

Zur Apogamie von *Calycanthus*.

Von P. N. Schürhoff.

Mit Tafel I.

Über *Calycanthus* berichtete zuerst Jönsson¹⁾. Er gibt an, daß das ganze Nuzellusgewebe unter der Epidermis aus fertilen Zellen bestehe, aus welchen sich dann gleich eine Menge Archesporzellen entwickelten, von denen jede ein oder zwei Schichtzellen abgebe. Von den Embryosackmutterzellen gehe ein Teil zugrunde, indem er in vegetative Teilungen eintrete. Einige der mittleren Embryosackmutterzellen entwickelten sich weiter, bildeten drei Tochterzellen, von denen sich gewöhnlich die unterste zum Embryosack ausbilde.

Später berichtete Longo²⁾ ebenfalls über die Anlage eines vielzelligen Archespors und zog Vergleiche zwischen *Calycanthus* und den Rosaceen.

Endlich liegt eine Arbeit vor von Peter³⁾. Das wichtigste Ergebnis dieser Arbeit ist die Feststellung, daß bei den *Calycanthaceen* keine Befruchtung erfolgt, sondern die Embryobildung auf apogamen Wege eintritt. Peter kommt ferner zu einigen Ergebnissen, die von unseren bisherigen Erfahrungen so sehr abweichen, daß eine Nachuntersuchung mir angezeigt erschien.

Nach Peter findet bei der Teilung der Embryosackmutterzellen eine Reduktionsteilung statt, so daß alle Kerne des Embryosacks haploid seien. Die beiden Polkerne vereinigen sich nicht zum sekundären Embryosackkern, sondern der eine von ihnen degeneriert, während der andere das Endosperm bildet. Das Endosperm hätte also bei *Calycanthus* haploidchromosomige Kerne! Eine derartige Beobachtung ist bisher bei anderen Pflanzen noch nicht gemacht worden und erscheint deswegen sehr zweifelhaft, weil wir hier den ersten Fall hätten, in dem, abgesehen von den Antipoden, ein Kern der haploiden Generation eine selbständige Entwicklungsmöglichkeit besäße, während wir z. B. von der Eizelle wissen, daß diese nur nach

ausgebliebener Reduktionsteilung zu selbständiger Entwicklung schreiten kann.

Ferner gibt Peter an, der Embryo entwickle sich aus Nuzellarsprossungen, die jedoch nur dann zur Entwicklung kämen, wenn vorher ein Endosperm gebildet sei. Eigentümlich erscheint vor allem, daß eine große Anzahl von Nuzellarsprossungen gebildet wird, aber nur ein einziger Embryo entsteht. Der Embryo selbst ist von Anfang an kugelförmig und nichts läßt seine Entstehung aus dem Nuzellusgewebe mehr erkennen, während bei den bisher bekannten Fällen von Nuzellarembryonie, bei denen die Embryonen in unmittelbarer Nähe des Embryosackscheitels entstehen, sich zunächst unregelmäßige Zellwucherungen bilden, an deren Oberfläche erst die eigentlichen Embryonen entstehen, wie dies auch Peter als Gegensatz zu *Calycanthus* ausdrücklich hervorhebt.

Bevor ich zu den eigenen Beobachtungen übergehe, möchte ich noch einige Worte über die Technik anfügen. Die Schnitte durch die Pollensäcke wurden $5\ \mu$ dick geschnitten, die Schnitte durch die Samenanlagen $7,5-10\ \mu$. Gefärbt wurde mit Safranin-Wasserblau und zwar 24—48 Stunden in 1%igem Safranin, dann in Wasser abgespült und 5—10 Minuten in einer 0,2%igen Lösung von Wasserblau nachgefärbt. Differenziert wurde mit einer Mischung aus gleichen Teilen Alkohol-Phenol-Benzol. Nach der Differenzierung wurde mit Benzol abgespült und in Balsam eingeschlossen. Zum besonderen Studium der Kernteilungen wurde Eisenhämatoxylin benutzt und zwar die bekannten Lösungen, doch wurde nur $\frac{1}{2}$ Stunde gebeizt und $\frac{1}{2}$ Stunde gefärbt, darauf etwa 1—2 Minuten differenziert. Durch diese kurze Färbung wurde eine ganz elektive Kernfärbung erzielt, während sich bei 12 bis 24stündiger Einwirkung der Beize und Hämatoxylinlösung das Plasma so stark anfärbt, daß die Farbe nur zum Teil wieder fortzubringen ist und die Kernbestandteile sich weniger scharf hervorheben.

Besondere Vorteile bot endlich das stereoskopische Sehen mit dem Zeisschen Binokulartubus „Bitumi“, vor allem ließen die Chromosomen sich hiermit bedeutend besser zählen.

