

# Zur Ökologie atypischer Samenanlagen.

Von

Elisabeth Werner.

Mit 19 ·Abbildungen im Text.

Von zahlreichen Forschern ist aus der Morphologie der Embryosäcke der Phanerogamen gefolgert worden, daß die Antipoden eine ernährungsphysiologische Bedeutung hätten. „Es mag dahingestellt bleiben, ob es sich dabei im Einzelnen um die Verarbeitung und Umwandlung der den Embryosack ernährenden Stoffe oder unter Umständen um die Auflösung und Resorption des Nuzellus oder um eine spezielle Ausbildung und Wirkung als Haustorienzellen handelt. Auch ändert es an der ernährungsphysiologischen Bedeutung nichts, wenn, worauf Huß Wert legt, die oft enorme Größenentwicklung der Antipoden entwickelungsmechanisch durch ihre Lage oberhalb der Zuleitungsbahn des Embryosacks zu erklären ist, denn schon in den ersten Stadien der Embryoentwicklung werden auch sie aufgelöst, und ihr reicher protoplasmatischer Inhalt dient dem Embryosack als Nahrung.“ (W. Magnus.)

Es haben sich in den Veröffentlichungen der letzten Jahre die Fälle gehäuft, in denen Embryosäcke aufgefunden wurden, bei denen der Antipodenapparat entweder sehr bald nach seinem Entstehen verschwindet oder nur noch sehr reduziert gebildet wird, oder überhaupt nicht mehr entsteht. Daraus läßt sich folgern, daß die ernährungsphysiologische Bedeutung der Antipoden in diesem Falle nicht vorhanden oder doch von keiner großen Tragweite ist. Dann ist aber anzunehmen, daß auch die Ökologie dieser Samenanlagen sich mehr oder weniger von der gewohnten unterscheiden muß. Es erschien daher wünschenswert, an geeigneten Beispielen die Ökologie solcher atypischer Samenanlagen näher zu untersuchen. Ich wählte hierzu Vertreter der Onagraceen, bei denen nach Untersuchungen von Geerts und Modilewski anscheinend regelmäßig der Antipodenapparat überhaupt nicht mehr ausgebildet wird. Vorerst mußte natürlich nachgeprüft werden,

ob wirklich in der ganzen Familie solche atypische Samenanlagen gebildet werden, oder ob sich auch hier, wie etwa bei den Podostemaceen, Übergänge zur gewohnten Embryosackbildung nachweisen ließen. Eingehender verfolgt wurde die Entwicklungsgeschichte von *Epilobium angustifolium*, während *Circaea Lutetiana*, *Fuchsia*, *Clarkia* und Oenotheraarten vergleichsweise herangezogen wurden.

### **Epilobium angustifolium.**

In den jungen Samenanlagen von *Epilobium*, bei denen die Integumente eben angelegt sind, ist die Embryosackmutterzelle in der obersten Zelle der Zentralreihe direkt unter der Epidermisschicht durch ihren Plasmareichtum zu erkennen (Fig. 1). Die für sie charakteristischen Veränderungen an ihrem Kern werden aber erst deutlich, wenn sie schon zufolge einer tangentialen

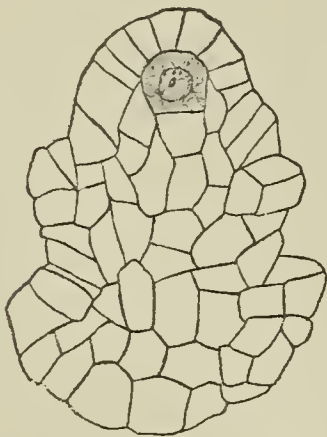


Fig. 1. *Epilobium*.  
Embryosackmutterzelle.

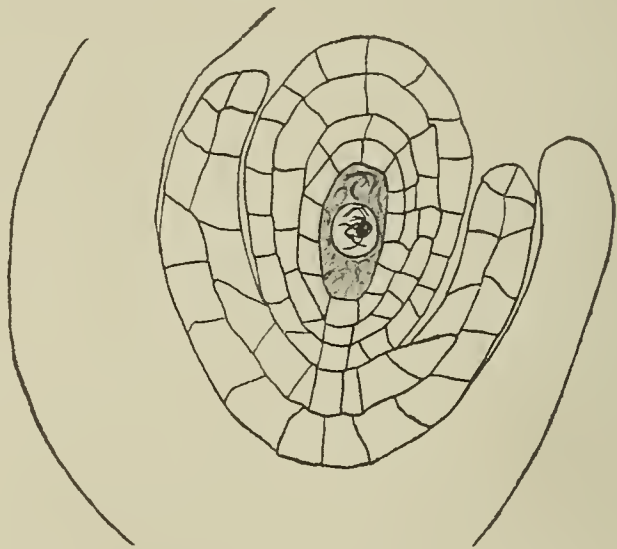


Fig. 2. *Epilobium*.  
Embryosackmutterzelle.

Teilung der Epidermisschicht tiefer in den Nuzellus hereingerückt ist (Fig. 2). Das Chromatin zieht sich in gewohnter Weise auf der einen Seite des Kernes zusammen; ein feiner Kernfaden, der vielfach in zwei Windungen nebeneinanderliegt, wird ausgebildet, und schließlich wird ein einheitlicher Kernfaden durch den ganzen Kern ausgebreitet. Auch im Plasma treten nach der Mikropyle zu die gewohnten Veränderungen auf. Wenn die Embryosackmutterzelle anfängt sich zu teilen, liegen 5—6 Zellschichten des Nuzellus über ihr, die sich später noch auf 12—14 vermehren, während unterhalb der Embryosackmutterzelle keine Teilungen mehr stattfinden, so daß nach erfolgter Teilung die unterste der Tetradenzellen direkt an die Zellen der Hypostase anstößt. -- Beim ersten Teilungsschritt liegt die schlanke Kernspindel in der Längsrichtung der Embryosackmutterzelle, beim zweiten liegt die obere längs, die untere quer dazu, wie bei dem für *Fuchsia* gegebenen Bilde (Fig. 10). Nach vollendeter Teilung liegen die vier Zellen der Tetrade gleichgroß untereinander (Fig. 3). Zu dieser Zeit fängt die an der Chalaza gelegene äußerste Zellschicht der Samen-



anlage an, die Samenhaare hervorstülpen, die späterhin die Fruchtknotenöhlung in einem wirren Geflecht erfüllen und dadurch die Mikrotompräparation sehr erschweren.

