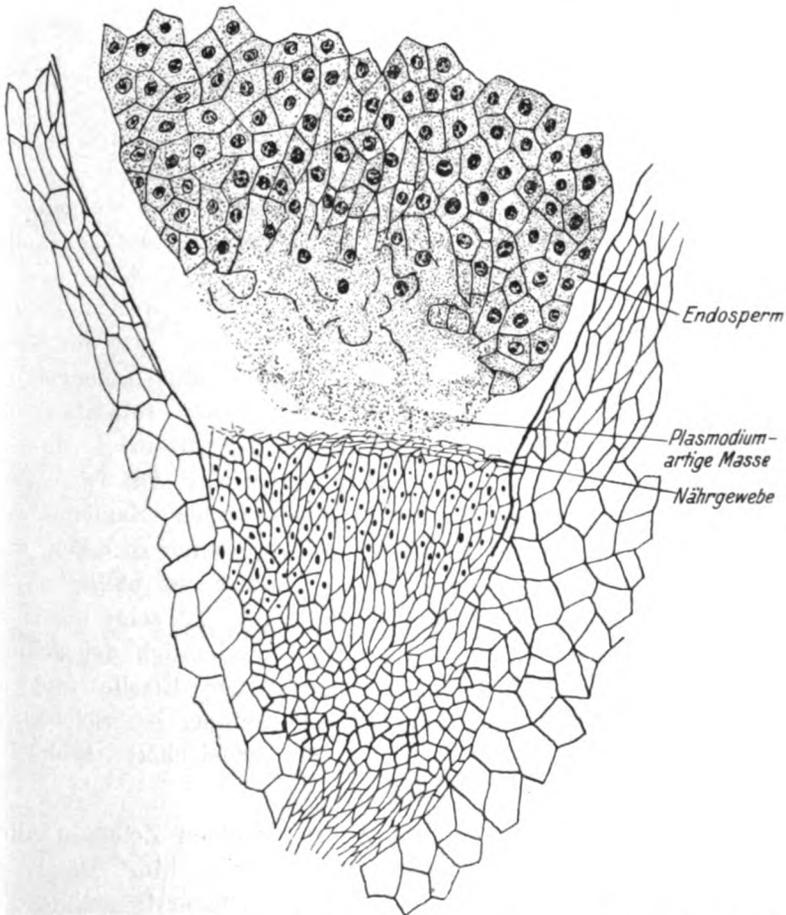


Fig. 17. *A. victoriale*: Schnitt durch den chalazalen Teil eines reifen Samens. Das Nährgewebe ist noch nicht völlig aufgelöst

Abweichungen von dieser Entwicklung konnten bei diesen Arten nicht festgestellt werden. Dadurch, daß bei der Tetraden-Teilung der Embryosackmutterzelle nur zwei Tochterzellen ausgebildet werden, wird die homöotypische Teilung wie bei *Lilium*-Arten in den Embryosack verlegt. Es stimmen also diese Ergebnisse mit denen früherer Untersuchungen über andere Arten überein.

Nach der homöotypischen Kernteilung wandern die Kerne je einem Pole zu. In der Mitte des Embryosackes bildet sich darauf zwischen den beiden Kernen eine Vakuole. Die Lagerung der Kerne nach dem zweiten Teilungsstadium innerhalb des Embryosackes ist verschieden; sie richtet sich nach der äußeren Gestalt. So können bei derselben Art, z. B. *Allium rotundum*, die Kerne paarweise nebeneinander liegen oder in einer Geraden angeordnet sein (Fig. 21 A u. B). Bei der letzten (dritten) Teilung tritt in

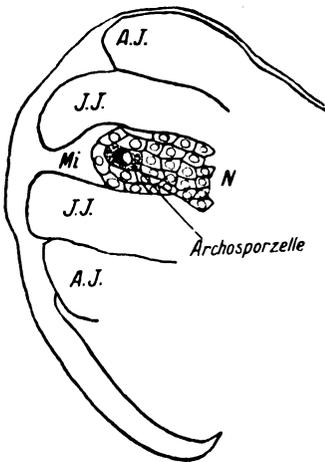


Fig. 18. *A. porrum*: Schnitt durch eine junge Samenanlage.

A.J. äußeres Integument,
J.J. inneres Integument,
Mi spätere Mikropyle,
N Nucellus

chalazalen Teil die Differenzierung in drei Antipoden- und einen Polkern ein und im mikropylaren Teil werden zwei Synergiden, die Eizelle und der andere Polkern gebildet. Der Polkern und die Eizelle gehen aus dem einen Kern hervor und aus dem anderen die beiden Synergiden. Diese Zusammengehörigkeit konnte für *Allium rotundum* festgestellt werden bei Material, das um Mitternacht fixiert war. Am Tage waren in allen untersuchten Samenanlagen Kernteilungen nur selten zu sehen, während sie in der Nacht häufig zu beobachten sind. Fig. 22 zeigt einen Eiapparat, wo noch deutlich der gemeinsame Ursprung der Eizelle und des Polkernes zu erkennen ist. Solche Stadien konnten wiederholt beobachtet werden.

Bald nach der Differenzierung der einzelnen Zellen wandern die Polkerne nach der Mitte des Embryosackes hin. Die beiden Kerne legen sich aneinander und verschmelzen erst, nachdem die Eizelle schon befruchtet ist. Die Lage der Polkerne ist nicht fixiert, sie können sowohl der Wand genähert sein, als auch in der Mitte des Embryosackes liegen. Die Angaben MODIELEWESKYS, der an der Berührungsstelle der beiden Polkerne verschiedentlich eine kleine Vakuole beobachten konnte, trifft für die anderen *Allium*-Arten nicht zu.

Die Antipoden liegen im chalazalen Teil des Embryosackes, wo dieser dann häufig eine Ausbuchtung aufweist. Die Kerne sind normal entwickelt, bleiben aber relativ klein. Sobald reichlich

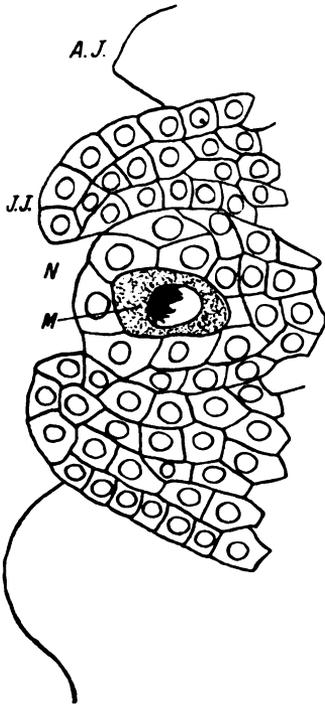


Fig. 19.

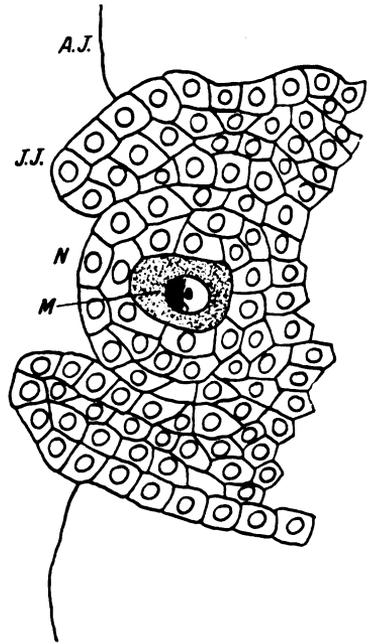


Fig. 20.

Fig. 19 u. 20. *A. unifolium*: Schnitte durch junge Samenanlagen. Fig. 19 mit einschichtiger, Fig. 20 mit zweischichtiger Nucelluskappe (N), M. Makrosporenmutterzelle (Archesporzelle)

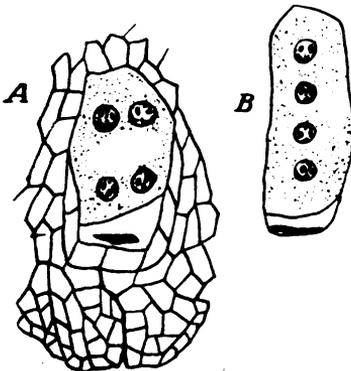


Fig. 21 A u. B. *A. rotundum*: Vierkernstadium d. Embryosackes

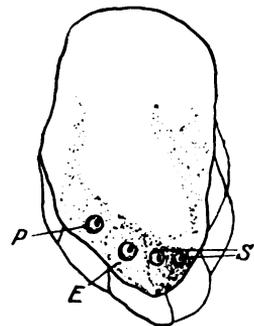


Fig. 22. Bildung des Eiapparates (E u. S) und eines Polkernes

Endosperm ausgebildet ist, gehen sie zugrunde. Daß sie eine besondere Funktion zu erfüllen haben, scheint wegen ihrer Kleinheit sehr unwahrscheinlich. (Fig. 25 A u. B.) Geringe Ab-

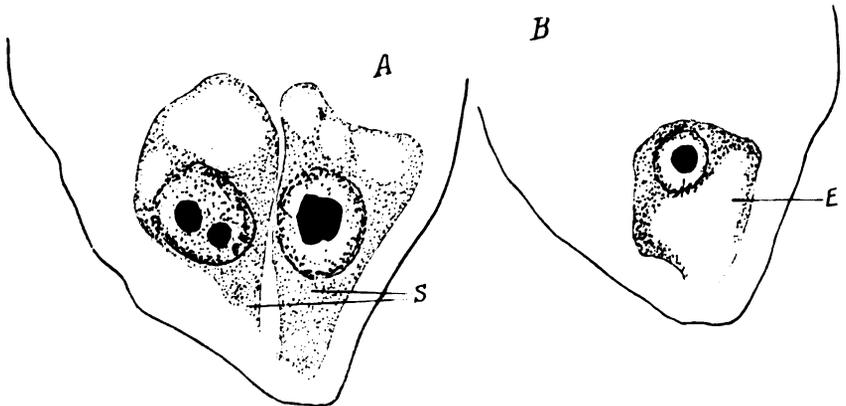


Fig. 23. A. *senescens*: Zwei aufeinanderfolgende Schnitte des Eiapparates.
E Eizelle, S Synergiden

weichungen von dieser Entwicklung treten bei *Allium zebdanense*, *A. ursinum* und *A. rotundum* auf.