Meine Untersuchungen wurden angestellt an *Calycanthus fertilis* Walt., *C. occidentalis* und *C. floridus*, das Material entstammte dem Berliner botanischen Garten. Sämtliche Arten verhielten sich in der Entwicklung des Embryosackes gleich. Es findet sich ein vielzelliges Archospor in jeder Samenanlage. Die Archosporzellen werden ohne Abgabe von Schichtzellen zu Embryosackmutterzellen. Das Dermatogen bildet durch mehrfache Teilungen eine mehrere Zellen starke

Schicht, die später erhalten bleibt und als Nuzelluskappe dem mikropylar gelegenen Embryosack aufsitzt.

Das Synapsisstadium der Embryosackmutterzellen fällt meistens mit dem Stadium zusammen, in welchem die Pollenkörner noch einkernig sind. Tetradenteilungen der Embryosackmutterzelle finden statt, nachdem die Pollenkörner bereits zweikernig geworden sind.

Von den in jedem Fruchtknoten enthaltenen zwei Samenanlagen kommt stets nur die untere zur Entwicklung, während die obere nach dem Synapsisstadium zum Teil bereits ihre Ausbildung einstellt, doch finden sich auch noch die Tetrodentteilungen vor. Im allgemeinen entwickelt sich, wie dies Peter beschrieben hat, zuerst ein chalazaler Embryosack, während später ein mikropylarer zur Entwicklung gelangt und nur in diesem Embryo- und Endosperm bildung erfolgt.

C. fertilis. Diese Art zeigt im Berliner bot. Garten reichliche Frucht- und Samenentwicklung und schien daher in erster Linie für eine Nachuntersuchung geeignet. Bei der Pollenentwicklung wurde als Haploidzahl die Zahl 12 festgestellt. Nun wurde zuerst auf Teilungen im Endosperm gefahndet, die sich zahlreich fanden und stets die diploide Chromosomenzahl ergaben. Damit war eine Angabe von Peter hinfällig geworden, denn er berichtet nur über die erste Teilung des einen Polkerns von *C. occidentalis* und gibt an, daß hier die Fig. 9 die beginnende Anaphase zeige, bei der 10 Chromosomen nach oben und 10 nach unten wanderten. Ich kann mir diese Angabe nur so erklären, daß noch keine Spaltung der Chromosomen eingesetzt hatte, so daß tatsächlich 20 Chromosomen sichtbar waren. Ich muß noch bemerken, daß ich die Diploidzahl 24 im Endosperm von *C. fertilis* über zwanzigmal festgestellt habe und zwar in den verschiedensten Teilungsstadien. Jedenfalls ist das Stadium des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen zur Zählung am ungeeignetsten. Daß übrigens Fehler in der Zählung der Chromosomen selbst bei den größten Forschern zu den nicht seltenen Erscheinungen gehören, ist bekannt.

Nachdem ich nun festgestellt hatte, daß die Kerne des Endosperms die diploide Chromosomenzahl führten, kam es darauf an, nachzuprüfen, ob tatsächlich das Endosperm nur von einem Polkern ausgeht oder von dem Verschmelzungsprodukt der beiden Polkerne. Ich konnte hier die interessante Beobachtung von Peter, daß der untere Polkern allein das Endosperm liefert, bestätigen. Auf die Bedeutung bzw. Zweckmäßigkeit dieses Vorgangs werde ich noch zurückkommen.

Hieraus ergibt sich aber, daß die Kerne des Embryosackes, in denen Endosperm gebildet wurde, diploid waren. Daraus folgt

wiederum, daß in diesen Fällen keine Reduktionsteilung stattgefunden haben konnte.

Ich ging nunmehr zur Untersuchung des Embryo über. Zuerst stellte ich fest, daß der Embryo die diploide Chromosomenzahl führte, was ja auch nicht anders zu erwarten war. Dagegen konnte ich mich nicht von der Entstehung des Embryo durch Nuzellarsprossung überzeugen, sondern fand, daß in solchen Embryosäcken, die überhaupt zur Weiterentwicklung gelangt waren, zwar kein normaler Eiapparat entwickelt wurde, daß aber regelmäßig eine Eizelle meistens noch 1—2 weitere Kerne im mikropylaren Scheitel des Embryosackes lagen (Fig. 16, 17, 18). Das Plasma dieser Zellen war durch die Fixierung von der Embryosackwand losgelöst und ließ deutlich erkennen, daß diese Zellen aus dem Embryosack und nicht aus dem Nuzellus stammten. Die Nuzelluszellen zeigen eine reihenförmige Anordnung und sind viel schmaler als die Ansatzstelle des jungen Embryo (Fig. 18, 19). Am oberen Rande des Embryosackes liegen aber eine Anzahl degenerierter Kerne, die aus dem durch den Embryosack verdrängten Nucellusgewebe stammen (Fig. 18). Da man meistens im Schnitt an dem Embryosackscheitel eine Schicht von Nuzelluszellen sieht, die tatsächlich unter dem Embryosack liegen (was das Binokularmikroskop vortrefflich zeigt), so kann dies leicht zu der Annahme verleiten, es handele sich hier um Nuzellarsprossungen in den Embryosack hinein. Daß hiervon jedoch keine Rede sein kann, erkennt man, wenn man genau auf den Embryosackscheitel einstellt. Tatsächlich entwickelt sich denn auch der Embryo aus einem am Embryosackscheitel gelegenen Kern des Embryosackes, wodurch sich erklärt, daß Embryonen stets nur in Einzahl auftreten. Daß die Embryonen häufig etwas seitlich vom Embryosackscheitel liegen, ist bei apogamen Pflanzen keine Seltenheit, wie dies vor allem Strasburger⁴⁾ bei *Elatostema acuminatum* beschreibt.

