Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen.

III. Zur Samenentwicklung einiger *Viola*-Bastarde.

Von **Karl Schnarf** (Wien).

(Mit 3 Textabbildungen.)

Die von A. Ernst[1]) und Ö. Winge[2]) aufgestellte Hypothese von der Entstehung der Apogamen durch Bastardierung hat mich angeregt, die in der Natur vorkommenden Bastarde auf ihre Fortpflanzungsverhältnisse hin zu untersuchen. Der Gedankengang, der mich dabei leitete, war ungefähr folgender: Die Bastard-Hypothese stützt sich in erster Linie darauf, daß die Apogamen und Bastarde in mancher Hinsicht ähnliche Erscheinungen zeigen, vor allem in dem cytologischen Verhalten. Diese Übereinstimmung legt es nahe, auf eine gemeinsame Ursache zu schließen. Ein Weg, die Richtigkeit der Hypothese zu prüfen, besteht nun darin, durch einen eingehenden cytologischen Vergleich bestimmter apogamer Arten mit ihren nächstverwandten, normal sexuellen zu zeigen, daß jene Bastarde sind. Dieser Weg ist z. B. von J. Holmgren[3]) betreten worden. Wir müssen uns aber klar sein, daß auf diese Weise im besten Falle gezeigt werden kann, daß eine apogame Art ein Bastard ist, nicht aber, daß die Apogamie eine Folge der Bastardierung ist, wie von Holmgren selbst zugegeben und von H. Winkler[4]) betont worden ist.

Ein anderer Weg, die Bastard-Hypothese zu prüfen, besteht nun darin, durch entwicklungsgeschichtliche Studien an Bastarden neues Material, sei es für oder wider sie, zu gewinnen. Wenn die Hypothese richtig ist, ist es nicht aussichtslos, unter den in der Natur vorkommenden Bastarden solche zu finden, die sich apogam erhalten oder wenigstens Ansätze zu dieser Vermehrung zeigen. Denn zweifellos sind Parthenogenesis und Apogamie phylogenetisch rezente Erscheinungen. Dies geht vor allem daraus hervor, daß diese Eigenschaften niemals im Pflanzenreiche Merkmale größerer systematischer Einheiten bilden; sie finden

---

[1]) A. Ernst, Über den Ursprung der apogamen Angiospermen. (Vierteljahrsschrift naturf. Ges. Zürich, 62., 1917.) — Derselbe, Bastardierung als Ursache der Apogamie (Jena 1918).

[2]) Ö. Winge, The chromosomes. Their numbers and general importance. (Comptes-rendus trav. Labor. Carlsberg, 13., 1917, p. 132—275.)

[3]) J. Holmgren, Cytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. (Svenska Vetensk.-akad. Handl., 59., 1919, Nr. 4, 7.)

[4]) H. Winkler, Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Tier- und Pflanzenreiche (Jena, 1920), S. 158f.

sich nur als Besonderheiten einzelner Arten oder Varietäten. Sie treten vor allem in polymorphen Artengruppen auf. Wenn daher wirklich Bastardierung ihre Ursache ist, so werden sie auch heute noch auf diesem Wege entstehen. Es entsteht daher die Frage: Gibt es unter den heute sich bildenden Bastarden irgendwelche, die sich parthenogenetisch oder apogam fortpflanzen? Selbst Winkler, der sich vor allem auf Grund eines eingehenden Studiums des Tierreiches auf das schärfste gegen die Bastard-Hypothese ausspricht, hält es nicht für ausgeschlossen, daß zwischen Parthenogenesis und Bastardierung Beziehungen bestünden. Diese würde nicht die Ursache für die Parthenogenesis sein, „sondern sie würde nur Bedingungen schaffen, die den Eintritt der Parthenogenesis erleichterten“ [1]).