Da die Ausbildung des Eiapparates in der Weiterentwicklung bei den einzelnen Arten Differenzen zeigte, soll darauf gesondert

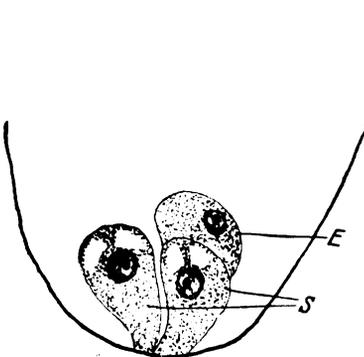


Fig. 24. A. *victoriale*: Eiapparat kurze Zeit nach der Entstehung



Fig. 25 A.
A. *unifolium*:
Antipoden eines
noch nicht be-
fruchteten Em-
bryosackes

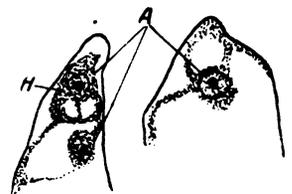


Fig. 25 B. A. *zebdanense*:
Antipoden eines nicht be-
fruchteten Embryosackes.
Bei H ist eine Antipode
herangewachsen und hat
Synergidenaussehen
angenommen

eingegangen werden. Die Hauptverschiedenheiten zeigen sich in der Ausbildung der Synergiden, die sich normal entwickeln können, z. B. bei *A. senescens* und *A. victoriale*, während sie bei anderen Arten, wie am deutlichsten bei *A. unifolium* und *A. rotundum* hervortritt, als Nährzellen ausgebildet sind. Sie sorgen dann für

die Ernährung des Embryos, solange noch keine Endospermkerne vorhanden sind. Eine Mittelstellung zwischen beiden Entwicklungsmöglichkeiten nehmen *A. paniculatum*, *A. flavum*, *A. ursinum* und *A. zebdanense* ein. Dabei kommt jedoch *A. zebdanense* und *A.*

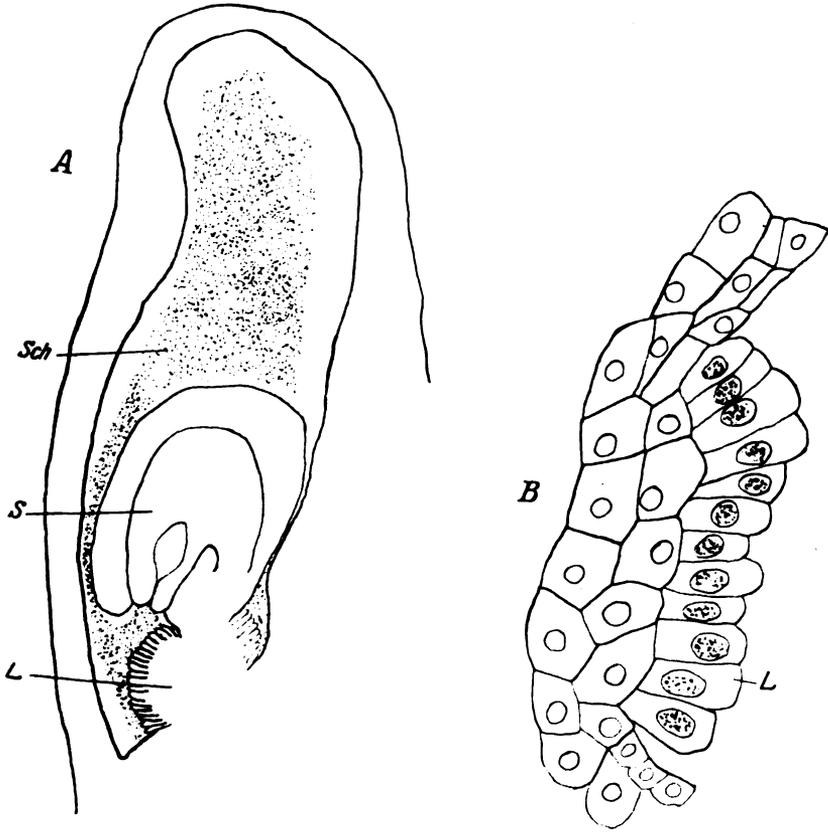


Fig. 26 A.

Fig. 26 B.

Fig. 26 A. *A. victorale*: Schnitt durch einen jungen Fruchtknoten. S Samenanlage, L Leitgewebe, Sch vom Leitgewebe ausgeschiedene Masse.

Fig. 26 B. Zellen des Leitgewebes stark vergrößert

rotundum durch das Ausbilden von Synergidenembryonen eine Sonderstellung zu.

Bei *A. senescens* und *A. victorale* ist die Eizelle mit ihrem der Chalaza zugekehrten scheidelständigen Kern keulenförmig und anfangs tiefer inseriert als die Synergiden. Im basalen Teil der Eizelle ist eine Vakuole deutlich zu erkennen (Fig. 23 u. 24). Die Synergiden ragen auf älteren Stadien tiefer in den Embryosack hinein als die Eizelle. Ihre schon früh degenerierten Kerne

liegen im basalen Teil, wo in einzelnen Zellen ein Fadenapparat sichtbar ist. Das Wachstum der Synergiden hört auf, wenn der Pollenschlauch in den Embryosack eindringt und die Eizelle befruchtet wird. Interessant ist, wie der Pollenschlauch vom Gewebe des Griffels zur Mikropyle gelangt.

In den ersten Entwicklungsstadien füllt die junge Samenanlage das Innere des Fruchtknotens ganz aus. Da aber bald die Fruchtknotenwand schneller wächst und die Samenanlage zurückbleibt, entsteht zwischen beiden Teilen ein Hohlraum, der in den fixierten Präparaten des Vorhandensein einer schaumartigen Masse zeigte (Fig. 26). Diese Substanz, durch die sich der Pollenschlauch nach der Mikropyle hin bewegt, ist so lange nachzuweisen, als die Samenanlage nicht befruchtet ist. Gleich nach der Befruchtung war auf den Schnitten diese Schaummasse nicht mehr aufzufinden. Gleichzeitig mit dieser Beobachtung wurde auch die Degeneration der Zellen des Leitgewebes nachgewiesen, das sind drüsenähnliche Zellen, die als eine Art Drüsenepithel aus der Epidermisschicht des Funiculus hervorgehen. Ähnliche Bildungen sind auch bei anderen Pflanzen (z. B. bei *Iris sibirica* von DODEL, 1891) beschrieben. Dieses Leitgewebe ist bei allen untersuchten *Allium*-Arten mehr oder minder kräftig entwickelt. Die Annahme liegt nahe, daß es Stoffe ausscheidet, die bei der Fixierung erst die Schaumstruktur angenommen haben, denn bei nichtfixierten Samenanlagen zeigte die Masse schleimartige Beschaffenheit. Ihre chemische Zusammensetzung konnte nicht ermittelt werden. In den Präparaten wurde sie durch Säurefuchsin rot gefärbt, die gleiche Färbung zeigte noch intensiver das Leitgewebe. Die vom Leitgewebe ausgeschiedene Substanz übt wahrscheinlich einen richtenden Reiz chemischer Natur auf den wachsenden Pollenschlauch aus. Es wurden häufig Pollenschläuche in der Substanz beobachtet, die immer annähernd die gleiche Orientierung nach der Mikropyle hin zeigten.

Der Pollenschlauch ist sehr plasmaarm und verhältnismäßig klein. Beim Eindringen in den Embryosack schwillt er an seinem vorderen Ende stark an und legt sich der Eizelle dicht an. Darauf platzt er an der Berührungsstelle, so daß die Spermakerne frei werden. Der eine Spermakern dringt in die Eizelle ein, während der andere nach den beiden Polkernen wandert. Diese Stadien konnten mehrfach beobachtet werden. Da jedoch der Pollenschlauch vielfach gewunden ist, war er immer nur stückweise zu sehen. Er dringt niemals in eine Synergide ein. Diese Feststellung trifft auch für alle anderen Arten zu. Nachdem der eine generative

Kern mit der Eizelle verschmolzen ist, vereinigt sich der andere Spermakern mit den beiden Polkernen zum sekundären Embryosackkern. Dieser teilt sich bald darauf und bildet das Endosperm. Die Kerne wandern auseinander und bilden einen die Innenseite des Embryosackes ausfüllenden Wandbelag. In den Endospermkernen treten oft drei bis fünf Nukleolen auf, die verschieden groß sein können. Die Kerne des chalazalen Teiles sind in den meisten Fällen hypertrophiert. Wahrscheinlich scheiden sie Enzyme aus, die das Nährgewebe zerstören und nehmen die gelösten Stoffe auf. Wie sie destruktiv auf das Nährgewebe einwirken, wurde schon früher geschildert (S. 14—16). Im Endosperm sind bei allen *Allium*-Arten reichlich Nährstoffe gespeichert. Wie die chemische Analyse ergab, handelt es sich in erster Linie um Eiweißstoffe.