Bald nachdem die Tetrade gebildet ist, fängt die oberste Zelle, die der Mikropyle am nächsten liegt, an, sich zu strecken und zu vergrößern, während die drei unteren ungefähr ihre Größe beibehalten (Fig. 4). Sie bekommen einen fast homogenen Inhalt, der die Farbe stark speichert. Die zwischen ihnen liegenden Zellwände werden von unten anfangend allmählich aufgelöst und der Raum zwischen den Protoplasten wird mit einem sich in Mikrotomschnitten blau färbenden Schleim ausgefüllt. In den sich stark färbenden Protoplasten werden die Kerne allmählich immer undeutlicher und sind zuletzt gar nicht mehr zu unterscheiden;

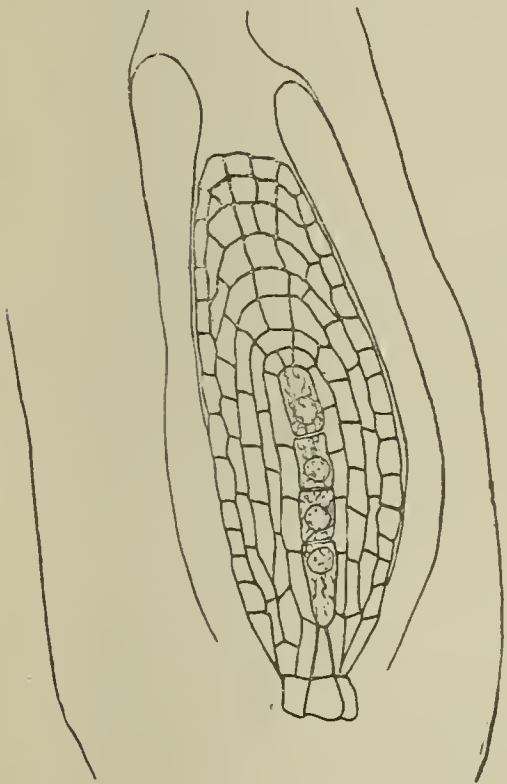


Fig. 3. *Epilobium*.  
Tetradenzellen.

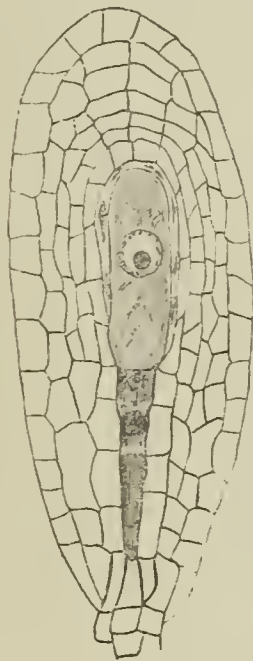


Fig. 4. *Epilobium*.  
Embryosackmutterzelle.

auch hierbei fängt die Veränderung von unten her an. Diese Zellen bleiben bis nach der Bildung der Embryonalkugel unverändert in diesem Zustand. Wenn der Embryo schon eine ziemliche Größe erreicht hat, sind sie noch als drei stark tingierte schmale Gebilde am Chalazaende zu unterscheiden. Schon bei Beginn der Embryosackentwicklung haben die Zellen der Hypostase verdickte Wände. Die innere Haut des inneren Integuments wird früh kutinisiert. Durch das Wachstum des Embryosacks werden die ihm oben und an den Seiten zunächst liegenden Zellen des Nuzellus plattgedrückt, so daß nur noch geringe Kernreste von ihnen vorhanden sind. Vor den Teilungen im Embryosack wird eine Zellreihe, während der Teilung noch eine zweite plattgedrückt. — Nach der ersten Teilung im Embryosack liegen die beiden Kerne untereinander und bei der zweiten liegt die obere Kernspindel quer, die untere längs zum Embryosack. Da der Embryosack sich während seiner Teilung bedeutend nach oben verlängert,

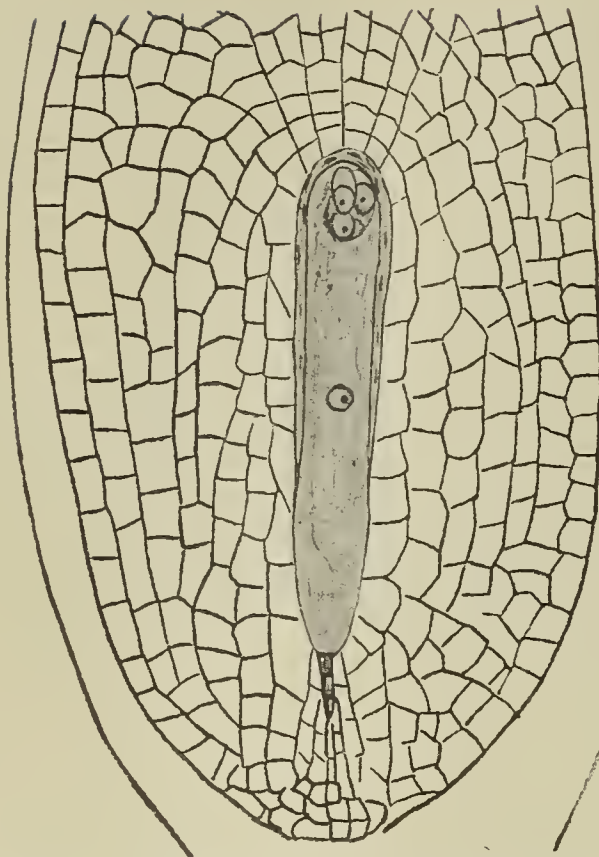


Fig. 5. *Epilobium*. Embryosack.

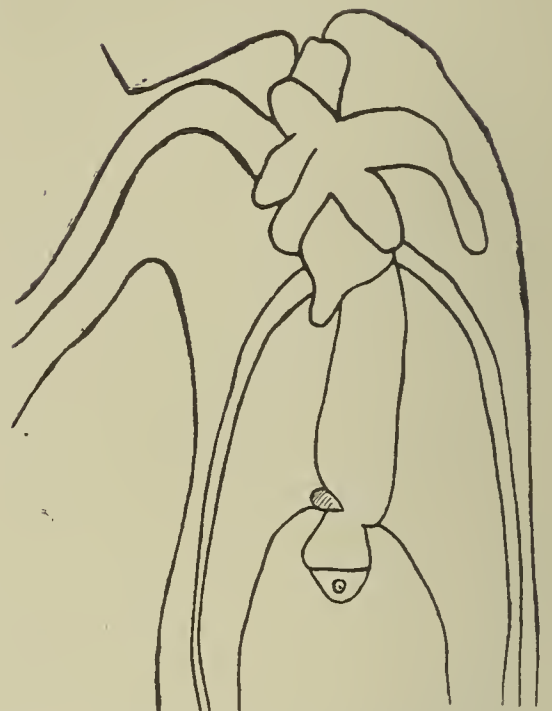


Fig. 6. *Epilobium*. Pollenschlauch.