Da ich bereits festgestellt hatte, daß die einzelnen Kerne des Embryosackes die diploide Chromosomenzahl aufweisen, so stimmt das Verhalten von *Calycanthus* mit allen anderen uns bekannten Fällen überein, wo Diploidzahl des Embryosackes stets mit Ooapogamie verbunden ist.

Es bleibt jetzt noch die Frage übrig: Wann schlägt die durch die Synapsis begonnene allotypische Teilungsform in den typischen Teilungsvorgang zurück, so daß also die Reduktion der Chromosomenzahl nicht durchgeführt wird? Die Reduktionsteilung wird eingeleitet durch ein typisches Synapsis und Diakinesestadium, dann erfolgt Spindelbildung und die Gemini wandern zur Äquatorialplatte. Hier tritt nun der Um-

schwung ein: Die Doppelstäbchen trennen sich wieder, bevor sie die Äquatorialplatte erreicht haben und zwar findet die Trennung in der Weise statt, daß die Doppelstäbchen zuerst an einem Ende auseinanderweichen, wodurch ein V-förmiges Bild entsteht. Die Trennung schreitet weiter fort, wobei sich die Verbindungsstelle verdünnt, so daß schließlich Bilder entstehen, die eine Querteilung vortäuschen und Ähnlichkeit mit den Kegeln eines Kegelspiels haben (Fig. 21). Endlich trennen sich die Chromosomenpaare völlig und, während die Chromosomen sich nun in die Äquatorialplatte einordnen, wird bereits die Längsspaltung der einzelnen Chromosomen deutlich (Fig. 21). Bei der Teilung werden dann nach jedem Pol 24 Chromosomen befördert und auf diese Weise die in der Synapsis und Diakinese begonnene Reduktion rückgängig gemacht, indem also der heterotypische und der homöotypische Teilungsschritt in eine einzige Teilung verlegt wird.

Wir finden hier den gleichen Vorgang, wie ihn Strasburger⁵⁾ bei der Verdopplung der Chromosomenzahl in den unteren Kernen im Embryosack von *Lilium Martagon* nachgewiesen hat. Dort wird die Vermehrung durch Trennung der Chromosomenpaarlinge vor Anlage der homöotypischen Kernplatte und durch deren Längsspaltung bedingt, während bei *Calycanthus* sich diese Vorgänge bereits bei der heterotypischen Teilung abspielen. Wenn die beschriebenen Vorgänge bei *Lilium Martagon* und anderen Liliaceen bis auf die heterotypische Teilung zurückgreifen würden, so fände sicher bei ihnen Apogamie statt. Vielleicht befindet sich *Lilium* usw. auf dem Wege zur Apogamie? Tatsächlich weist die Samenbildung von *Lilium Martagon* bei uns in Deutschland schon viele Störungen auf, wie auch Strasburger hervorhebt: „Die *Lilium Martagon*-Pflanzen unseres (Bonner) Gartens fruchten verschieden reich je nach den einzelnen Jahren. Als Mottier 1897 seine Studien an ihnen anstellte und sie untereinander bestäubte, wuchsen ihre Pollenschläuche bis in die Embryosäcke hinein, doch kam es in den Eiern nicht zur vollständigen Vereinigung des Spermakerns mit dem Eikern. Die Prüfung mehrerer reifer Fruchtkapseln ergab dann weiterhin eine unvollkommene Ausbildung der Samen. Mottier sucht das in Verbindung zu bringen mit den Antagonismus, der vielfach bei Monokotylen zwischen Samen- und Zwiebelbildung besteht und im besonderen für *Lilium candidum* schon bekannt war“. Bekanntlich zeigen die Synergiden von *Tulipa* schon erhebliche Degeneration⁶⁾.

Die Endosperm bildung erfolgt bei *Calycanthus* nach dem zellulären Typus. Zur Endosperm bildung findet nur der untere Polkern

Verwendung, (Fig. 18). Die erste Teilung teilt den Embryosack in eine mikropylare und eine chalazale Hälfte (Fig. 19.).