Gleich nach der Befruchtung des Eikerns bildet sich eine deutlich erkennbare Wand um die Eizelle aus. In diesem Stadium verhartet der Embryo längere Zeit, und erst, wenn zahlreiche Endosperm-

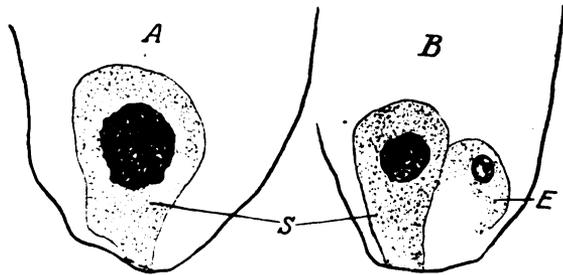


Fig. 27. *A. ursinum*: 2 aufeinanderfolgende Schnitte durch einen Embryosack. E Eizelle. S Synergide

kerne im Embryosack vorhanden sind, teilt er sich. Stadien, wo der Embryo nur zwei- oder dreizellig war, wurden oft auf den Mikrotomschnitten beobachtet. Die Synergiden waren in diesem Stadium immer verschwunden. Sie müssen also schon vor der Teilung des Embryos zugrunde gegangen sein.

A. ursinum, *A. zebdanense*, *A. flavum* und *A. paniculatum* zeigen große Übereinstimmung in der Ausbildung des Eiapparates mit *A. odorum*, dessen Samenanlagen schon häufig beschrieben worden sind. Die Eizelle ist nur zart im Verhältnis zu den herangewachsenen und degenerierten Synergiden, die sich in der Größe deutlich voneinander unterscheiden. Die Synergidenkerne sterben bald ab und zerfallen in Chromatinschollen. Zur Zeit der Befruchtung sind noch beide Synergiden vorhanden. Die kleinere geht aber gleich nach der Befruchtung der Eizelle zugrunde. Die Synergiden, die keulenförmig ausgebildet sind, lassen nur noch kurze Zeit nach ihrem Entstehen im oberen Teil Vakuolen er-

kennen, die bald durch die starke Hypertrophie ganz verdeckt werden. (Fig. 27 A u. B.) Ein Fadenapparat ist nur schwach angedeutet; bei mehreren Synergiden war er überhaupt nicht festzustellen. Die Befruchtung der Eizelle und des sekundären Embryosackkernes erfolgt auch hier durch die beiden Spermkerne eines Pollenschlauches. Die Ausbildung des Endosperms aus dem befruchteten sekundären Embryosackkern beginnt erst, wenn der Embryo schon eine Membran ausgebildet und sich mehrfach geteilt hat. Solange noch kein Endosperm ausgebildet ist, sorgt die hypertrophierte Synergide für die Ernährung des Embryos. Darauf geht die Synergide bald zugrunde. Auf Schnitten, wo die Embryonen

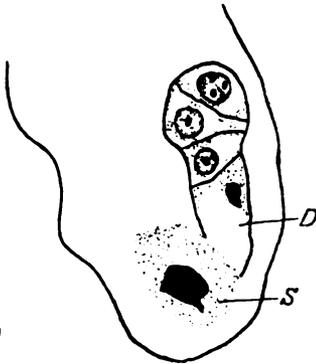


Fig. 28. *A. flavum*: Embryo mit degenerierter Suspensorzelle (D). S Rest der degenerierten Synergide

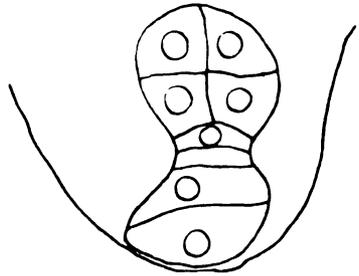


Fig. 29. *A. paniculatum*: Embryo

zwei bis drei Zellen aufwiesen, waren immer noch Reste der Chromatinschollen der Synergidenkerne zu sehen.

Die Embryonen von *A. flavum* sind sehr plasmaarm, und die Suspensorzellen degenerieren sehr früh (Fig. 28). Damit mag in Zusammenhang stehen, daß die Embryonen bei dieser Art oft schon absterben, bevor keimungsfähige Samen ausgebildet sind.

Bei *A. paniculatum* ist der Suspensor schon sehr früh nach dem Embryo hin eingeschnürt und der Embryo selbst kugelförmig ausgebildet (Fig. 29).

A. ursinum und *A. zebdanense* haben einen normal entwickelten Embryo. Da bei *A. zebdanense* der mikropylare Teil des Embryosackes nur eng ist, so wird die degenerierte Synergide von dem heranwachsenden Embryo verdrängt (Fig. 30), wenn sie

nicht schon bald nach der Befruchtung zugrunde gegangen ist, was auch oft eintritt.

A. unifolium und noch mehr *A. rotundum* übertreffen die anderen Arten in der Hypertrophie der einen Synergide. Ihre degenerierten Kerne werden mit Hämatoxylin fast schwarz gefärbt, durch Eisenalaun kann die schwarze Färbung nur wenig geschwächt werden. Das mit Säurefuchsin intensiv rot gefärbte Plasma zeigte eine körnige Beschaffenheit. Wenn die Eizelle nicht befruchtet ist, so entwickelt sich die stark hypertrophierte

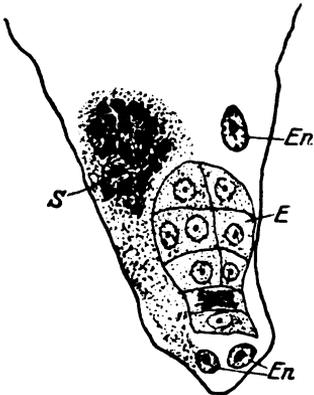


Fig. 30. *A. zebdanense*:
Schnitt durch den mikro-
pylaren Teil eines Embryo-
sackes. En Endospermkerne.
E Embryo, S degenerierte
Synergide

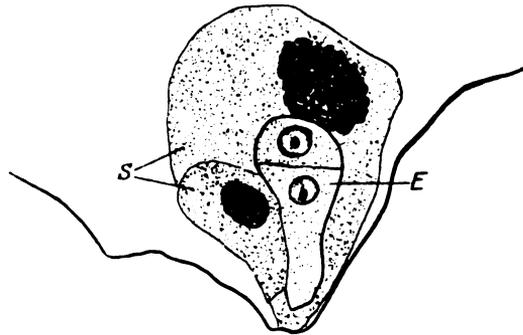


Fig. 31. *A. rotundum*: Schnitt durch eine
befruchtete Samenanlage E Embryo,
S Synergiden

Synergide noch eine Zeitlang weiter, bevor sie zugrunde geht. Bei natürlich geschrumpften Samenanlagen war diese Zelle oft noch deutlich sichtbar. Die kleine Synergide ist auch manchmal stark hypertrophiert. Nach der Befruchtung teilt sich zum Unterschied von den anderen Arten der sekundäre Embryosack noch später, erst dann, wenn der Embryo bereits vielzellig ist. Während der ersten Teilungsstadien des Embryos sorgt auch hier die Synergide für seine Ernährung. Wie die Mikrotomschnitte zeigten, ist der junge Embryo bei beiden Arten fast allseitig von ihr umgeben, so daß es aussehen kann, als ob er durch die Teilung der Synergide entstanden wäre (Fig. 31). Wenn die Teilung des Endosperms auftritt, ist die Synergide im Schwinden begriffen. Die Chromatinschollen zerfallen noch weiter, und im Plasma treten Vakuolen auf, die auf den Mikrotomschnitten von einer homogenen

Masse ausgefüllt waren (Fig. 32). Um welche Stoffe es sich im einzelnen handelt, war nicht festzustellen. Der Inhalt der Nukleolen zeigte mit Hämatoxylin und Säurefuchsin verschiedene Färbungen vom Blau bis zum Violett. Auf Handschnitten war das Vorhandensein dieser Vakuolen wegen der Kleinheit der Objekte nicht festzustellen. Die Tatsache, daß beim Auftreten der starken Hypertrophie der Synergide die Ausbildung des Endosperms erst bedeutend später erfolgt als bei den anderen Arten und mit dem Verschwinden der Synergide zeitlich zusammenfällt, zeigt deutlich,

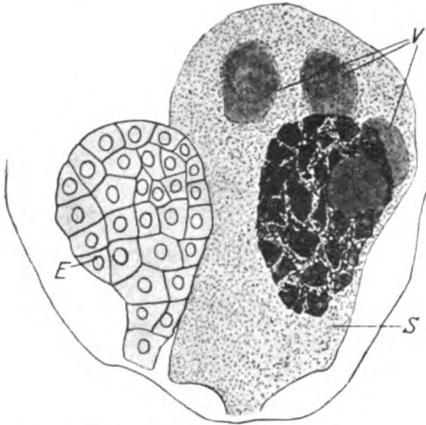


Fig. 32. *A. rotundum*: älteres Stadium.
E Embryo, S Synergide (Nährzelle)
in Auflösung, V Vakuolen

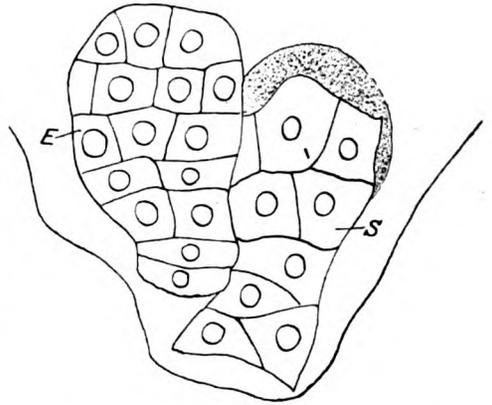


Fig. 33. *A. rotundum*: Mikropylarer Teil
einer Samenanlage mit einem Eiembryo
(E) und einem Synergidenembryo
(S)

daß hier die Synergide eine ganz bestimmte Funktion übernommen hat, nämlich die einer Nährzelle.

Schnitte durch reife Samenanlagen legten die Vermutung nahe, daß hier bei den Embryonen der Sproßvegetationspunkt wie bei *Tradescantia* aus dem apikalen Teil hervorgeht. Die genaue Untersuchung des Embryos zeigte dann jedoch, daß die Entwicklung dem typischen monokotylen Typus folgt. Der Embryo behält verhältnismäßig lange Zeit die Kugelgestalt bei. Der Vegetationspunkt wird seitlich angelegt. Bei einem Keimling von *A. unifolium*, wo die Wurzel schon eine deutliche Differenzierung der Wurzelhaube erkennen ließ, war der Suspensor noch deutlich zu sehen. Am chalazalen Teil des Samens war das Keimblatt oft eingerollt.