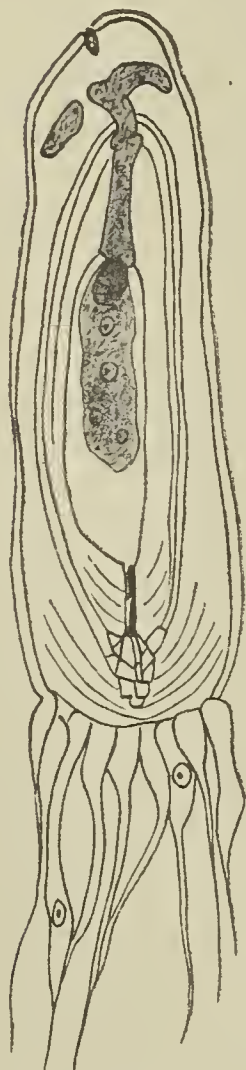


Fig. 7. *Epilobium*.  
Samenanlage mit Pollenschlauch u. Embryo.

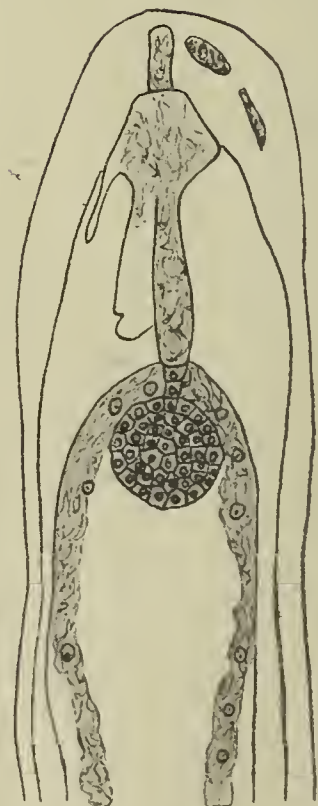


Fig. 8. *Epilobium*.

Pollenschlauch u. Embryo.



liegen alle vier Zellen in seiner oberen Hälfte, die beiden Synergiden und die Eizelle ganz oben, während der einzige Polkern etwas nach der Mitte rückt. Im unteren Teil des Embryosacks liegen gar keine Kerne (Fig. 5).

Bei der Befruchtung wächst der Pollenschlauch nicht, wie dies gewöhnlich der Fall ist, direkt zur Mikropyle, sondern er wächst von der Plazenta aus quer durch den Funiculus und die Integumente zum Nuzellusscheitel und von da in die Mikropyle. Daher sieht es oft so aus, als ob der Pollenschlauch von dorthin in die Samenanlage eindringe. Er verbreitert sich in der Mikropyle und entsendet Fortsätze in das äußere Integument und in den Nuzellus, während die Spitze zum Embryosack wächst (Fig. 6). Sie drängt sich zwischen die auf ihrem Wege liegenden Zellen und zerstört eine Synergide. Nach der Befruchtung entsteht der Embryo aus der befruchteten Eizelle und aus dem befruchteten Polkern geht ein spärliches Endosperm hervor. Die obere Zelle des jungen Embryo vergrößert sich, nimmt eine faßartige Gestalt an und bleibt mit dem Pollenschlauch fest in Verbindung. An beiden Seiten der obersten Embryozelle liegen die Reste der zerstörten Synergide (Fig. 7). Der Pollenschlauch mit seinen Fortsätzen ist sehr reich an Inhalt und umgibt sich in der Samenanlage mit einer derben Membran, wodurch er leicht zu sehen ist, während er sich im Leitgewebe der Narbe nicht gut verfolgen läßt. Er bleibt sehr lange mit dem Embryo in Verbindung und behält seinen reichen Inhalt, der erst abzunehmen anfängt, wenn der Embryo ziemlich groß ist (Fig. 8). An reifen Samen, die mit Chloralhydrat aufgehellt und mit etwas Hämatoxylin gefärbt waren, konnte man noch die verschiedenen Arme des Pollenschlauchs sehr gut sehen. Zwar scheint er dann nicht mehr mit dem Embryo in Verbindung zu stehen, da er sich leicht herauslöst, aber meist bleiben die ihm benachbarten bräunlich gefärbten Zellen des Nuzellus an ihm hängen.

### **Circaea Lutetiana.**

*Circaea* zeichnet sich durch nur zwei Samenanlagen aus gegenüber von *Epilobium*, *Clarkia* und *Fuchsia*, die sehr viele in vier Fächern untereinanderliegende haben. Die zwei Samenanlagen von *Circaea* liegen nebeneinander im Fruchtknoten und ihre Integumente, und besonders der Nuzellus, sind sehr groß im Verhältnis zum Embryosack. Die Entwicklung des Embryosacks verläuft im Ganzen genau wie die des Embryosacks von *Epilobium*. Die Embryosackmutterzelle wird vor ihrer Teilung durch sekundäre Teilungen der obersten Nuzellusschicht tief in den Nuzellus verlegt. Die oberste Zelle der Tetrade wird zum Embryosack, die drei unteren verändern sich, bekommen einen dicken Inhalt, lösen ihre Zwischenwände auf und bleiben sehr deutlich in gleicher Größe erhalten, auch noch lange nach der Entwicklung des Embryo. Der Embryosack enthält vor der Befruchtung vier Zellen in gleicher Anordnung wie die von *Epilobium*, die Eizelle und zwei Synergiden

ganz am oberen Ende und einen Polkern in der Mitte. Der Pollenschlauch dringt bei *Circaea* in normaler Weise durch die Mikropyle und nicht wie bei *Epilobium* durch den Funikulus und die Integumente in den Nuzellus und den Embryosack ein und zerstört bei der Befruchtung eine Synergide, deren Reste neben dem dreizelligen Embryo noch sehr deutlich zu sehen sind. Der Pollenschlauch bleibt auch hier mit dem Embryo in Verbindung, ist aber bei weitem nicht so dick und inhaltsreich wie der von *Epilobium*. Ich konnte auch keine Fortsätze an ihm erkennen, aber an ziemlich reifen Samen war er immer noch mit dem Embryo verbunden, wenn auch ziemlich inhaltsarm (Fig. 9).