Zuerst erscheint die Degeneration des einen Polkerns befremdlich; sie wird aber verständlich, wenn wir uns an das Verhalten von *Antennaria* (Juel⁷) erinnern. Bei der befruchtungsbedürftigen *Ant. dioica* entsteht der sekundäre Embryosackkern durch Verschmelzung der beiden haploiden Polkerne. Die Endosperm Bildung erfolgt nach dem zellulären Typus. Juel sagt allerdings: „Der Zentralkern hat eben eine Teilung ausgeführt und eine Zellplatte gebildet, welche indessen keine Zellwand erzeugen wird“. Doch fügt Dahlgren⁸) diesem Zitat hinzu: „Wahrscheinlich ist doch wohl auch hier das Endosperm von Anfang an zellulär. Tatsächlich ist auch mir bisher niemals ein Phragmoplast im Endosperm bekannt geworden, bei dem die Zellplatte schon soweit ausgebildet war und nachher doch ein nukleäres Endosperm gebildet wäre. Bei *Eupatorium glandulosum* liegen die Verhältnisse übrigens nach Holmgren (1919) gleich. Wird ein sekundärer Embryosackkern gebildet, so folgt seiner ersten Teilung stets Wandbildung. Verschmelzen die Polkerne hingegen nicht, so teilen sie sich jeder für sich und dem zellulären Endosperm schreitet ein nukleäres Stadium voran“.

Bei der apogamen *Ant. alpina* verschmelzen die diploiden Polkerne nicht. Der höchste Grad von Vereinigung, welcher zustande kommt, besteht darin, daß die Kerne wie verwachsen erscheinen. Aber auch hier liegt keine Verschmelzung vor, denn zwischen den beiden Kernen ist eine deutliche Grenzlinie zu sehen, weil die Kernwand zwischen ihnen erhalten ist. Bei *A. alpina* wird also nie ein Zentralkern gebildet (Juel 1900). Genau ebenso liegen die Verhältnisse bei *Calycanthus*. Wir müssen annehmen, daß die höhere Chromosomenzahl eine Verschmelzung der Polkerne in diesen Fällen verhindert, obwohl andererseits auch Fälle bekannt sind, in denen ein tetraploider Zentralkern gebildet wird (z. B. *Alchemilla* ⁹).

Nun kommt aber eine neue Schwierigkeit. Während der Zentralkern von *A. dioica* sofort ein zelluläres Endosperm bildet, sind bei *Ant. alpina* bereits zwei Kerne im Endosperm vorhanden. Aus der Arbeit von Juel ist nicht ersichtlich, wie und wann das Endosperm seine Zellwände abgrenzt. Aus der Abbildung ergibt sich nur, daß die Kernteilung in den beiden diploiden Polkernen eher stattfindet als eine Zellwandbildung. Bei *Calycanthus* degeneriert der eine Polkern, so daß auf diese Weise die Endospermanlage einkernig wird und durch die nachfolgenden Teilungen, an die sich jedesmal die Zellteilungen unmittelbar anschließen, ein zelluläres Endosperm gebildet wird.

Die Degeneration des einen diploiden Polkerns dürfte demnach als ein Mittel angesehen werden, um von Anfang an die Bildung des phylogenetisch festgelegten zellulären Endosperms durchzuführen. Bei der Endospermbildung dürfte die Frage angezeigt erscheinen, ob der nukleäre oder zelluläre Typus der ältere ist. Wir wissen, daß bei solchen Pflanzen, die ein kleines Endosperm besitzen, ein zelluläres Endosperm gebildet wird. Solche mit größerem Endosperm weisen fast durchgehend nukleäre Endospermbildung auf. Nun finden wir bei den Ranales alle Übergänge vom zellulären zum nukleären Typus. So findet z. B. bei den Magnoliaceae bereits eine Differenzierung in der Weise statt, daß von den zuerst gebildeten zwei Tochterzellen die mikropylare sich schneller mit Gewebe ausfüllt. Bei den Ceratophyllaceae entwickelt sich die chalazale Zelle zunächst überhaupt nicht weiter, während die mikropylare sich teilt und von diesen Tochterzellen sich wieder nur die mikropylare weiterteilt. Bei den Nymphaeaceen finden wir verschiedene Angaben. Dort dürfte die Endospermbildung stets nach dem Helobiaetypus erfolgen. Es wird also eine Basalzelle abgegeben, während die mikropylare Zelle durch freie Kernteilung das Endosperm bildet. Aus diesem Typus leitet sich dann das rein nukleäre Endosperm ab, so daß wir das zelluläre Endosperm als den primitiven Typus auffassen müssen.

Die Pollenentwicklung. Die Untersuchung der Pollenentwicklung von *Calycanthus* dürfte wegen der im vorhergehenden nachgewiesenen Ooapogamie erwünscht sein, da Ernst¹⁰⁾ die Apogamie auf Bastadierung zurückführt und andererseits für Bastardpollenkörner bestimmte Degenerationen angegeben werden. Bestäubungsversuche von Peter waren ohne Erfolg und die anatomische Untersuchung ergab, daß nirgends ein Pollenkorn auf der Narbe gekeimt war. Über die Entwicklung des Pollens schreibt Peter, daß die Tetradenteilung noch normal zu verlaufen scheint, doch konnte sie nicht näher untersucht werden. Die Pollenkörner scheinen gut ausgebildet, doch kam es nie zur Keimung des primären Pollenkorns. Diese Beobachtungen beziehen sich auf *C. floridus* und *occidentalis*.