Neben der normalen Entwicklung der Samenanlage ist bei *A. zebdanense* und *A. rotundum* die Feststellung von zwei neben-

einanderliegenden Embryonen im mikropylaren Teil des Embryosackes wichtig. Die beiden diploiden Embryonen zeigen oft deutliche Größenunterschiede (Fig. 33 u. 34). Da an der Stelle der Embryobildung außer der Eizelle nur die Synergiden und totes Gewebe vorhanden sind, kann der zweite Embryo nur aus einer Synergide hervorgegangen sein. Eine Entwicklung aus dem inneren Integument ist ausgeschlossen. Wiederholte Untersuchungen zeigten, daß die eine der Synergiden Eizellencharakter annehmen kann (Fig. 35). Der Kern entwickelt sich normal. Er liegt im Scheitelteil, und nach der Basis hin sind Vakuolen ausgebildet. In diesem Falle bleibt die Synergide relativ klein. Sie gleicht in ihrem Aussehen der Eizelle. Da im Laufe der Entwicklung Reduktions-

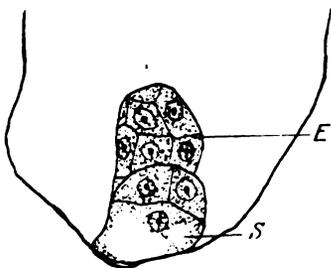


Fig. 34. *A. zebdanense*: Schnitt durch eine befruchtete Samenanlage. E Eiembryo, S Synergidenembryo

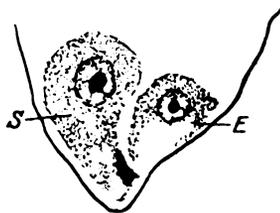


Fig. 35. *A. zebdanense*: Schnitt durch eine noch nicht befruchtete Samenanlage. E Eizelle, S Synergide mit Eizellencharakter

teilung eintritt und auch die aus der befruchteten Eizelle entstandenen Embryonen 16 Chromosomen aufweisen (es konnte nicht in allen Teilungsstadien die Zahl 16 mit Sicherheit bestimmt werden, aber die Zahl schwankt immer um 16 herum), so muß auch der Kern der Synergide haploid sein. Sowohl bei *A. rotundum* als auch bei *A. zebdanense* wurden Schnitte der Synergiden-Embryonen angetroffen, die im Teilungsstadium 16 Chromosomen aufwiesen. Befruchtungsstadien der Synergiden konnten nicht aufgefunden werden. Da die Endospermkerne aller dieser Samenanlagen triploid waren, müssen die beiden Polkerne befruchtet sein.

Für die Entstehung des Synergidenembryos kommen zwei Möglichkeiten in Frage. Als erste wäre anzunehmen, daß eine Entwicklung ähnlich der der Antipodenembryonen bei *A. odorum* vorliegt, nämlich generative Apogamie im Sinne WINKLERS. Somatic Apogamie ist ausgeschlossen. Die zweite Möglichkeit wäre die Befruchtung der haploiden Synergide durch das Ein-

dringen zweier normaler Pollenschläuche oder etwa durch einen anomalen mehrkernigen Pollenschlauch. Diese Anomalie konnte bei beiden Arten festgestellt werden. In keimenden Pollenschläuchen des Narbensekretes konnten nämlich oft vier bis fünf Kerne statt drei beobachtet werden. Das Zustandekommen der vier Kerne konnte nicht mehr bestimmt werden. Es liegt nahe anzunehmen, daß sich einer der beiden generativen Kerne oder beide in dem wachsenden Pollenschlauch nochmals geteilt haben und später die Synergiden befruchten. Jedenfalls ist diese letzte Möglichkeit der Befruchtung die wahrscheinlichste.

Die Synergidenembryonen von *A. rotundum* und *A. zebdanense*, die relativ selten vorkommen, stellen ihr Wachstum schon sehr früh ein. Beim reifen Samen waren nur Eimbryonen entwickelt.

Unter den untersuchten Arten nimmt *A. odorum* eine sehr wichtige Stellung ein wegen der mannigfachen Art der Embryobildung. Da aber schon zahlreiche Arbeiten früherer Autoren über diese Art vorliegen, die auch größtenteils bestätigt werden konnten, soll *A. odorum* von den anderen Arten getrennt behandelt und nur die wichtigsten Feststellungen zusammengefaßt werden.

Schon 1895 konnte TRETJAKOW das Vorhandensein von Antipodenembryonen neben typischen Eimbryonen bei *A. odorum* feststellen. HEGELMAIER beschreibt dann 1897 neben diesen beiden Arten die Integument- und Synergidenembryonen. Daß es sich bei den von SCHÜRHOFF 1922 beschriebenen Nucellarembryonen um wirkliche Antipodenembryonen handelt, ist durch die späteren Arbeiten von HABERLANDT (1923/25) und durch die Arbeiten MODIELEWSKYS geklärt. Auch das im vorigen Jahr gesammelte Material zeigte in keinem Fall Nucellarembryonen, wohl aber konnte ich das Vorhandensein der vier anderen Embryoarten nochmals bestätigen. So ist Polyembryonie bei *A. odorum* einwandfrei festgestellt. Doch konnte selbst durch die eingehenden Untersuchungen von HABERLANDT und MODIELEWSKY das Zustandekommen der Antipoden- und Synergidenembryonen nicht endgültig aufgeklärt werden. Eine Befruchtung der Antipoden kommt nicht in Frage, da in der Chalazaggend des Embryosackes niemals Pollenschläuche gesehen wurden. Bei den früheren Arbeiten wird nur wenig auf die Entstehung der Synergiden-Embryonen eingegangen, da einmal nur sehr selten Synergiden-Embryonen vorkommen und andererseits oft Befruchtung durch einen Spermakern anzunehmen ist; denn in den meisten Fällen ist bei Synergiden-

befruchtung ein Zugrundegehen der Eizelle beobachtet worden. In der Samenanlage, in der HEGELMAIER einen fast bis zur Reife entwickelten Synergiden-Embryo neben einem gleich weit entwickelten Eiembryo beschreibt, ist dagegen die Entwicklung des Synergiden-Embryos nicht so leicht erklärlich. Ob es sich hier auch um generative Apogamie im Sinne WINKLERS mit „regenerativer Verdoppelung der Chromosomen“ handelt, wie HABERLANDT es für die Antipoden-Embryonen annimmt, oder ob somatische Apogamie vorliegt oder gar Befruchtung in Frage kommt, konnte auch in vorliegender Arbeit wegen Mangel an Material nicht geklärt werden. Wahrscheinlich tritt auch hier normale Befruchtung ein wie bei *A. rotundum* und *A. zebdanense* durch mehrere Kerne aus einem einzigen Pollenschlauch. Die Angaben HABERLANDTS und MODIELEWSKYS über das frühe Zugrundegehen der Antipoden zeigten sich als richtig. Bei der Keimung der Samen war entgegen den Angaben SCHÜRHOFFS immer nur eine Keimwurzel am Mikropylarende vorhanden. Es ist also nur der Eiembryo oder der aus der befruchteten Synergide hervorgegangene Embryo keimungsfähig. Bei den untersuchten Samenanlagen und Antheren waren in den diploiden Kernen 16 und in den haploiden 8 Chromosomen vorhanden. Es ließ sich nicht feststellen, ob das vorliegende Material von dem des Alten Botanischen Gartens stammte, was insofern wichtig gewesen wäre, als MODIELEWSKY für sein aus dem hiesigen Alten Botanischen Garten stammende Alkoholmaterial den tetraploiden Chromosomensatz annimmt. Wie aus den früheren Angaben hervorgeht, ist bei der Ausbildung des Embryosackes Reduktionsteilung anzunehmen, was auch durch den aus der befruchteten Eizelle hervorgegangenen diploiden Embryo bestätigt wird.

Was nun *A. sphaerocephalum* anbetrifft, so wurden bei dem ganzen untersuchten Gartenmaterial niemals Samen gefunden. Andere botanische Gärten lieferten keimungsfähige Samen. Ob es sich dabei wirklich um *A. sphaerocephalum* handelt, konnte noch nicht nachgeprüft werden. Es bleibt dahingestellt, worauf die Nichtausbildung der Samen des hiesigen Gartenmaterials beruht. Es können sowohl äußere als auch innere Einflüsse mitwirken. Die Unterdrückung der sexuellen Fortpflanzung soll in der Anmerkung am Schluß zu klären versucht werden.

Die Entwicklung der untersuchten Samenanlagen dieser Art geht nach dem schon beschriebenen Typus vor sich. Die einzelnen Blüten der kugelförmigen Infloreszenz deuten in keiner Weise auf eine Degeneration hin. Jede Blüte ist kräftig entwickelt, und durch

die intensive Rotfärbung der Blumenblätter werden die verschiedensten Insekten angelockt. Aber weder die von Insekten besuchten Blüten noch die künstlich bestäubten setzten Samen an. Die Untersuchung der in den verschiedensten Stadien fixierten Samenanlagen zeigten dann, daß die älteren völlig geschrumpft waren. Die Schrumpfung beginnt bald nach dem Entstehen des Eiapparates. Embryonen wurden nie beobachtet. Die Mikrotomschnitte des im letzten Jahr fixierten Materials bestätigten die Angaben des Vorjahres. Mit dieser frühzeitigen Degeneration der Samenanlage bildet *A. sphaerocephalum* einen Übergang zu den zwiebeltragenden Infloreszenzen.