### Fuchsia.

Auch die Entwicklung des Embryosacks von *Fuchsia* verläuft ziemlich genau wie die des Embryosacks von *Epilobium*. Die

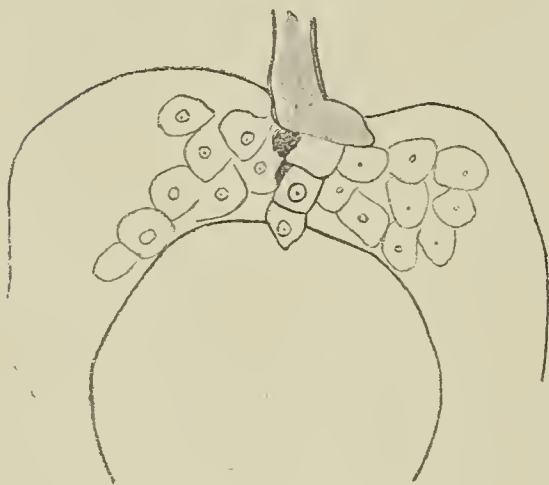


Fig. 9. *Circaea*.  
Embryo u. Pollenschlauchspitze.

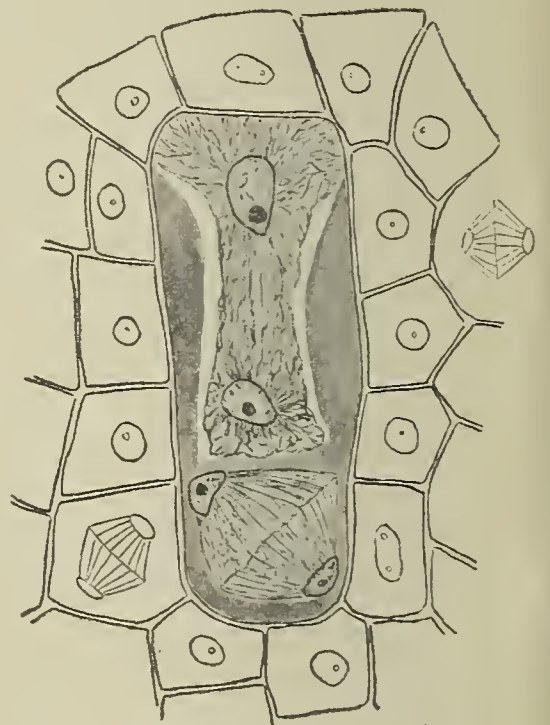
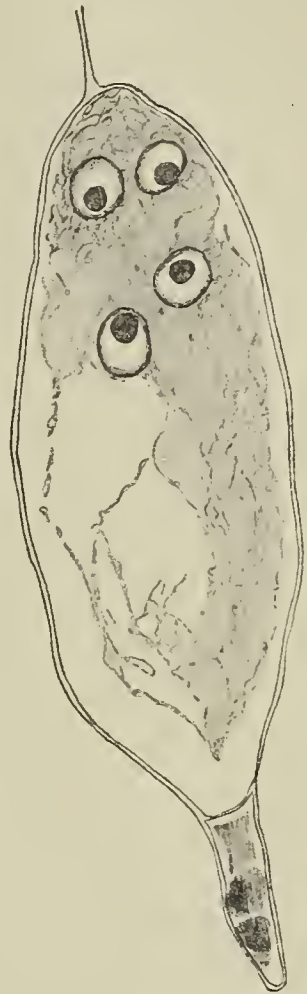
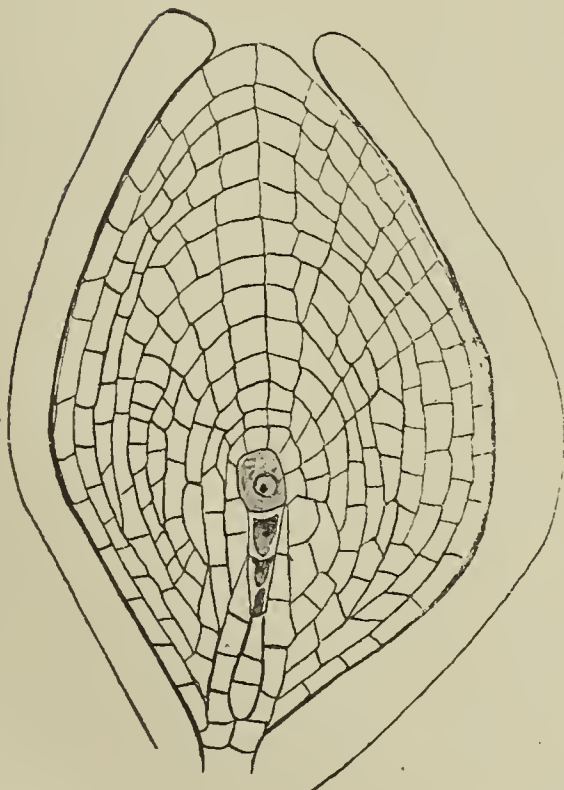
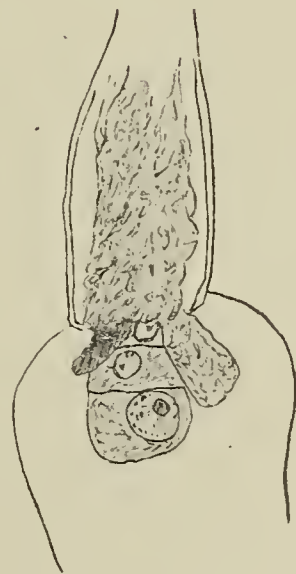


Fig. 10. *Fuchsia*.  
Teilungen der Embryosackmutterzelle.

Embryosackmutterzelle wird durch sekundäre Teilungen ziemlich tief in den Nuzellus verlegt. Auffallend ist, daß noch, ehe die Tetrade fertig gebildet ist, die Kernspindeln von Schleim umgeben sind (Fig. 10), der sich nach der Ausbildung des Embryosacks nur bei den drei unteren Tetradenzellen, dort aber viel reichlicher wie bei *Epilobium* vorfindet. Die unter diesen Zellen liegenden langen Zellen haben besonders stark verdickte Wände, und die ganze innere Zellreihe des inneren Integuments ist verquollen und mit einer kutinisierten Haut umgeben. Die oberste Tetradenzelle entwickelt sich zum Embryosack (Fig. 11), indem sich wie bei *Epilobium* vier Kerne zur Eizelle, zwei Synergiden und einem Polkern differenzieren (Fig. 12). Dann aber noch vor der Befruchtung degeneriert der Embryosack, die ganze Samenanlage schrumpft und der Fruchtknoten schwillt an und füllt sich mit einer schlei-



migen Masse. Es ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, daß es sich dabei um die bekannte Degeneration bei der Bildung der Geschlechtszellen von Bastarden handelt (vgl. Tischler).