Über die allotypischen Teilungen der Pollenmutterzellen von *C. floridus* berichtet Overton (1905, 1909). Aus seiner Abbildung 19 (1909) kann man schließen, daß der Reduktionsteilung keine Zellwandbildung folgt. Dies Verhalten verdient ebenfalls eine Untersuchung, da die nächsten Verwandten von *Calycanthus* z. B. die Magnoliaceen sowie die Lauraceen nach der Reduktionsteilung eine Zellwand anlegen, wie wir die sonst fast allgemein nur bei den Monokotyledonen finden.

Calycanthus fertilis. Da es nicht der Zweck der Untersuchung ist, einen Beitrag zur Kenntnis der allotypischen Teilungen zu bringen, seien nur die für *Calycanthus* wichtigen zytologischen Ergebnisse mitgeteilt. Die haploide Chromosomenzahl ist zwölf, wie sich aus dem Stadium der Diakinese mit Sicherheit ermitteln ließ, (Abb. 1). Es wurden etwa fünfzig Zählungen vorgenommen, von denen reichlich die Hälfte zwölf Gemini zeigte, während bei der anderen Hälfte sich nicht alle Gemini im Schnitt befanden (10μ dicke Schnitte). Mehr als zwölf Gemini wurden nicht gezählt. Nach Overton sowie Peter besitzt *C. floridus* ebenfalls 12 Chromosomen, während Peter für *C. occidentalis* 10 Chromosomen als Haploidzahl angibt.

Nach der heterotypischen Teilung wird keine Zellplatte angelegt, sondern die Zellwandbildung erfolgt simultan nach der homöotypischen Teilung genau nach dem normalen Dikotyledonentypus, (Fig. 2 und 3). Dadurch unterscheiden sich die Calycanthaceen wesentlich von den Magnoliaceen (*Magnolia*, *Liriodendron*) und den Lauraceen (*Cinnamomum*).

Bei dieser Gelegenheit möge auf die Frage eingegangen werden, ob die simultane oder die sukzedane Teilung der Pollenmutterzelle den primitiveren Typus darstellt. Bei den Gymnospermen bilden die Zycadales ihre Pollentetraden nach dem sukzedanen Typus, während die Coniferales simultane Teilung aufweisen. Hieraus dürfte bereits zu ersehen sein, daß der sukzedane Typus der ältere ist. Bei den Ranales finden wir bei jenen Gruppen, die die nächsten Beziehungen zu den Monokotylen zeigen, den sukzedanen Typus z. B. bei *Ceratophyllum*, *Magnolia*, während bei den Ranunculaceen, allerdings auch bei den Nymphaeaceen, simultane Tetradenteilung erfolgt. Bei den Monokotylen zeigen wieder die Orchidaceen simultane Tetradenbildung, was ebenfalls für eine Neuerwerbung und nicht für Beibehaltung eines primitiven Typus spricht.

Die einkernigen Pollenkörner von *C. fertilis* sehen zum allergrößten Teil normal aus, doch finden sich gelegentlich Unregelmäßigkeiten, die auf eine mangelhafte Tetradenbildung zurückzuführen sind, vor allem findet man Doppelpollen mit zwei Kernen. Auch Dreifachpollen, die aus drei ursprünglichen Tetradenzellen bestehen, finden sich vor. Derartige Verbildungen sind sowohl an ihrer Größe, als an ihren Einschnürungen zu erkennen. Gelegentlich finden sich sogar Pollenkörner mit vier Kernen, bei denen also die sämtlichen vier Kerne, die aus dem Pollenmutterzellkern entstanden sind, in einem einzigen Pollenkorn eingeschlossen bleiben (Fig. 5, 6, 7, 8, 10).

Es sei hier darauf hingewiesen, daß ganz gleiche Erscheinungen schon von Wichura im Jahre 1865 bei Weidenbastarden gemacht sind. So berichtet Tischler¹³⁾ über dessen Beobachtungen: „Bei *Salix cinerea incana* bleiben die Archesporzellen auch nach der Tetradenteilung aneinander hängen, während bei einer Menge anderer Hybriden sich unregelmäßige Teilungen der Pollenmutterzellen finden, so statt der Vier- bisweilen eine bloße Zweiteilung, wodurch statt vier Pollenkörnern nur zwei entstehen, die aber größer sind als die normalen. In anderen Fällen ist die Vierteilung zwar vorhanden, aber ungleichmäßig, wobei in der Regel ein größeres und drei kleinere Fächer mit entsprechend großen Pollenkörnern zum Vorschein kommen. Eine fernere Unregelmäßigkeit liegt darin, daß die Scheidewände der Pollenmutterzellen so unvollkommen sind, daß die Pollenkörner der verschiedenen Fächer einer Mutterzelle miteinander verwachsen“.