Zwiebelbildende Infloreszenzen

Von den reinen Blütenständen gibt es alle Übergänge bis zu nur bulbillenträgenden. Diese „Bulbillenstände“ kommen aber nur sehr selten vor. In den meisten Fällen lassen sich noch Blüten nachweisen, die aber oft schon früh zugrunde gehen. Gemischte Blütenstände, wo neben Bulbillen auch Blüten ausgebildet werden, sind die häufigeren. Die Zahl der Blüten und auch der Bulbillen variiert bei den einzelnen Arten sehr stark. So fanden sich z. B. sowohl bei *A. sativum vulgare* und *A. sativum ophioscordon* als auch bei *A. oleraceum* Blütenstände, wo die sonst sehr große Zahl der Blüten bis auf eine reduziert war.

Daß kleine Zwiebeln in reinen Blüteninfloreszenzen spontan auftreten können, zeigte eine Infloreszenz von *A. cepa* L. Am Grunde des Blütenstandes hatten sich fünf Zwiebeln entwickelt. Weitere Beobachtungen dieser Infloreszenz zeigten, daß trotz der Zwiebeln die meisten Blüten normale Samen ausbildeten. Morphologische Untersuchungen ergaben eine normale Entwicklung der ganzen Samenanlagen. Da die Zwiebeln nur bei einer Infloreszenz auftraten, konnte ihr Zustandekommen nicht geklärt werden. Die Zwiebeln sind sehr wahrscheinlich als Achselsprosse entstanden. Es sei darauf hingewiesen, daß es sich nicht um die Form von *A. cepa* handelt, die nur Zwiebeln in den Infloreszenzen ausbildet.

Wenn wir die Blüten der bulbillenträgenden Infloreszenzen näher betrachten, so zeigt sich in den ersten Entwicklungsstadien der Samenanlage kein Unterschied gegenüber denen der reinen Blütenstände. Die Embryosackmutterzelle wird in derselben Art angelegt wie bei allen anderen Arten. Es treten jedoch häufiger von dieser Entwicklung Abweichungen auf. Bei *A. carinatum*

wurde neben der normalen Entwicklung (Fig. 36 A u. B) festgestellt, daß in den Samenanlagen auch die Archesporezelle direkt den Embryosack bilden kann. Die hetero-homöotypische Teilung erfolgt also im Embryosack (Fig. 37). Bei *A. paradoxum* bildeten sich wiederholt drei Tochterzellen aus, wovon die mittlere oder die chalazale zum Embryosack wurde (Fig. 38).

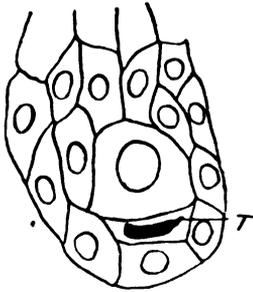


Fig. 36 A.

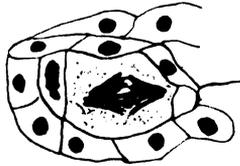


Fig. 36 B.

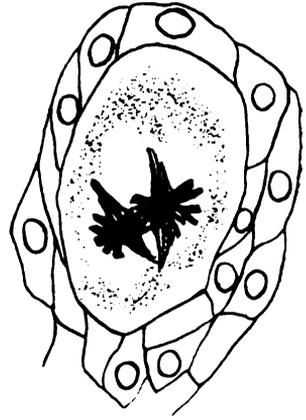


Fig. 37. *A. carinatum*: Die beiden Kernspindeln der Reduktionsteilung im Embryosack, der ohne Teilung aus der Archesporezelle hervorgegangen ist

Fig. 36 A. *A. carinatum*: Schnitt durch eine junge Samenanlage. Die mikropylare Tochterzelle ist zugrunde gegangen (T), die andere bildet den Embryosack. Fig. 36 B. Etwas älteres Stadium. Der primäre Embryosackkern in Teilung

In der weiteren Entwicklung treten Hemmungen auf, so daß niemals Samen ausgebildet werden. Die genaueren Untersuchungen der einzelnen Arten zeigten, daß die Entwicklung nicht bei einem bestimmten Stadium aufhört, sondern daß die Schrumpfung der Blüten-, insbesondere der Samenanlage, bei den einzelnen Arten in ganz verschiedenen Entwicklungsstadien beginnen kann. Unter diesem Gesichtspunkt lassen sich die Arten in drei Gruppen anordnen nach dem Stadium, bei dem die Degeneration der Gewebe einsetzt.

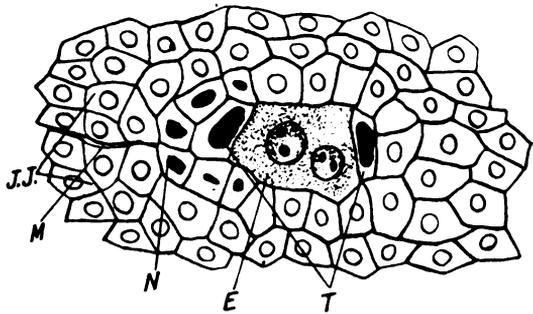


Fig. 38. *A. paradoxum*: Schnitt durch eine junge Samenanlage. T degenerierte Tochterzellen, E der Embryosack mit 2 Kernen. N Nucelluskappe, M Mikropyle, J.J. inneres Integument

1. Bei *A. sativum vulgare*, wo die Blüten überhaupt nur klein bleiben, geht die Entwicklung meist nur bis zur ersten Teilung der Makrosporenmutterzellen. *A. sativum ophioscorodon* geht in der Ausbildung der Samenanlage bis zu den ersten Kernteilungen im Embryosack. Weitere Anomalien bei diesen beiden Arten zeigen sich darin, daß in einigen Infloreszenzen die

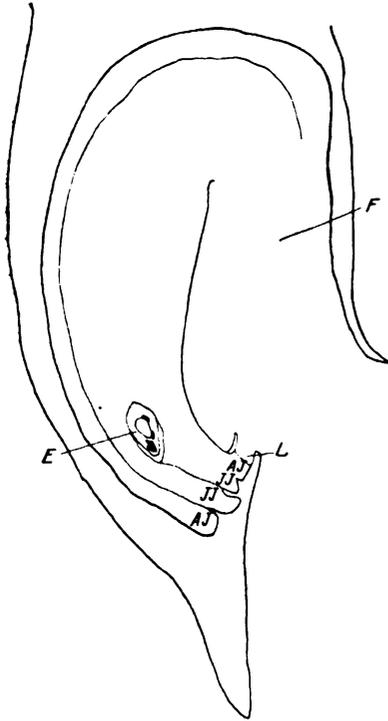


Fig. 39. *A. carinatum*: Schnitt durch eine Samenanlage. F Funiculus, L Leitgewebe, E Embryosack, JJ inneres Integument, AJ äußeres Integument

Hüllblätter geschlossen bleiben können. Blüten hatten sich darunter entwickelt, waren aber chlorophyllos und geschrumpft. Bulbillen waren überhaupt nicht ausgebildet, trotzdem ihre Anlagen nachzuweisen waren.

2. Bei *A. carinatum*, *A. oleraceum* und *A. scorodoprasum* konnte ein normal entwickelter Embryosack mit dem Eiapparat, den Antipoden und den beiden Polkernen in mehreren Fällen beobachtet werden. Der Eiapparat bestand aus relativ kleinen Zellen. Eine Hypertrophie der Synergiden war vereinzelt sichtbar. Die Samenanlagen dieser Arten sind viel schlanker als bei denen der reinen Blütenstände. Da der Funiculus gestreckt ist, so könnte man dieser Samenanlage mehr den Charakter einer anatropen Samenanlage zusprechen (Fig. 39). Der mikropylare Teil der Samenanlage ist mehr nach dem

Innern, nach dem Funiculus eingebogen. Das Leitgewebe ist nur schwach entwickelt. Daß sich innerhalb dieser plasmaarmen Zellen kein keimungsfähiger Embryo entwickeln kann, sondern daß die anfangs oft kräftig entwickelten Blüten früher oder später schrumpfen, kann immer wieder festgestellt werden.

3. Die Entwicklung von *A. moly bulbif.* zeigte große Übereinstimmung mit *A. zebdanense*. In zwei Samenanlagen war ein

junger dreizelliger Embryo zu sehen, dessen Suspensorzellen geschrumpft waren. Der Embryo selbst war also nicht weiter entwicklungsfähig. Vielzellige Embryonen wurden niemals angetroffen.

Bei *A. paradoxum* geht die Ausbildung der Embryonen, die allerdings nur sehr selten auftreten, noch etwas weiter, wie Fig. 40 und 41 zeigt. Da die Samenanlagen Abnormitäten gegenüber den anderen Samenanlagen aufweisen, soll darauf näher eingegangen werden. Der größte Unterschied zeigt sich in der Ausbildung der Antipoden. Die Antipoden der anderen beschriebenen *Allium*-Arten degenerieren meist schon, bevor die Befruchtung eingetreten ist. Bei dieser Art ähneln sie in ihrer Ausbildung dem Eiapparat. Wie Fig. 42 zeigt, ist die mittlere Antipode der Eizelle vergleichbar, die beiden anderen Antipoden können als Synergiden gedeutet werden. Im