Fig. 11. *Fuchsia*. Tetradenzellen.Fig. 12. *Fuchsia*. Embryosack.Fig. 13. *Clarkia*. Nuzellus.Fig. 14. *Clarkia*. Pollenschlauch u. Embryo.

### Clarkia.

Die Entwicklung des Embryosacks von *Clarkia* entspricht der von *Epilobium*. Auch hier liegt der Embryosack tief an der Basis des großen Nuzellus, der von schmalen Integumenten umgeben

ist. Die oberste Zelle der Tetrade wird zum Embryosack und die drei unteren Zellen werden mehr oder weniger verändert, sie lösen ihre Zwischenwände auf, die zum Teil durch Schleim ersetzt werden. Der Zellinhalt speichert stark die Farbe, während die Kerne allmählich verschwinden. Die drei veränderten Tetradenzellen stoßen direkt an die Zellen der Hypostase, die nicht nur verdickte Wände erhalten, sondern auch einen dicken, die Farben stark speichernden Inhalt bekommen. Ihr Aussehen ist dem der Tetradenzellen völlig gleich und sie sind oft schwer auseinander zu halten. Bei *Clarkia* scheinen aber die Tetradenzellen nicht so lange wie bei *Epilobium* erhalten zu bleiben, sondern der Embryosack stößt schon früher an die obersten Zellen der Hypostase. Der Pollenschlauch verhält sich ungefähr wie der von *Circaea*, er dringt durch die Mikropyle ein und schwillt ohne richtige Fortsätze zu bilden auf dem Nuzellus an. Er bleibt ziemlich lang mit dem Embryo in Verbindung (Fig. 14).

### Oenothera.

Es wurden untersucht *Oenothera biennis*, *Oenothera Lamarkiana*, *Oenothera rhizocarpa*, *Oenothera tetraptera* und *Oenothera coccinea*. Bei allen diesen Arten wird wie bei den anderen untersuchten Onagraceen der Embryosack durch sekundäre Teilungen der obersten Nuzellusschicht tief in den Nuzellus verlegt. Diese Teilungen fangen schon an, wenn die Embryosackmutterzelle eben erst zu unterscheiden ist und die Integumente nur kleine Höcker darstellen. Besonders stark sind diese Teilungen bei *Oen. biennis* und *Lamarckiana*, die einen sehr großen Nuzellus haben, in dem der Embryosack ganz tief an der Basis liegt. Die Embryosackmutterzelle teilt sich zweimal und aus der obersten der so entstandenen Tetradenzellen entwickelt sich der Embryosack, die drei unteren bleiben, wie dies auch bei den anderen Onagraceen der Fall ist, erhalten und bekommen einen dicken Inhalt, sie stoßen direkt an die Hypostase an. Die Zellen der Hypostase werden bei *Oen. biennis* und *Lamarckiana* stark verändert, sie bekommen nicht nur dicke Wände, sondern auch dicken Inhalt und haben das gleiche Aussehen wie die drei unteren Tetradenzellen. So gleichen sie den Hypostasezellen von *Clarkia*. Bei den anderen Oenotheraarten sind diese Zellen nicht so stark differenziert, am wenigsten bei *Oen. coccinea*. Der Embryosack der untersuchten Oenotheraarten wird genau so gebildet wie der von *Epilobium*, er verlängert sich nach unten und in seiner oberen Hälfte differenzieren sich vier Kerne, drei, die Synergiden und der Eikern, ganz oben, der Polkern etwas mehr nach der Mitte oder ganz am Eikern (Fig. 15). Die Synergiden sind meist sehr groß. Bei *Oen. coccinea* scheinen, wie bei *Epilobium*, einige Zellreihen des Nuzellus vom wachsenden Embryosack zerdrückt und resorbiert zu werden, bei den anderen Oenotheraarten lösen sich die inneren Zellreihen des Nuzellus unregelmäßig auf, so daß der Embryosack in eine schleimige Masse eingebettet ist, nur ganz außen haften die Zellen noch fest an-



einander. Der Pollenschlauch ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden dick. Am dicksten ist er bei *Oen. rhizocarpa*, er hat dabei einen außergewöhnlich langen Weg von der Narbe bis zu dem ganz am Boden zwischen den Blattstielen sitzenden Fruchtknoten zurückzulegen. Der Griffel mißt 12—18 cm. Der Pollenschlauch wächst in die ziemlich weite Mikropyle hinein und füllt alle Zwischenräume aus, besonders auch die, die zwischen dem inneren und äußeren Integument entstehen, er drängt sich auch noch ein Stück weit zwischen beide Integumente hinein. Oberhalb des Nuzellus schwillt er kugelförmig an und tritt dann in den Nuzellus ein, in dem er eine große Anzahl von Zellen vernichtet

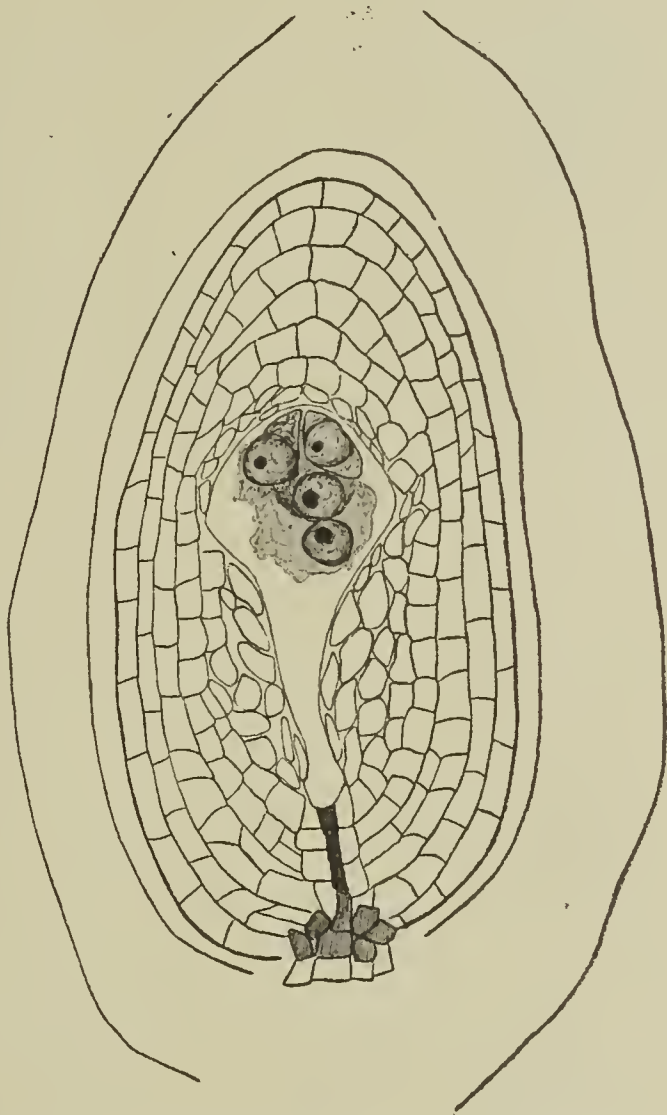


Fig. 15. *Oenothera tetraptera*. Embryosack.