Ich erlaube mir nur in Kürze [2]), über eine erste Reihe von Beobachtungen an einigen Bastarden einheimischer, zweiachsiger Veilchen zu berichten. Die Aussicht, unter diesen etwa einen „parthenogenetischen Bastard“ zu treffen, war mit Rücksicht auf die hervorragende Befähigung dieser Gattung zu vegetativer Fortpflanzung nicht besonders groß. Immerhin findet sich in der Literatur die Vermutung, daß bei den Veilchen Parthenogenesis vorkommt. E. L. Greene [3]) glaubt, daß die kleistogamen Blüten der gewöhnlichen Veilchenarten sich parthenogenetisch fortpflanzen. Er glaubt dies, weil er in solchen Blüten zum Teile keinen Pollen gefunden hat. „They do not oven develop anthers, but only very feeble and utterly sterile rudiments of such an organ; yet from these evidently unisexual and holly subterranean flowers most of the seed, if not all of it, by which these species are propageted, is produced.“

Das Material zu meinen Beobachtungen wurde in der Umgebung von Wien gesammelt und an Ort und Stelle mit einem Gemisch von 1 Teil Eisessig und 2 Teilen Alkohol fixiert. Ich wurde dabei in äußerst dankenswerter Weise von Herrn Direktor K. Ronniger unterstützt, der jedes zu fixierende Exemplar genau untersuchte. Lebendes Material von *Viola Kalksburgensis* erhielt ich von Herrn Dr. E. Korb, dem ich hiefür und für manche liebenswürdig erteilte Auskunft ebenfalls zu zu bestem Danke verpflichtet bin.

Viola permixta Jordan (*V. odorata* × *hirta*).

Von diesem Bastard konnte ich ziemlich reichhaltiges Material untersuchen, so daß mir die wichtigsten Stadien vorlagen. In einem

---

[1]) H. Winkler, a. a. O., S. 159.

[2]) Deshalb wird von einem Vergleich mit den in der Literatur über Bastarde niedergelegten Angaben und Theorien abgesehen.

[3]) E. L. Greene, Parthenogenesis in common plants. (The plant World, 1., 1898, p. 102f.) Weitere Literaturangaben bei H. Winkler, Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche (Progr. rei bot., 2. Bd., 3. Heft, 1908).

Stadium, da beide Integumente in Form von deutlichen Ringwülsten ausgebildet sind, findet man bereits die ersten Stadien der Embryosackentwicklung[1]). Fig. 1 zeigt einen Nuzellus mit der Sporenmutterzelle, deren Kern sich im Synapsisstadium befindet. Über dieser liegen zwei Deckzellen. Dieses Stadium sowie die folgenden der Reduktionsteilung