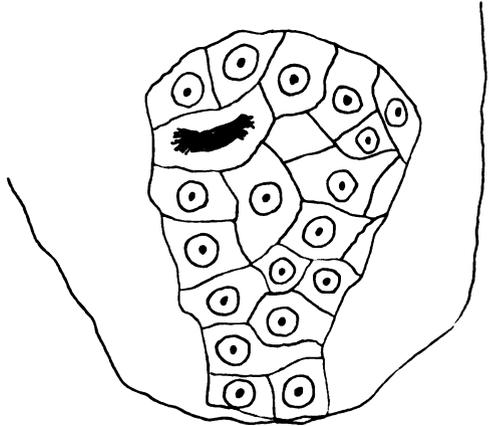


Fig. 40

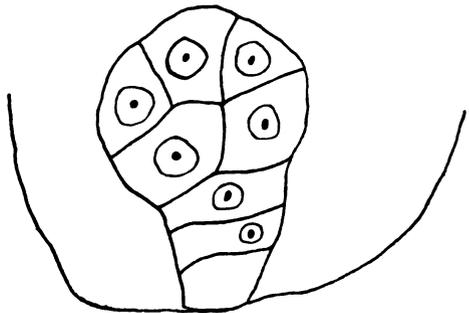


Fig. 41

Scheitel dieses Embryosackes waren drei degenerierte Zellen sichtbar, die wahrscheinlich von dem zugrunde gegangenen Eiapparat stammen. Diese Samenanlage entspricht der von MODIELEWSKY bei *Allium odorum* in seiner Fig. 27 gezeichneten. Daß sich jedoch die Antipode von *Allium paradoxum* bei eingetretener Befruchtung zum Embryo entwickelt hätte, halte ich für ausgeschlossen, da bei *A. paradoxum* nur dann Embryonen auf-

Fig. 40 u. 41. *A. paradoxum*: Embryonen in verschiedener Suspensor-Ausbildung

treten, wenn der Eiapparat im mikropylaren Teil normal entwickelt ist. Auch in geschrumpften Samenanlagen zeigte die Antipode ein besonderes Verhalten. Während die umliegenden Gewebe fast keine Struktur mehr erkennen ließen, war die Antipode noch lange sichtbar. Sie kann sich sogar noch eine Zeitlang weiter entwickeln, wenn die anderen Gewebepartien schon deutlich eine Schrumpfung zeigen. Mit dieser Fähigkeit gleicht sie auch wieder der Eizelle, die auch in geschrumpften Samenanlagen immer am längsten sichtbar ist. Der Hauptunterschied gegenüber der Eizelle tritt in der Größe und Ausbildung der Vakuolen hervor.

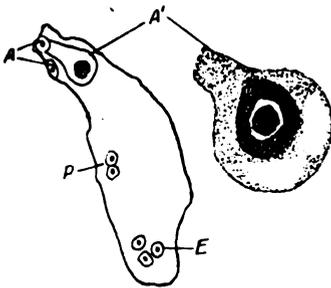


Fig. 42. *A. paradoxum*: Schnitt durch einen Embryosack. E degenerierte Kerne des Eiapparates, P Polkerne, A Antipoden, A' eine Antipode, die das Aussehen einer Synergide angenommen hat (rechts stärker vergrößert)

Im Gegensatz zur Eizelle liegen diese bei der Antipode mehr im Scheitelteil etwas seitlich, während die Basis vom Plasma erfüllt ist. In einzelnen Fällen hatte die Antipode etwa das dreifache Volumen der Eizelle. Wie schon angedeutet, bleiben die Antipoden immer steril.

Eine andere Abweichung zeigt *A. paradoxum* noch darin, daß, wie z. B. bei *Iris sibirica*, gleichzeitig mehrere Pollenschläuche nebeneinander in der Mikropyle angetroffen werden können. Der Zweck des Eindringens eines zweiten Pollenschlauches blieb unklar, da nur Eiembryonen ausgebildet

werden, die immer den diploiden Chromosomensatz aufweisen.

Die abnorme Ausbildung der Samenanlagen bei *A. paradoxum*, d. h. die frühzeitige Schrumpfung wurde schon von GOEBEL festgestellt. Die eingehenden Untersuchungen eines reichlichen Materials zeigten dann aber, daß auch normale Entwicklung bei der Befruchtung der Eizelle auftreten kann. In einzelnen Samenanlagen wurden, wie schon oben erwähnt, vielzellige Embryonen angetroffen. Die Entwicklung der Embryonen ist verschieden. Während nach Fig. 41 der eine Embryo einen schlanken Suspensor besitzt, wo drei Zellen übereinanderliegen, ist die Basis des anderen breiter (Fig. 40). Es liegen hier zwei Zellreihen nebeneinander.

Die Frage, weshalb alle diese Samenanlagen, selbst bei Ausbildung von Embryonen, keine reifen Samen entwickeln, führte zu

der Vermutung, daß die Zwiebeln die Blüten aushungern. Durch folgende Experimente wurde diese Annahme sehr gestützt: Bei *Allium sativum vulgare*, *A. sativum ophioscorodon*, *A. moly bulbiferum*, *A. carinatum*, *A. scorodoprasum*, *A. oleraceum* wurden in verschieden weit entwickelten Infloreszenzen die Bulbillen entfernt. Die jungen Blütenstände, wo die Hüllblätter noch die Infloreszenz fest umgaben, ertrugen diesen Eingriff selten, ohne dabei zugrunde zu gehen. Deshalb konnten fast nur etwas vorgeschrittenere Stadien benutzt werden. Die beiden Hüllblätter wurden immer an den Verwachsungsstellen, die bei diesen Arten leicht festgestellt werden können, voneinander gelöst und herabgebogen. Darauf wurden mit einer Nadel oder einem Spatel die noch sehr kleinen Bulbillen aus der Infloreszenz entfernt. Infolge der geringen Größe war ein Verletzen des Infloreszenzbodens nur sehr schwer zu vermeiden. Auch wurden hin und wieder Blüten verletzt, die dann aber gleich aus der Infloreszenz entfernt wurden. Die meisten dieser Exemplare gingen ein oder entwickelten nur verkümmerte Blüten. Der Grund des Absterbens ist wohl dem Entfernen der Hüllblätter zuzuschreiben, denn dadurch war der jungen Infloreszenz der Schutz gegen die Außenwelt genommen. Die ersten Versuche wurden Ende April bis Anfang Mai angestellt, wo die Nächte oft sehr kalt waren, so daß die ungeschützten Blütenstände wahrscheinlich durch die niedere Temperatur stark geschädigt wurden. Den verletzten Infloreszenzblüten dürfte keine weitere Bedeutung zukommen, denn zwei Blütenstände, die sehr stark verletzt waren, entwickelten sich kräftig und bildeten Samen aus. Eine zweite Versuchsreihe umfaßte ältere Blütenstände, wo die Bulbillen schon weiter entwickelt waren. Die Hüllblätter waren zum Teil noch geschlossen, während sie bei anderen Exemplaren schon geplatzt waren. Durch ein vorsichtiges Abwärtsbiegen lassen sich die Bulbillen aus diesen Infloreszenzen leicht entfernen. Ein Verletzen des Blütenbodens konnte in den meisten Fällen vermieden werden. Dagegen waren die Blüten oft so innig mit den Bulbillen vereinigt, daß sie auch hier in einigen Fällen aus der Infloreszenz beseitigt werden mußten. Diese Blütenstände zeigten keine Hemmung in der weiteren Entwicklung. Nach etwa 14 Tagen traten an der Basis der Blütenstiele meist Gewebehöcker auf, die halbkugelig ausgebildet waren und den Blütenstiel in ihrem Zentrum einschlossen. In diesen Gewebehöckern sind Eiweißverbindungen gespeichert. Bei der normalen Entwicklung treten die Gewebehöcker niemals auf. Sie sind demnach eine Folgeerscheinung des Entferns der Bulbillen.

Leider wurden mir die Versuchspflanzen von *A. oleraceum* entfernt, und so konnten die Beobachtungen bei dieser Art nicht zu Ende geführt werden. Die Erfolge bei den Infloreszenzen der anderen Arten waren verschieden. Bei *A. sativum vulgare*, *A. sativum*

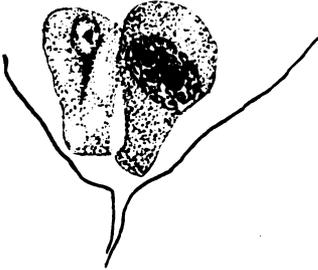


Fig. 43.

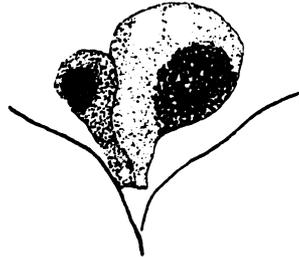


Fig. 44.

Fig. 43 u. 44. *A. moly bulbiferum*: 2 Sameuanlagen mit verschieden stark hypertrophierten Synergiden. (Die Eizelle ist nicht getroffen)

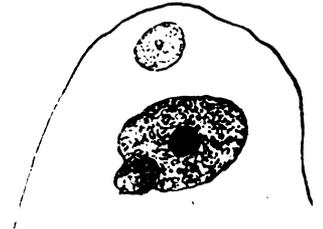


Fig. 45.

A. moly bulbiferum: Degenerierte Antipoden

ophioscorodon und bei *A. carinatum* brachten die Blüten nach dem Entfernen der Bulbillen keine Samen zur Reife; dagegen waren bei *A. scorodoprasum* und *A. moly bulbiferum* kräftige Samen entwickelt; auf diese soll zuerst eingegangen werden.

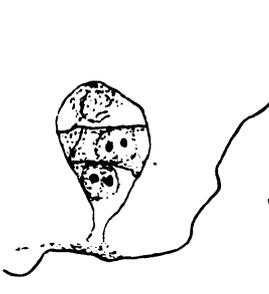


Fig. 46.

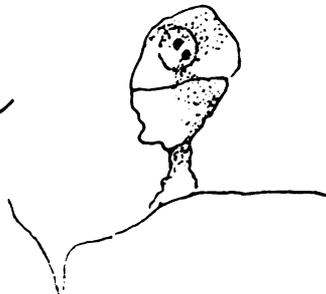


Fig. 47.

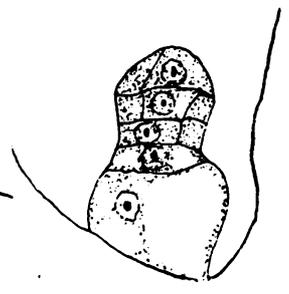


Fig. 48.