(Fig. 16). Bei der Befruchtung zerstört er eine Synergide; aus dem befruchteten Polkern entsteht ein spärliches Endosperm. Der Embryo bleibt noch eine Zeitlang mit dem Pollenschlauch in Verbindung. — Der Pollenschlauch von *Oen. tetraptera* verhält sich sehr ähnlich. Er ist nicht ganz so dick, aber er verbreitert sich auch in allen Zwischenräumen, ohne jedoch richtige Fortsätze zu bilden (Fig. 17). Er bleibt etwas länger mit dem Embryo in Verbindung, verliert aber bald seinen reichen Inhalt (Fig. 18). Ebenso ist es bei *Oen. Lamarckiana* (Fig. 19). *Oen. biennis* hat einen viel dünneren Pollenschlauch, der sich auch nicht in die Lücken zwischen den Integumenten schiebt. — Von *Oen. coccinea* hatte ich leider nur Material vor der Befruchtung. Die drei unteren Tetradenzellen

bleiben noch lange nach der Embryobildung erhalten, besonders bei *Oen. tetraptera* und *rhizocarpa*. Bei *Oen. biennis* und *Lamarckiana*, bei denen die Hypostasezellen solch starke Veränderungen erfahren haben, verschwinden sie früher, und die Hypostase stößt dann direkt an den Embryosack. In allen Fällen wird die Hypostase sehr lange erhalten.

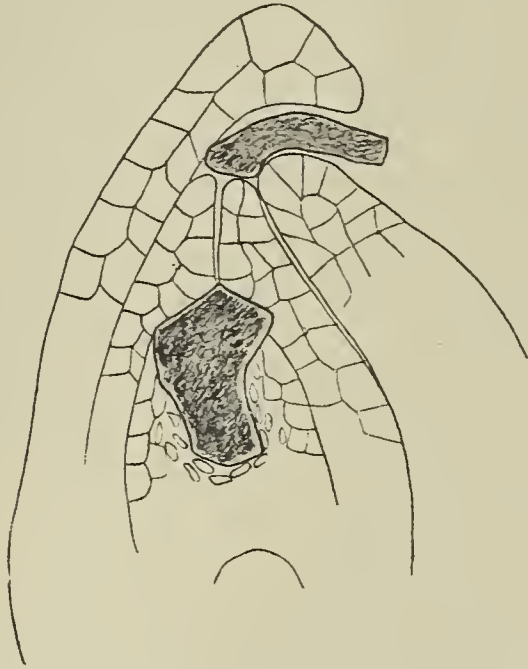


Fig. 16. *Oenothera rhizocarpa*.  
Pollenschlauch im Nuzellus.

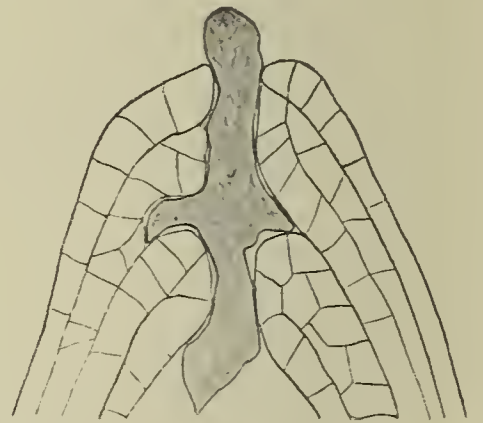


Fig. 17. *Oenothera tetraptera*.  
Pollenschlauch.

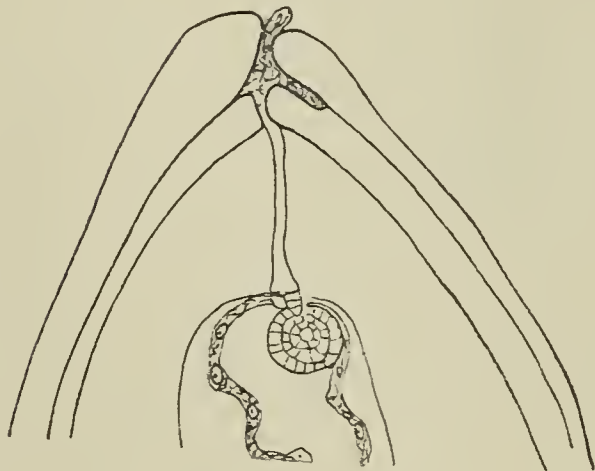


Fig. 18. *Oenothera tetraptera*.  
Embryo und Pollenschlauch.

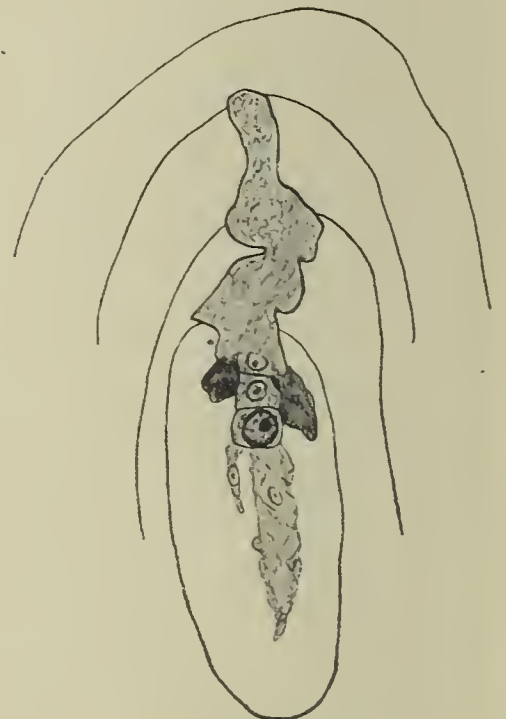


Fig. 19. *Oenothera Lamarekiana*.  
Pollenschlauch und Embryo.