Sobald nun die Pollenkörner die Teilung des primären Pollenkerns vornehmen, treten in sehr vielen Körnern Unregelmäßigkeiten und degenerative Veränderungen auf, so daß sehr viele Pollenkörner keinen normalen Inhalt zeigen, obwohl sie in ihrem Äußeren diese Veränderungen nicht erkennen lassen.

Zuerst sei hervorgehoben, daß in vielen Fällen die Teilung des primären Pollenkerns noch normal zu verlaufen scheint. Die Spindel liegt der einen Zellwand an, d. h. sie ist an der Hautschicht des Protoplasten befestigt und eine kleine uhrglasförmige generative Zelle wird abgegeben. In vielen Fällen treten aber Unregelmäßigkeiten dieser Teilung auf. Vor allem wird dann die Teilung des Pollenkerns in der Mitte und nicht an einer Seite vorgenommen, wodurch zwei gleichgroße Zellen entstehen (Fig. 11, 12). Natürlich kommt es dann nicht zur Einwanderung der generativen Zelle in die vegetative, sondern der protoplasmatische Inhalt des Pollenkorns bleibt in zwei Hälften geteilt. Aus diesen zytologischen Befunden erklärt sich das Ausbleiben der Pollenkeimung. Denn das wesentliche der Pollenkeimung besteht darin, daß das Prothallium (vegetativer Protoplast) die Antheridialzelle ernährt und befördert. Dadurch aber, daß die generative Zelle nicht in die vegetative hineinwächst, fehlen die Vorbedingungen hierzu.

Eigenartiger Weise findet die Teilung des primären Pollenkerns nicht in solchen Fällen statt, wo das Prothallium aus einem Doppelpollen besteht und infolgedessen zweikernig ist (Fig. 5, 6, 7). Da die beiden Kerne eines solchen Doppelpollens denselben Verhältnissen in ihrem gemeinsamen Protoplasten unterliegen, so müßten im Einklang mit unseren bisherigen Erfahrungen an vielkernigen Zellen sämtliche

im gleichen Protoplasten liegenden Kerne gleichzeitig in Teilung treten, wie wir es z. B. von vielkernigen Riesenzellen bei Gallen, den haploiden Kernen des Embryosackes und den vielkernigen Tapetenzellen wissen. Es ließ sich aber bei *C. fertilis* niemals ein Stadium finden, in welchem ein zwei- oder mehrkerniger Protoplast des Pollenkorns zur Abgabe einer oder mehrerer generativer Zellen geschritten wäre. Hingegen fand sich gelegentlich, daß ein Doppelpollenkorn, das sowohl an seiner Größe, als auch an der Einschnürung unzweideutig als Doppelpollen zu erkennen war, nur einen einzigen Kern enthielt, und daß dieser einkernige Protoplast eine generative Zelle abgegeben hatte (Fig. 9). Dieser Fall dürfte in der Weise zu erklären sein, daß die beiden ursprünglichen Kerne zu einer Kernverschmelzung geschritten waren und die nunmehr einkernige Zelle nicht mehr die Widerstände zu überwinden hatte, die ihrem zweikernigen Zustande sich entgegengestellt hatten. Daß in mehrkernigen Zellen häufig Kernverschmelzungen auftreten, ist eine der bekanntesten zytologischen Erscheinungen. Daß tatsächlich nicht andere Gründe gegen die Teilung des primären Kernes im Doppelpollenkorn vorliegen, sehen wir aus den allerdings selteneren Fällen, wo der Protoplast des Doppelpollens in zwei einkernige Protoplasten zerfallen ist. In solchen Fällen teilt sich z. B. der größere einkernige Protoplast und gibt eine generative Zelle ab (Fig. 13). Auch aus Fig. 8 ist zu ersehen, daß das einkernige Pollenkorn eine generative Zelle abgegeben hat, während das Doppelpollenkorn dies nicht tut, sondern die beiden ursprünglichen Zellkerne im Zustande der Verschmelzung zeigt.

Mit den reifen Pollen wurden Keimungsversuche angestellt und zwar sowohl in Zuckerlösungen verschiedener Konzentration als auch in Wasser, dem einige Narben zugesetzt waren. In keinem Falle ließ sich eine Keimung des Pollenschlauches beobachten. Ebenso sei hinzugefügt, wurden bei Schnitten durch die Narben niemals keimende Pollen gefunden. Wir müssen daher die Pollen von *Calycanthus* als teril ansehen.

***Calycanthus occidentalis* und *Calycanthus floridus*.** Ferner gelangte *Calycanthus occidentalis* und *floridus* zur Untersuchung. Die Entwicklung der Samenanlagen erfolgt in genau gleicher Weise wie bei *Calycanthus fertilis*. Auch hier zeigte sich, daß nur in einem Teil der Blüten Embryosäcke zur Entwicklung gelangen. In diesem Falle werden aber in jeder Samenanlage gleich eine größere Anzahl Embryosäcke zur Weiterentwicklung gebracht; solche Samenanlagen unterscheiden sich von unfruchtbaren dadurch, daß ihre Nuzelluskappe nicht mit Stärke gefüllt ist.