Fig. 46—48. *A. moly bulbiferum*: Embryonen (Erklärung siehe Text)

In den ersten Entwicklungsstadien war bei *A. moly bulbiferum* kein Unterschied gegenüber den Samenanlagen der gemischten Infloreszenzen zu bemerken. Es bildete sich ein Eiapparat, die beiden Polkerne und die Antipoden normal aus. Hypertrophierte Synergiden (Fig. 43 u. 44) und Antipoden (Fig. 45) wurden vereinzelt angetroffen. Mangels an Material konnte der Befruchtungsvorgang nicht beobachtet werden. Vielzellige Embryonen wurden mehrmals angetroffen (Fig. 46—48). Der eine Embryo (Fig. 46) steht etwas

seitlich; er gleicht in seinem Bau dem in Fig. 47 gezeichneten Embryo, der aus einer Samenanlage einer gemischten Infloreszenz stammt und dessen untere Zellen schon geschrumpft sind. Im reifen Samen ist der Embryo entsprechend der campylotropen Samenanlage gekrümmt. Die Ausbildung des Endosperms entspricht der der anderen Arten, ebenso das Verhalten des Nährgewebes. Es sei deshalb nochmals auf eine eingehende Beschreibung verzichtet.

Daß die Samen keimungsfähig sind, ist wegen ihrer normalen Ausbildung sehr wahrscheinlich. Es konnte allerdings noch nicht nachgeprüft werden, da das vorhandene Material bei der morphologischen Untersuchung ganz aufgebraucht wurde.

A. scorodoprasum: Von den 10 Infloreszenzen waren drei Exemplare etwa vier Wochen nach dem Entfernen der Bulbillen geschrumpft. Ein Teil der Blüten wurde in verschiedenen Stadien fixiert, die übrigen blieben in der Infloreszenz. Nur zwei Blüten bildeten reife Samen aus, die ebenfalls völlig normal entwickelt waren. Alle anderen Blüten vertrockneten später. In diesen Samenanlagen konnten nur vereinzelt Embryonen gefunden werden. Bei mehreren geschrumpften Samenanlagen war nicht mehr festzustellen, wie weit sie beim Beginn der Schrumpfung schon entwickelt gewesen waren.

Pollenschläuche waren in der Gegend der Mikropyle nur einmal zu sehen. Da die Embryonen auf Teilungsstadien annähernd 16 Chromosomen erkennen ließen und da Reduktionsteilung auch bei *A. scorodoprasum* festgestellt wurde, so muß Befruchtung des Eikerns eingetreten sein.

Auffallend bei *A. scorodoprasum* ist die Ausbildung des äußeren Integuments nach dem Nährgewebe hin, wo auf älteren Stadien große Vakuolen aufgetreten sind.

Obleich die Samenanlagen der operierten Infloreszenzen bei *A. carinatum*, *A. sativum vulgare* und *A. sativum ophioscorodon* keine Samen ausgebildet hatten, wurden die Blüten doch fixiert und genau studiert. Äußerlich zeigte sich bei den Blüten von *A. carinatum* kein Unterschied von den nichtbehandelten, während die Blüten von *A. sativum* aus den bulbillenfreien Infloreszenzen kräftiger waren als die aus den gemischten.

In den Blüten von *A. carinatum* wurden nie Embryonen aufgefunden, obgleich in einzelnen Samenanlagen der Eiapparat gut entwickelt war. Eine Samenanlage mit sehr kräftig entwickelter Eizelle zeigte zwei Synergiden mit degenerierten Kernen. Die normal ausgebildeten Polkerne lagen dicht nebeneinander in dem

Embryosack. Von den Antipoden war ein Kern schon degeneriert, während sich die andern noch weiter entwickelt hatten. Das umliegende Gewebe war in Auflösung begriffen.

Gegenüber dieser normalen Entwicklung zeigten andere Samenanlagen große Unterschiede. Neben den beiden Polkernen und dem

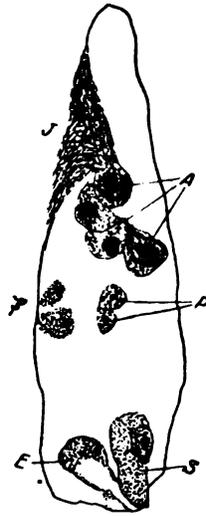


Fig. 49. *A. carinatum*: Schnitt durch eine Samenanlage eines Blütenstandes, aus dem die Bulbillen entfernt wurden. E Eizelle, S Synergiden, P Polkerne, A Antipoden, J aufgelöstes Gewebe, das wahrscheinlich dem J Integument angehört, P Plasmaansammlung innerhalb des Embryosackes

Eiapparat, die immer normal entwickelt waren, waren im chala- zalen Teil 4—5 zum Teil stark hypertro- phierte Antipoden zu sehen. In der Nähe der Antipoden war oft degeneriertes Ge- webe zu finden, des- sen Entstehung zwei- felhaft war. Wahr- scheinlich geht es aus dem Integument her- vor. Es war meist wie ein Keil in den Em- bryosack eingelagert (Fig. 49).

Da die Antheren befruchtungsfähige Pollen entwickeln und auch die Samenan-

lagen, wenigstens zum Teil, normal entwickelt waren, müßte eine Befruchtung möglich sein. Eine befruchtete Eizelle war aber nie anzutreffen. Auch Pollenschläuche waren in der Gegend der Mikro- pyle nie sichtbar, wohl aber im Gewebe des Griffels. In seinem oberen Teil waren sie normal entwickelt, dagegen schienen sie im unteren mehr oder weniger geschrumpft. Das Gewebe des Griffels war aufgelöst und von einer homogenen Masse erfüllt, die sich mit Säurefuchsin rot färbte.

A. sativum vulgare und *A. sativum ophioscorodon* waren auch nach dem Entfernen der Bulbillen nicht imstande, befruchtungsfähige Samenanlagen zu liefern. Bei *A. sativum ophioscorodon* war in einem Falle ein mehrkerniger Embryosack zu sehen; doch konnte die Zahl der vorhandenen Kerne nicht mit Sicherheit festgestellt

werden. da die Schrumpfung sehr weit vorgeschritten war. Bei *A. sativum vulgare* hörte die Entwicklung meist mit der Ausbildung der Makrosporen-mutterzelle auf. Trotz der geschrumpften Samenanlagen war die Fruchtknotenwand oft kräftig entwickelt. Auch die Pollen waren normal, wenn die Blütenanlagen noch nicht geschrumpft waren.

Anmerkung

Aus diesen Experimenten ergibt sich, daß wirklich die Bulbillen für das Zugrundegehen der Blüten verantwortlich zu machen sind. Daß die Brutzwiebeln den Blüten die Nahrungsstoffe wegnehmen, geht auch aus einigen anderen Ergebnissen hervor. Wenn nämlich einige Brutzwiebeln in einer Infloreszenz stehen bleiben, so wurden diese wenigen ungleich größer, als wenn mehrere Zwiebeln ausgebildet wurden. Noch deutlicher trat dieser Größenunterschied hervor, wenn überhaupt nur eine Bulbille in der Infloreszenz vorhanden war, wo aber auch immer die Blüten degenerierten.

Höchst auffällig ist, daß gerade bei den Arten, die reiche Nebenzwiebeln haben (*A. carinatum*, *A. sativum vulgare* und *A. sativum ophioscorodon*), trotz der Entfernung der Bulbillen keine Samen ausgebildet werden, während bei den übrigen Arten durch Entfernung der Bulbillen ihre Ausbildung veranlaßt werden kann. Wenn man die Wirkung der Nebenzwiebeln in einer Verminderung der Nahrungszufuhr erblickt, so erklärt sich das Nichtausbilden der Samen bei *A. carinatum*, *A. sativum vulgare* und *A. sativum ophioscorodon* ganz ungezwungen. Daß bei diesen Arten die Brutzwiebeln nicht wie die Blüten absterben, ist wohl auf ihr rasches Wachstum zurückzuführen. Auch das frühe Schrumpfen der Samenanlagen bei *A. sphaerocephalum* läßt sich auf diese Weise leicht deuten.

Daß die zahlreichen Blüten in einer Infloreszenz sich gegenseitig im Wachstum nicht beeinflussen, geht daraus hervor, daß auch in Blütenständen, aus denen ein großer Teil der Blüten frühzeitig entfernt wurde, doch niemals Samen zur Entwicklung kamen. Vielleicht wäre es möglich, durch Entfernen der Nebenzwiebeln Samenentwicklung zu veranlassen, da wahrscheinlich durch das Vorhandensein der Nebenzwiebeln die Blüten schon in ihrer ersten Anlage degenerieren. Doch wäre wegen dieses starken Eingriffes eine Schädigung der ganzen Infloreszenz zu befürchten.

Zusammenfassung

Die *Allium*-Arten lassen sich nach der Ausbildung der Blütenstände in zwei große Gruppen einteilen:

1. in Arten mit reinen Blütenständen und
2. in solche mit brutzwiebelbildenden Infloreszenzen.

Bei der letzten Gruppe kann in extremen Fällen die Blütenausbildung so weit reduziert sein, daß nur die Bulbillen in der Infloreszenz ausgebildet werden, während die Blüten verkümmern. So kann die geschlechtliche Fortpflanzung auf Kosten der vegetativen ganz ausgeschaltet werden.

Die Entwicklungsgeschichte der Infloreszenzen der einzelnen Arten ist zwar etwas verschieden, es läßt sich aber wohl immer die zymöse Verzweigung beim Beginn auf ein Dichasium zurückführen, das früher oder später in eine Wickel- oder Schraubelanordnung übergeht. Die Blüten werden immer zuerst angelegt, während die Zwiebeln erst sekundär in den Achseln der Deckblätter entstehen. Die Zwiebeln entwickeln sich jedoch schneller als die Blüten und hungern diese aus. Doch ist die Fähigkeit zur sexuellen Vermehrung noch vorhanden, was sich aus den Experimenten bei *A. moly bulbiferum* und *A. scorodoprasum* ergibt. Übergänge von Blüten zu Zwiebeln waren nie festzustellen.