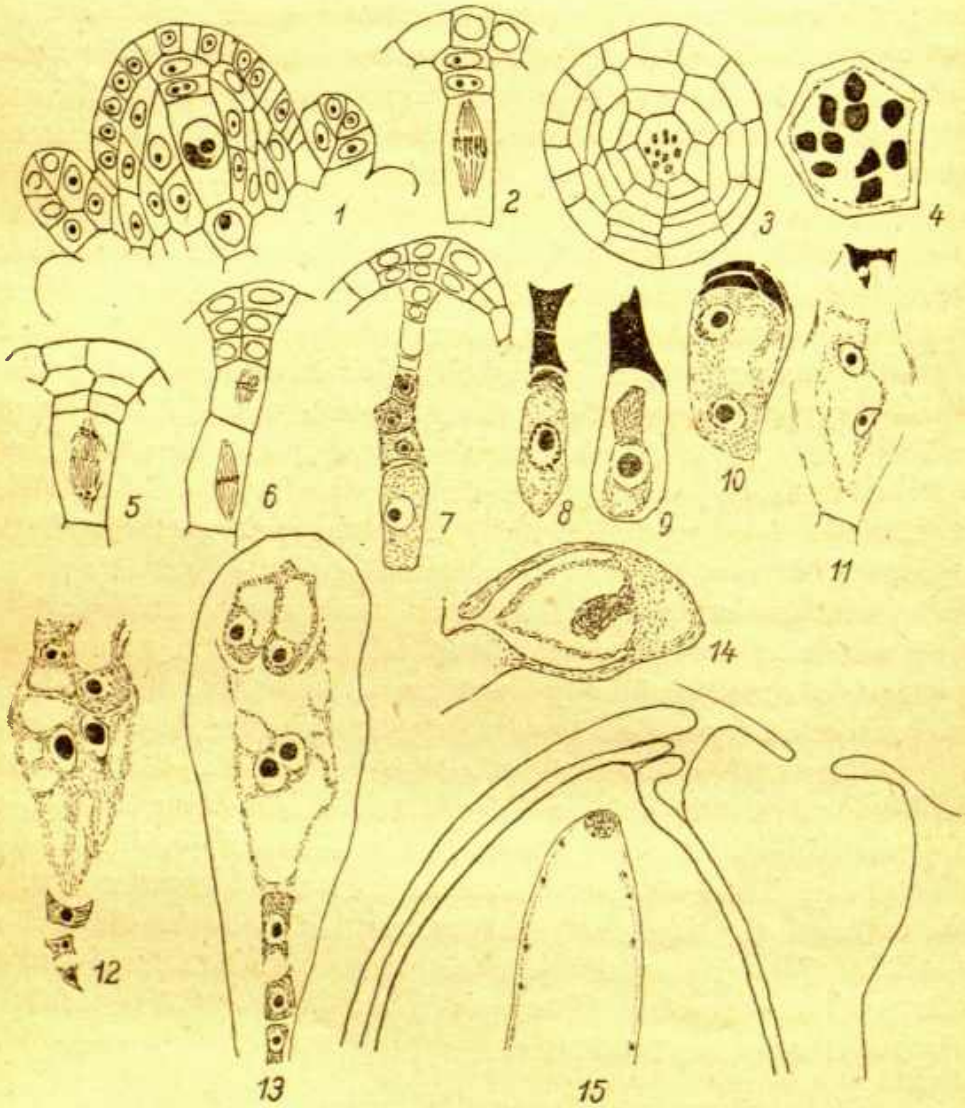

Abb. 1 (Fig. 1—15).

wiesen gar nichts besonderes auf. Ich sah die Diakinese, die Metaphase (Fig. 2) und die Anaphase der (Fig. 5) heterotypischen Teilung. Die

[1]) Über die Embryologie von *Viola* vergleiche: J. Vesque, Nouvelles recherches sur le développement des phanérogames angiospermes. (Ann. sc. nat., Bot., sér. VI, t. 8, 1879.) — M. C. Bliss, A contribution to the life history of *Viola*. (Ann. of Bot., 26., 1912, p. 155—163.)

Diakinese und die Metaphase (Fig. 3 u. 4) gaben mir Gelegenheit, die Chromosomen mit Sicherheit zu zählen. Ich fand 10 als haploide Zahl. Leider ist es mir bis jetzt nicht gelungen, die Chromosomenzahl der Elternarten festzustellen und auch in der Literatur scheinen keine Angaben darüber vorzuliegen. Erwähnen möchte ich, daß Y. Miyaji[1]) $x = 10$ bei *Viola grypoceras*, *verecunda* und *nipponica* fand, während andere Arten, die von diesem Autor untersucht wurden, 6 oder ein Vielfaches von 6 aufweisen.

Ich glaube, meine Beobachtungen bezüglich des ersten Schrittes der Reduktionsteilung dahin zusammenfassen zu können, daß dieser Bastard keine Störung des Chromatinapparates aufweist. Weder in der Diakinese noch in der Metaphase kommt es zu den gewissen, bei Bastarden und Apogamen beobachteten Unregelmäßigkeiten. Auch der 2. Teilungsschritt geht normal vor sich (Fig. 6). Von den so entstandenen Tetraden wird die unterste gefördert (Fig. 7). In dieser Zeit finden sowohl in den Deckzellen als auch in den terminal gelegenen Epidermiszellen Zellvermehrungen statt, welche den Embryosack tiefer in den Nuzellus versenken.