Die Pollenentwicklung zeigt bei beiden Arten die gleiche Störung wie bei *Calycanthus fertilis*, doch sind diese Degenerationserscheinungen bei weitem ausgeprägter, am meisten bei *Calycanthus floridus*, wo kaum ein reifes Pollenkorn normal erscheint. Es fanden sich infolgedessen die Degenerationserscheinungen in dem betreffenden Stadium in großer Anzahl vor, so daß z. B. alle Verschmelzungsstadien der Kerne in Doppelpollen zu beobachten waren.

Hervorzuheben ist noch, daß die haploide Chromosomenzahl auch bei diesen beiden Arten nach meinen Feststellungen zwölf beträgt. Peter gibt für *Calycanthus occidentalis* zehn an, da er jedoch nicht die Pollenentwicklung untersuchte, standen ihm wohl nicht genügend Stadien zur Verfügung.

Als Ergebnis der vorliegenden Arbeit ist demnach anzugeben:

1. Bei der Makrosporenbildung der *Calycanthus*-arten findet keine Chromosomenreduktion statt.
2. Die Reduktionsteilung der Makrospore wird durch Synapsis und Diakinese eingeleitet, in der Äquatorialplatte trennen sich jedoch die einzelnen Gemini, jedes erfährt eine Längsspaltung und die Tochterkerne erhalten auf diese Weise die Diploidzahl.
3. Der Embryo entsteht durch Ooapogamie.
4. Das Endosperm enthält diploide Kerne und entwickelt sich aus dem unteren Polkern.
5. Es wird von Anfang an ein zelluläres Endosperm gebildet.
6. Die Haploidzahl von *C. fertilis*, *floridus* und *occidentalis* ist zwölf.
7. Bei der Pollenentwicklung entstehen die Tetraden durch simultane Wandbildung.
8. Bei der Pollenentwicklung kommen häufige Störungen der Tetradenbildung vor.
9. Sehr viele Pollenkörner zeigen Degenerationsmerkmale, wenn sie das zweikernige Stadium erreicht haben.
10. Die Pollenkörner keimen nicht aus.
11. In den Doppel-, Dreifach- und Vierfachpollen finden vor Abgabe der generativen Zelle Kernverschmelzungen statt.

Literaturverzeichnis.

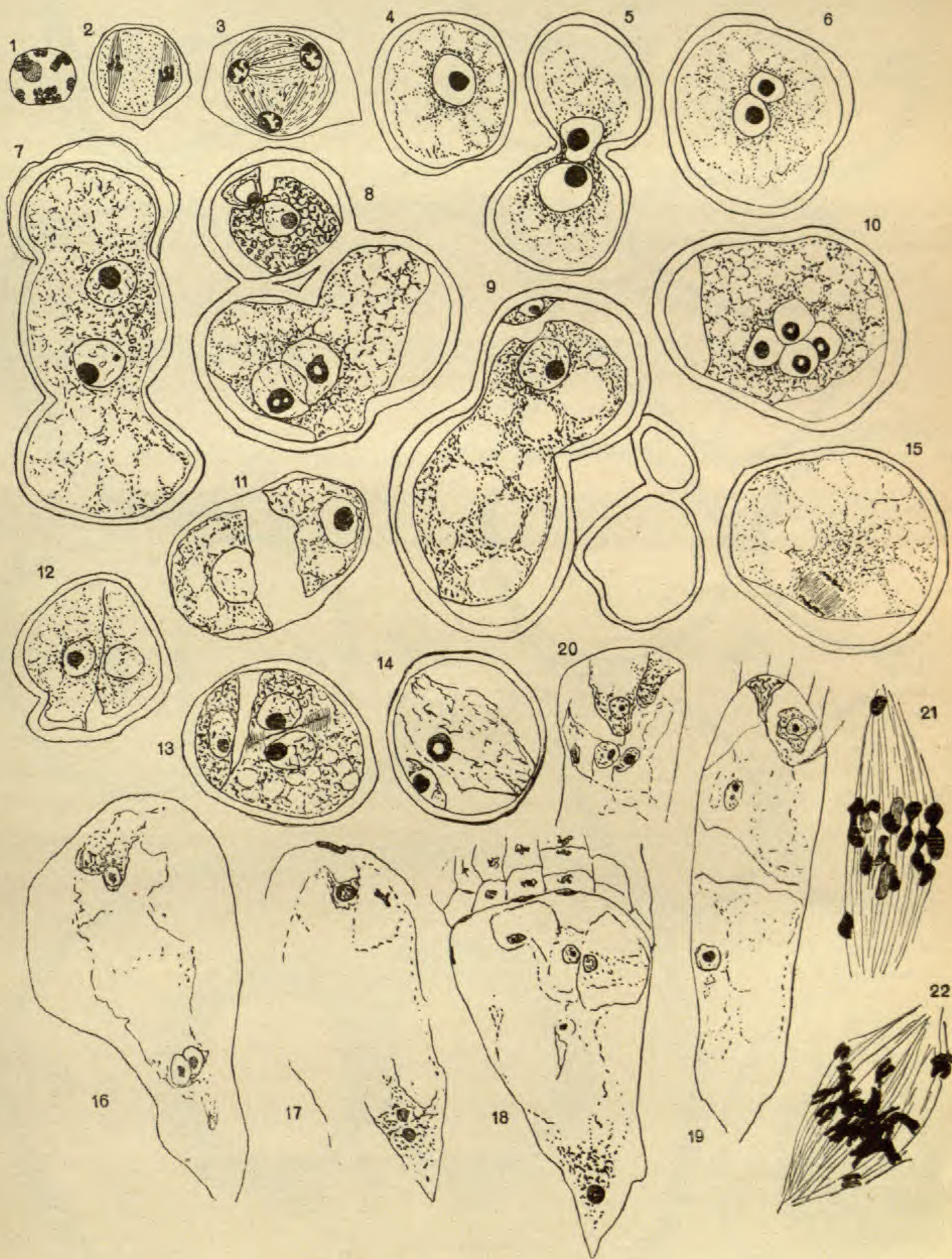
- 1) Jönsson, B., Om Embryosäckens utveckling hos Angiosperma. Lunds Univ. Arsskrift, Bd. XVI, 1881.
- 2) Longo, B., Un nuovo carattere di affinità tra le *Calycanthaceae* e le *Rosaceae* desunto dall' embriologia. Rend. d. R. Acc. dei Lincei, Bd. VII, 1898.