Bei reinen Blütenständen wird die Archespozelle hypodermal ausgebildet. Es treten nur zwei Tochterzellen auf, von denen die der Chalaza zugekehrte den Embryosack bildet.

Im chalazalen Teil tritt auf älteren Stadien das dem Nucellus angehörende Nährgewebe deutlich hervor. Es wird von dem heranwachsenden Endosperm und Embryo verdrängt. Innerhalb der Schale des reifen Samens ist nur noch ein Rest davon vorhanden, sein Zellinhalt ist abgestorben.

Die Antipoden haben bis auf die bei *Allium odorum* keine Bedeutung für die Entwicklung der Samenanlagen.

Nach der Ausbildung des Eiapparates ergeben sich drei Gruppen:

1. *Allium senescens* und *A. victoriale* mit normaler Ausbildung des Eiapparates. Die Synergiden verschwinden gleich nach der Befruchtung der Eizelle, die sich erst teilt, nachdem das Endosperm gebildet ist.
2. *Allium flavum*, *A. paniculatum*, *A. ursinum* und *A. zebdanense* mit schwacher Hypertrophie der Synergiden, die während der ersten Teilung des Embryos für seine Ernährung

sorgen. Der befruchtete sekundäre Embryosackkern teilt sich erst, wenn der Embryo zwei- bis dreizellig ist.

3. *Allium unifolium* und *A. rotundum* mit deutlicher Ausbildung einer Synergide als Nährzelle. Die Synergide verliert ihre Lebensfähigkeit erst, wenn der Embryo bereits vielzellig ist. Darauf setzt dann erst die Teilung des Endosperms ein.

Für *A. rotundum* und *A. zebdanense* wurden neben Eiembryonen auch Synergidenembryonen festgestellt. In den Pollenschläuchen dieser Arten waren auch 4—5 Kerne sichtbar. Da es sich wahrscheinlich um mehrere generative Kerne handelt, so ist Befruchtung des sekundären Embryosackkernes, der Eizelle und der Synergide durch Kerne aus einem Pollenschlauch anzunehmen. Integument- und Antipodenembryonen wurden nur bei *A. odorum* neben Ei- und Synergidenembryonen nochmals festgestellt.

Bei gemischten Infloreszenzen werden keine Samen ausgebildet. Bei *A. sativum vulgare* und *A. sativum ophioscorodon* hört die Entwicklung schon vor der Anlage des Eiapparates auf, während er bei *A. carinatum*, *A. oleraceum* und *A. scorodoprasum* noch ausgebildet, aber nicht befruchtet wird. Eine Befruchtung des Eiapparates kann bei *A. Moly bulbiferum* und *A. paradoxum* erfolgen, wo aber die Embryonen doch bald zugrunde gehen. Die Vermehrung dieser Arten erfolgt nur durch Bulbillen oder Nebenzwiebeln.

Durch Entfernung der Bulbillen aus der Infloreszenz konnten bei *A. scorodoprasum* und *A. moly bulbiferum* reife Samen zur Ausbildung gebracht werden. Die Samenanlagen der anderen Arten schrumpften vor der Samenausbildung, doch waren sie weiter ausgebildet als bei den Pflanzen, wo die Bulbillen in der Infloreszenz liegen.

Die normale Samenausbildung kann offenbar nicht nur durch Bulbillen, sondern auch durch Nebenzwiebeln beeinträchtigt werden, was am stärksten bei *A. sphaerocephalum* hervortritt. Die Blüten sind wahrscheinlich schon von Anfang an degeneriert.

Abstract

The *Allium* species, according to the development of the inflorescences, can be divided into two large groups:

1. into species with pure inflorescences, and
2. into those with inflorescences which are forming brood-bulbs.

In the latter group the development of blossoms may be as far reduced, in extreme cases, that bulbills only are developed in the inflorescence, while the blossoms dwarf. In this manner the sexual

reproduction may be suppressed at the cost of vegetative reproduction.

The developmental history of inflorescences of the single species is somewhat different indeed, but it is mostly possible to trace back the zymose ramification in the beginning to diachasium, which sooner or later changes into a cincinnus or bostrix arrangement. The blossoms are always formed in the first instance, while the bulbs secondarily arise from the axis of the bracts. The bulbs, however, are growing quicker than the blossoms and starve them. But as the experiments on *Allium Moly bulbiferum* and *Allium scorodoprasum* proved, the capacity to sexual reproduction is still present. It has not been possible to find transitions between blossoms and bulbs.

In pure inflorescences the archespore-cell is formed hypodermally. There appear two daughter-cells only, that one, turned to the chalaza, develops the embryo-sack.

The nutrient tissue, belonging to the nucellus, appears in later stages distinctly in the chalazale part. It is being supplanted by the growing endosperm and embryo. Inside the testa of ripe seeds only a small rest of it is left, its cell-substance is decayed.

The antipodes, except those on *Allium odorum*, are of no importance to the development of the ovule.

After the formation of the egg-apparatus there result three groups:

1. *Allium senescens* and *A. victorale* with normal development of the egg-apparatus. The synergides disappear directly after fertilization of the egg-cell which does not divide before the endosperm has been formed.

2. *Allium flavum*, *A. paniculatum*, *A. ursinum*, and *A. zebdanense* with weak hypertrophy of the synergides, which during the first division of the embryo provide its nutrition. The fertilized secondary embryo-sack-nucleus divides, after the embryo is two-to three-celled.

3. *Allium unifolium* and *A. rotundum* with a distinct formation of a synergide as a nutrient cell. The synergide but loses its vitality, when the embryo has already a large number of cells. After this only begins the division of the endosperm.

In *Allium rotundum* and *A. zebdanense* synergide-embryos have been ascertained besides the egg-embryos. In the pollen tubes of these species 4 to 5 nuclei were also perceptible. As it is a question probably of several generative nuclei, a fertilization of the

secondary embryo-sack nucleus, the egg cell and the synergides by nuclei of a pollen tube must be supposed. Integument-and antipodes-embryos, beside egg-and synergides-embryos, have been determined again only on *Allium odorum*.

In mixed inflorescences no seeds are developed. In *Allium sativum vulgare* and *A. sativum ophioscorodon* the development ceases already before the forming of the egg-apparatus, while on *A. carinatum* and on *A. oleraceum* and *A. scorodoprasum*, the latter is still being developed but not fertilized. A fertilization of the egg-apparatus may occur on *A. moly bulbiferum* and *A. paradoxum*. here the embryos, however, perish very soon. The reproduction of these species is effected by bulbills or lateral bulbs.

After the removal of the bulbills from the inflorescence it has been possible, to attain the development of ripe seeds on *Allium scorodoprasum* and *A. moly bulbiferum*. The ovules of other species shrunk before the development of seeds, but these were more advanced here than on plants, where the bulbills had been left in the inflorescence.

The normal development of seeds may be injured evidently not only by bulbills but also by lateral bulbs, this appears most distinctly on *A. sphaerocephalum*. The blossoms of this species are probably already degenerated from the first.

Literaturangabe

DAHLGREEN, K. V. OSSIAN: Die Befruchtungerscheinungen der Angiospermen. Separat aus *Hereditas* x (1927). Upsala. — DODEL, A.: Beiträge zur Kenntnis der Befruchtungerscheinungen bei *Iris sibirica*. Festschrift zur Feier des 50jährigen Doktor-Jubiläums Herrn Prof. Dr. Karl Wilhelm von Naegeli in München und Herrn Geheimrat Prof. Dr. Albert von Kölliker in Würzburg. Zürich 1891. — EICHLER: Blütendiagramme. Leipzig 1875. — ERNST, A.: Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1918. — HABERLANDT: Die Vorstufen und Ursachen der Adventivembryogenie. Sitzungsberichte d. preuß. Akademie d. Wissenschaften 1922. — Zur Embryologie von *Allium odorum*. Berichte d. Deutsch. Bot. Ges. 1923. — Zur Embryologie und Zytologie von *Allium odorum*. Berichte der Deutsch. Bot. Ges. 1925. — HEGELMAIER: Zur Kenntnis der Polyembryologie von *Allium odorum*. Bot. Zeitung 1897. — GUIGNARD, L.: Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les végétaux. Ann. sc. nat. Sér. VI. Bot. 1884. — Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de la division commune aux végétaux et aux animaux. Ann. sc. nat. Sér. VI. Bot. 1885. — MIYAKE, K.: Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Pringsh. Jahrb. 1905. — MODIELEWSKY, J.: Zur Kenntnis der Polyembryologie von *Allium odorum*. Bulletin du jardin botanique de Kieff. Livraison II. — OVERTON, E.: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei *Lilium*

Martagon. Festschrift zur Feier des 50jährigen Doktor-Jubiläums Herrn Prof. Dr. Karl Wilhelm von Naegeli in München und Herrn Geheimrat Prof. Dr. Albert von Kölliker in Würzburg. Zürich 1891. — SCHNARF: Embryologie der Angiospermen (aus Handbuch der Pflanzenanatomie von K. Linsbauer. II. Abteilg. II. Teil, Archegoniatenbd. x/2). — SCHÜRHOFF, P.: Zur Polyembryologie von *Allium odorum*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1922. — Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart 1926. — SCHUMANN: Neue Untersuchungen über Blütenanschluß. Leipzig 1890. — TISCHLER: Handbuch der Pflanzenanatomie I/1. Allgemeine Pflanzenkaryologie. 1921—1922. — TRETJAKOW: Die Beteiligung der Antipoden im Falle der Polyembryologie bei *Allium odorum*. Bot. Zeitg. 1897. — WINKLER, H.: Partenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1918. — WYDLER: Über die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Infloreszenzen. Flora 1851.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: [25](#)

Autor(en)/Author(s): Weber Erna

Artikel/Article: [Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Gattung Allium 1-44](#)