Erst von diesem Stadium an, also nach Abschluß der Reduktionsteilung, läßt der Bastard Störungen im Gametophyten erkennen. Fig. 8 u. 9 stammen aus demselben Fruchtknoten. Fig. 8 zeigt unter den degenerierten Schwesterzellen den einkernigen Embryosack in tadelloser Erhaltung, Fig. 9 in anscheinender Degeneration. Diese prägt sich darin aus, daß das Plasma nicht den ganzen, ihm zur Verfügung stehenden Raum ausfüllt. Man wird vielleicht sagen, daß diese Schrumpfung als Kunstprodukt keine besondere Beachtung verdiene. Aber sagt nicht gerade der Umstand, daß bei einem Teile der Embryosäcke Schrumpfung eintritt, bei einem anderen unter den gleichen Verhältnissen aber nicht, etwas aus? Und die folgenden Zustände weisen in dieselbe Richtung. Fig. 10 u. 11 sind zweikernige Embryosäcke, der erstere normal, der letztere plasmaarm und stark geschrumpft, der erstere mit großen, der letztere mit viel kleineren Kernen. Wohlerhaltene, zweikernige Embryosäcke sind dabei sehr selten unter zahlreichen degenierten zu finden, von welchen wieder nur wenige das Aussehen der Fig. 11 haben, wogegen die meisten überhaupt nur eine stark Farbstoff festhaltende, nicht weiter auflösbare Masse enthalten. Je ältere Stadien man kennen lernt, um so seltener sind die normalen, plasmareichen, um so mehr überwiegen die abgestorbenen Embryosäcke. Das achtkernige Stadium in normaler Ausbildung ist nur ganz vereinzelt zu finden (Fig. 12). Fig. 13 zeigt wieder als Gegenstück dazu einen abnormen, achtkernigen Embryosack aus

[1]) Y. Miyaji, Untersuchungen über die Chromosomenzahlen bei einigen *Viola*-Arten. Bot. Mag. Tokyo, 1913, 27. p. (443).

demselben Fruchtknoten. Der letztere unterscheidet sich von jenem wieder durch seine Plasmaarmut. Wenn wir ferner den Eiapparat betrachten, so werden wir die Zelle rechts als Eizelle, die links als eine der Synergiden auffassen (die andere ist im Nachbarschnitt); sicher ist jedoch diese Deutung nicht, denn wir vermissen die charakteristische Lagerung der Vakuolen. Die Polkerne liegen vom Eiapparat ziemlich weit weg. Das einzige, was im degenerierten Embryosack besser erhalten ist als im normalen, sind die drei hintereinander liegenden Antipoden.

Untersuchen wir schließlich Fruchtknoten, die durch ihre Größe den ziemlich reifen reinrassiger Veilchen gleichen, so finden wir in ihnen die Hauptmasse der Samenanlagen als ganz verkümmerte Reste etwa vom Aussehen der Fig. 14. Am besten erhalten ist an ihnen noch das äußere Integument; das innere ist ein zusammengeschrumpftes Häutchen und der Nuzellus ein ganz kleiner, degenerierter Zapfen. Nur einige wenige Samenanlagen (z. B. 3 oder 4 in einem Fruchtknoten) sind weiterentwickelt; sie enthalten einen kugeligen, mehrzelligen Embryo und einen Plasmabelag mit freien Endospermkernen. (Vergl. Fig. 15, die bei gleicher Vergrößerung gezeichnet ist, wie Fig. 14.) Daß die Embryonen durch Befruchtung entstanden sind, zeigen die auch in diesem Stadium in der Mikropyle nachweisbaren Pollenschläuche.

Die Samenentwicklung von *Viola permixta* zeigt also, daß die Reduktionsteilung, die zur Bildung des weiblichen Gametophyten führt, ganz ungestört vor sich geht. Die weitere Entwicklung liefert krankhaft aussehende, plasmaarme Embryosäcke, die früher oder später schrumpfen; nur einige wenige bilden sich völlig normal aus und können durch Befruchtung Embryonen erzeugen.