- 3) Peter, J., Zur Entwicklungsgeschichte einiger Calycanthaceae. Beitr. zur Biol. der Pfl., Bd. XIV, 1920.
- 4) Strasburger, E., Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVII, 1910.
- 5) Strasburger, E., Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908.
- 6) Ernst, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von *Tulipa Gesneriana* L., Flora Bd. LXXXVIII, 1901.
- 7) Juel, H. O., Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. Kgl. Svensk Vet. Ak. Handl., Bd. XXXIII, 1900.
- 8) Dahlgren, K. V. O., Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermibildung. Zeitschr. f. Bot., Bd. XII, 1920.
- 9) Murbeck, Sv., Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Arsskrift, Bd. XXXVI, L., 1901.
- 10) Ernst, A., Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreiche. Jena 1918.
- 11) Overton, J. B., Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905.
- 12) Overton, J. B., The organisation of nuclei in pollenmothercells etc. Ann. of Bot., Bd. XXIII, 1909.
- 13) Tischler, G., Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Archiv f. Zellforschung, Bd. I, 1908.

Figurenerklärung zu Tafel I.

Alle Abbildungen beziehen sich auf *Cal. fertilis*. Abb. 1—20 sind bei 1000facher, 21 und 22 bei 2250facher Vergrößerung gezeichnet. Bei der Wiedergabe wurden die Abb. auf $\frac{2}{3}$ verkleinert. 1—15 Pollenkorn, 16—22 Embryosack.

1. Synapsis, 12 Gemini.
2. Homöotypische Teilung, keine Zellwand vorhanden.
3. Simultane Zellwandbildung.
4. Normales einkerniges Pollenkorn.
5. Doppelpollenkorn mit erkennbarer Entstehung aus zwei Pollenmutterzellen.
6. Doppelpollen an seiner Größe und den beiden Kernen erkennbar.
7. Dreifachpollen, nur zwei Kerne im Schnitt getroffen.
8. Doppelpollen mit zwei Kernen, mit normalem Pollen verwachsen, in letzterem ist die generative Zelle bereits abgegeben.
9. Doppelpollen mit nur einem Kern, der sich bereits geteilt hat.
10. Vierfachpollen.
11. Doppelpollen mit zwei getrennten Protoplasten.
- 12.
13. Wie 11, in dem einen Pollenkorn wird die generative Zelle abgegeben.
14. Reifer Pollen in Degeneration.
15. Mehrfachpollenkorn, nach Verschmelzung der Kerne in Bildung der generativen Zelle begriffen.
16. Reifer Embryosack; Eizelle und zwei Polkerne.
17. Wie 16, Reste einer Synergide, Vorbereitung zur Teilung des Polkerns.
18. Reifer Embryosack; Eizelle, zwei Synergiden, ein Polkern in Degeneration, der andere in Vorbereitung zur Teilung.
19. Zweizelliges Endosperm, Eizelle noch ungeteilt.
20. Mehrzelliges Endosperm, Eizelle in Vorbereitung zur Teilung.
21. Reduktionsteilung, die Gemini trennen sich wieder.
22. Wie 21, die einzelnen Chromosomen zeigen bereits Längsspaltung.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [116](#)

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

Artikel/Article: [Zur Apogamie von Calycanthus 73-84](#)