### Zusammenfassung.

In der Embryonalentwicklung gleichen sich die beschriebenen Onagraceen fast genau und weichen ziemlich stark von dem normalen Typus der Angiospermen ab und zwar in drei Hauptpunkten

1. im Verhalten der Tetradenzellen;
2. in der Ausbildung des Embryosacks;
3. im Verhalten des Pollenschlauchs.



Bei den beiden ersten Eigentümlichkeiten verhalten sich die Onagraceen untereinander ganz gleich, bei der dritten aber, dem Verhalten des Pollenschlauchs, zeigen sie untereinander große Verschiedenheiten. Daher muß jede einzelne Art in diesem Punkt mit dem normalen Pollenschlauch verglichen werden, während bei der Entwicklung des Embryosacks bis zur Befruchtung die Onagraceen als Ganzes den normalen Angiospermen gegenübergestellt werden können.

### 1. Das Verhalten der Tetradenzellen.

Nachdem sich die Embryosackmutterzelle in einer heterotypischen und darauf folgenden homoiotypischen Teilung, bei der die Chromosomenzahl reduziert wird, in vier Makrosporen geteilt hat, entwickelt sich bei den normalen Angiospermen meistens die unterste der Tetradenzellen zum Embryosack und verdrängt die drei oberen Schwesterzellen, die bald ganz vernichtet und aufgebraucht werden. Bei den Onagraceen dagegen entwickelt sich die oberste der Tetradenzellen zum Embryosack und die drei unteren Schwesterzellen bleiben, in zwar veränderter Form, erhalten. Keinesfalls aber werden sie gleich anfangs verdrängt und aufgebraucht, wie Modilewski annimmt.

### 2. Die Ausbildung des Embryosacks.

Der normale Embryosack erhält durch drei Teilungen des primären Embryosackkerns zwei polar an der Mikropyle und an Chalaza gelegene Vierergruppen von Kernen. Aus ihnen differenzieren sich erstens der Eiapparat, bestehend aus zwei Synergiden und der Eizelle, die von der an der Mikropyle liegenden Gruppe stammen; zweitens die Antipoden aus drei Kernen der Chalazagruppe; drittens die zwischen dem Eiapparat und Antipoden liegenden Polkerne, von denen einer von der Mikropylen-, der andere von der Chalazavierergruppe stammt und diesich schon vor der Befruchtung zum sekundären Embryosackkern verschmelzen können. — Bei den Onagraceen dagegen entstehen in zwei Teilungsschritten nur vier Kerne, die dadurch, daß der Embryosack sich nach unten verlängert, alle in der oberen Hälfte des Embryosacks liegen, und zwar drei von ihnen, der Eikern und die Synergiden, ganz an der Mikropyle, und der vierte als einziger Polkern ungefähr in der Mitte. Die Antipoden und der zweite Polkern fehlen ganz.

### 3. Das Verhalten des Pollenschlauchs.

Der Pollenschlauch pflegt bei den normalen Angiospermen auf dem kürzesten Wege durch die Mikropyle in den Nuzellus und den Embryosack einzudringen. Er verdrängt meist eine Synergide, befruchtet den Eikern und die Polkerne oder den sekundären Embryosackkern, wenn die Vereinigung der beiden Polkerne schon stattgefunden hat. Nach der Befruchtung verschwindet er. Von



den untersuchten Onagraceen weicht *Epilobium* in dem Verhalten seines Pollenschlauches am meisten von dem normalen Typus ab und zwar in zwei Punkten. 1. wächst er nicht direkt zur Mikropyle, sondern vom Funikulus aus quer durch die Integumente zum Nuzellusscheitel. Er verhält sich aporogam, d. h. er schlägt einen Mittelweg zwischen Porogamie und Chalazogamie ein, wie es von einigen anderen sehr verschiedenen Familien angehörenden Angiospermen bekannt ist (*Balanophora*, *Ulmus*, *Juglans*, *Alchemilla*, *Cucurbita*). 2. wächst er nicht sofort zum Embryosack und verschwindet nach der Befruchtung, sondern er treibt Fortsätze sowohl in die Integumente als in den Nuzellus und bleibt fest mit dem wachsenden Embryo in Verbindung, ohne sogleich seinen reichen protoplasmatischen Inhalt zu verlieren. — Die Pollenschläuche von *Circaea*, *Clarkia* und *Oenothera* verhalten sich nicht ganz so außergewöhnlich wie die von *Epilobium*. Sie dringen in normaler Weise durch die Mikropyle ein, während sie alle als gemeinsame Abweichung von den normalen Angiospermen mit dem wachsenden Embryo in Verbindung bleiben. In ihrem Verhalten auf dem Wege von der Mikropyle bis zum Embryosack zeigen sie Übergänge von dem Pollenschlauch von *Epilobium* mit seinen gut ausgebildeten Fortsätzen zu *Oenothera biennis*, der gerade und unverdickt zum Embryosack wächst. *Oenothera tetraptera*, *rhizocarpa* und *Lamarckiana* zeigen Ansätze zu der Bildung von Armen. Sie füllen alle Lücken aus und drängen sich zwischen inneres und äußeres Integument. Der Pollenschlauch von *Clarkia* und *Circaea* schwillt nur noch auf dem Nuzellus kugelförmig an. In allen Fällen bleibt die Erhaltung des Pollenschlauches und der Zusammenhang mit dem wachsenden Embryo ein bedeutender Unterschied zwischen ihnen und dem normalen Angiospermen-Pollenschlauch. —

Es muß die Frage aufgeworfen werden, ob alle diese Abweichungen von der normalen Embryonalentwicklung mehr oder weniger zufällig sind, oder ob sie miteinander in Beziehung gesetzt werden können. Es wird am nächsten liegen, den Versuch zu machen, diese Abweichungen mit den Ernährungsverhältnissen des Embryosackes in Verbindung zu bringen. Wie schon einleitend hervorgehoben wurde, besitzen die Antipoden in dem normalen Angiospermen-Embryosack die Aufgabe, bei der Ernährung des Embryosackes mitzuwirken. Da der Embryosack der Onagraceen der Antipoden entbehrt, muß auf andere Weise für seine Ernährung gesorgt werden. Von der Seite her können Nährstoffe nur schwer eindringen, da der ganze Nuzellus von einer kutinisierten Haut umgeben ist, wie es nach den Ausführungen von W. Magnus bei den Angiospermen weit verbreitet zu sein scheint. Bei den Onagraceen bildet die innere Haut des inneren Integuments diese Embryodermis. Sie ist schon zur Zeit, in der der Embryosack ausgebildet wird, deutlich zu unterscheiden. Gegen die Chalazaseite zu ist der Embryosack von den drei stark veränderten Tetradenzellen abgeschlossen. Nach Modilewski werden sie vom Embryosack sogleich verdrängt und sterben ab und sind nur bis zur beginnenden Entwicklung des Embryos und des Endosperms sichtbar, anfangs als drei gefärbte