Wie sich die Pollenkörner verhalten, kann ich aus meinem Materiale nur teilweise entnehmen, da die Stadien der Reduktionsteilung fehlen. Die fertigen Pollenkörner zeigen aber ähnliches, wie die Embryosäcke. Einige wenige erreichten volle Größe, waren inhaltsreich, vor allem vollgepfropft mit Stärke. Diese keimen vielfach noch in den Pollensäcken aus. Die meisten (ich fand im Durchschnitt 97% sterilen Pollen in den Schnitten durch noch nicht entleerte Pollensäcke) waren klein, äußerst plasmaarm oder sogar ohne feststellbaren Inhalt. Es zeigt also bei *Viola permixta* der männliche und der weibliche Gametophyt dieselben Degenerationszeichen.

Viola Kalksburgensis Wiesb. (*V. alba* × *cyanea*)

konnte nur an unvollständigem Material studiert werden. Zur Blütezeit sind in den Fruchtknoten nur mehr ganz geschrumpfte Ovula (etwa vom

Aussehen der Fig. 14) zu finden. Ein einziges Mal fand ich eine Samenanlage mit gut ausgebildetem, achtkernigem Embryosacke.

Viola hirtaeformis Wiesb. (*V. ambigua* × *hirta*).

Über diesen Bastard kann ich aus Mangel an Material nur über Stadien der Samenentwicklung berichten, die aus geöffneten Blüten oder dem Aufblühen nahen Knospen stammen.

Weitaus die meisten Samenanlagen enthielten an Stelle des Embryosackes nur abgestorbene, stark färbbare Reste, die von einem Hof leerer Nuzelluszellen umgeben waren. Das Zugrundegehen des heranwachsenden Embryosackes scheint bei diesem Bastarde etwas früher zu erfolgen als bei *V. permixta*, denn mehrkernige Embryosäcke waren noch viel seltener zu finden als bei dieser. Fig. 17 zeigt einen zweikernigen, ziemlich plasmareichen Embryosack. Oberhalb desselben sollte man die Reste der zugrunde gegangenen Tetradenzellen erwarten, wie wir sie im entsprechenden Stadium von *V. permixta* (Fig. 10) gefunden haben. Dieser Befund macht eine Störung der Tetradenbildung wahrscheinlich. In dieselbe Richtung weist eine in Fig. 16 dargestellte Beobachtung. Wir sehen hier an Stelle des Embryosackes zwei übereinanderliegende Zellen. Die chalazal gelegene enthält außer einer großen Vakuole einen im Umriß etwa rechteckigen — wohl nicht ganz normalen — Kern. Die mikropylare ist etwas reicher an Plasma, enthält ebenfalls eine Vakuole und zwei Kerne. Der eine von diesen ist groß und normal, der andere sehr klein. Obwohl da eine nicht völlige Sicherheit gebende Entwicklungsreihe vorliegt, ist es doch wohl nicht zu kühn, zu behaupten, daß dieses Stadium auf eine unregelmäßige Reduktionsteilung hindeutet. Bei der heterotypischen Teilung kam es zur Bildung einzelner „versprengter" Chromosomen, die in dem „Kleinkern" vereinigt wurden, während die Hauptmenge der Chromosomen die beiden großen Kerne lieferte. Mit der Kernteilung wurde die Querwand angelegt. Fig. 18 zeigt einen sehr plasmaarmen, vierkernigen Embryosack. Achtkernige Embryosäcke haben das Aussehen von Fig. 13. Gesunde dieses Stadiums fehlen vollständig. Ich glaube, daß dieser Bastard überhaupt keine lebensfähigen Embryosäcke und daher auch keine Samen hervorbringt.