Flecke und schließlich als ein dünner Streifen. Er sieht sie also als tote Zellen an, die dem Embryosack auch die Nahrungszufuhr von unten absperren würden. Ich habe mich nicht davon überzeugen können, daß die drei Schwesterzellen des Embryosacks wirklich sogleich degenerieren. Sie behalten vielmehr ihre ursprüngliche Größe oder wachsen sogar noch etwas, auch verschwinden sie erst zu einer Zeit, in der der Embryo schon ziemlich herangewachsen ist. So dürften sie in ihrer Bedeutung als Vertreter der Antipoden aufzufassen sein und wenigstens zum Teil bei der Leitung der Nährstoffe mitwirken. Es mag darauf hingewiesen sein, daß auch in den Siebröhren, wie Strumpf und Němec nachgewiesen haben, die Zellkerne einer allmählichen Degeneration anheimfallen.

Die unter diesen drei Zellen liegende Zellregion, die van Tieghem Hypostase genannt hat, besteht aus langgestreckten Zellen, die deutlich verdickte Wände besitzen und wohl sicherlich bei der Zufuhr der Nährstoffe im Embryosack mitwirken. Ihre verdickten Wände schützen sie vor der Auflösung, der die anderen Zellen des Nuzellus anheimfallen, und so bilden sie eine Verbindung zwischen dem leitenden Gewebe des Funikulus und dem Embryosack. Bei den Onagraceen finden sie eine direkte Fortsetzung in den drei Schwesterzellen des Embryosacks, so daß eine ununterbrochene Leitungsbahn vom Funikulus zum Embryosack besteht. Bei *Clarkia*, *Oenothera biennis* und *Lamarckiana* erfahren die Zellen der Hypostase außerdem eine ähnliche Veränderung wie die Tetradenzellen. Sie haben einen dicken, sich stark färbenden Inhalt, in dem die Kerne nicht mehr erkennbar sind. Sie wachsen in diesem Zustand bedeutend. Sie sind nur schwer von den drei darüber liegenden Tetradenzellen zu unterscheiden, doch glaube ich mit Sicherheit sagen zu können, daß in diesen Fällen die Tetradenzellen früher verschwinden und in ihrer Funktion von den obersten Zellen der Hypostase ersetzt werden. Jedenfalls ist sowohl bei der einen Art der Ausbildung, wie sie bei *Epilobium*, *Fuchsia* und *Circaea* vorkommt, bei der nur die drei Tetradenzellen in antipodenähnliche Zellen umgewandelt werden und die Zellen der Hypostase nur verdickte Wände zeigen, als bei der anderen, wie sie *Clarkia*, *Oenothera biennis* und *Lamarckiana* zeigen, wo alle diese Zellen verändert sind, für eine ununterbrochene Zuleitungsbahn vom Funikulus zum Embryosack gesorgt. — Dennoch scheint durch die Tetradenzellen ein voller Ersatz der ernährungsphysiologischen Bedeutung des Antipodenapparats nicht herbeigeführt zu werden, denn auch das eigenartige Verhalten des Pollenschlauchs der Onagraceen muß mit der Aufgabe der Ernährung des Embryo in Verbindung gebracht werden. Das gleiche Verhalten des Pollenschlauchs von *Epilobium* beschreibt Longo für *Cucurbita*. Auch hier treibt er Fortsätze, die sich in den Integumenten und im Nuzellus ausbreiten, und bleibt fast bis zur Samenreife in fester Verbindung mit dem Embryo. Longo sieht diesen Pollenschlauch als ein Haustorium an. Augenscheinlich hat er auch bei *Epilobium* die gleiche Funktion. So wird der Embryo

nicht nur von der Chalazaseite her, in vielleicht unzureichender Weise, sondern auch von oben durch den Pollenschlauch her ernährt, der ihm die plastischen Stoffe der Integumente zuleitet. Erst wenn der Same ziemlich ausgebildet ist, wird der Zusammenhang mit dem Embryo gelöst, was Longo für ein Schutzmittel gegen eindringendes Wasser hält. Der Pollenschlauch von *Circaea* und *Oenothera* zeigt in verschiedenen Abstufungen Ansätze zur Haustorienbildung. Bei *Oenothera rhizocarpa* und *tetraptera* schiebt er sich schon weit zwischen die Integumente vor, aber ohne richtig in sie einzudringen. Er hat aber auf seinem Wege zum Fruchtknoten viel Nährstoffe aufgenommen und bleibt eine Zeitlang mit dem wachsenden Embryo in Verbindung, während er diese plastischen Stoffe allmählich an ihn abgibt.

Auf diese Weise wird als Ersatz für die fehlenden Antipoden für eine ausgiebige und schnelle Ernährung des Embryos gesorgt, einerseits ist die Ausbildung des Embryosacks vereinfacht und andererseits erhält er Nahrung von beiden Seiten.

Herrn Professor W. Magnus, auf dessen Anregung und unter dessen Leitung die Untersuchungen entstanden sind, spreche ich hiermit meinen besten Dank aus.

Botanisches Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule  
zu Berlin.

## Literaturverzeichnis.

1. Karsten, G., Über die Entwicklung der weiblichen Blüten bei einigen Juglandaceen. (Flora. Bd. 90. 1902.)
  2. Lotsy, J., Vorträge über Botanische Stammesgeschichte. Bd. 3.
  3. Magnus, W., Die atypische Embryonalentwicklung der Podostemaceen. (Flora. N. F. H. 5. 1913.)
  4. Modilewski, J., Zur Embryobildung von einigen Onagraceen. (Ber. der deutsch. bot. Ges. 1899.)
  5. Němec, B., Über die Degeneration der Zellkerne. (Bull. de l'Ac. des Sc. de Bohème. 1910.)
  6. Strumpf, C., Zur Histologie der Kiefer. (Anz. d. Acad. der Wiss. in Krakau. Juli 1898.)
  7. Longo, Osservazioni e ricerche sulla nutrizione dell'embrione vegetale. (Annali di Botan. II. 1904.)
-



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [BH\\_32\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Werner Elisabeth

Artikel/Article: [Zur Ökologie atypischer Samenanlagen. 1-14](#)