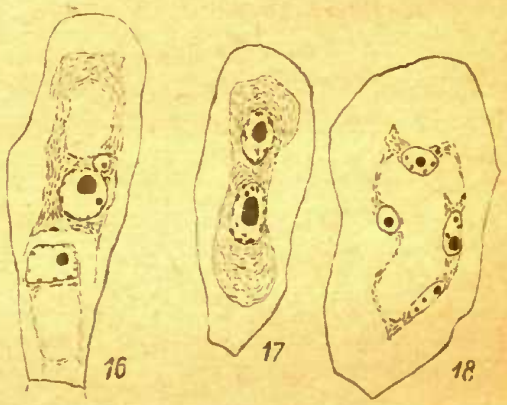

Abb. 2 (Fig. 16–18).

Viola Haynaldi Wiesb. (*V. ambigua* × *cyanea*).

Dieser Bastard ist dadurch ausgezeichnet, daß er nicht nur im Gametophyten, sondern auch im Sporophyten verschiedene Unregelmäßigkeiten zeigt. Ich fand zunächst Blütenknospen, deren Staubgefäße überhaupt keine Pollensäcke ausbildeten. Schnitte durch die Gegend, wo diese hätten sein sollen, zeigten nicht die Spur eines sporogenen Gewebes. Vielleicht lagen auch Greene nur Bastarde vor, als er die eingangs erwähnten Beobachtungen machte. Während die Unterdrückung der Zellenbildung nur bei einzelnen Blüten gefunden wurde, ist eine andere Erscheinung ganz allgemein, nämlich die geringe Zahl von Samenanlagen, die im Fruchtknoten angelegt werden. Die Elternarten weisen, wie ich mich überzeugt habe, eine viel größere Zahl von Samenanlagen in den Fruchtknoten auf als ihr Bastard, bei welchem ich schätzungsweise nur den dritten Teil gefunden habe. Ja, vereinzelt fand ich hier sogar Fruchtknoten, die nur ganz wenige Samenanlagen enthielten.

Es zeigt somit *V. Haynaldi* im Androeceum und im Gynoeceum die Neigung zum Vegetativwerden. Auf Grund meines Materiales kann ich leider nicht sagen, ob nicht auch das Extrem in dieser Richtung, die Vergrünung, auftritt.

Eine ähnliche Variabilität, wie sie sich in der Ausbildung der Blüte darbietet, findet sich auch in der Ausbildung der Ovula. Die allerjüngsten Stadien sind ganz normal. So zeigt Fig. 19 ein junges Ovulum, in welchem das Archespor noch gar nicht herausdifferenziert ist. Es prägt sich an ihm bereits der Beginn der Krümmung aus und in der Epidermis treten die ersten Zellteilungen auf, welche die Anlegung des inneren Integumentes einleiten. In späteren Stadien finden wir dagegen oft anormale Formen. Einige sehr abweichende Fälle seien besprochen. Fig. 26 stammt aus einem fast leeren Fruchtknoten. An den Plazenten desselben waren fast nur unregelmäßige Gebilde zu finden, die auch nicht annähernd die Form einer Samenanlage hatten. Das einzige Gebilde, das deutlich eine solche ist, zeigt Fig. 26 im Längsschnitt. Es ist ein atropes Ovulum mit beiden Integumentanlagen. Die Fig. 28—30 stammen aus einem Fruchtknoten, der außer einer Anzahl normaler Samenanlagen die abgebildeten enthielt. Alle drei sind atrop. Fig. 29 besitzt nur ein Integument. In Fig. 28 ist das innere vollkommen normal, das äußere nur auf einer Seite als abnorm gestaltetes Anhängsel zu finden. In Fig. 30 sind beide Integumente ausgebildet, dagegen der Nuzellus außerordentlich breit. Hier war keine Anlage des Embryosackes zu finden. Die äußersten Schichten des Nuzellus bestanden aus plasmareichen, meristematischen Zellen und gingen gegen innen zu in ein aus größeren, plasmaarmen Zellen bestehendes Gewebe über. Auch die ana-

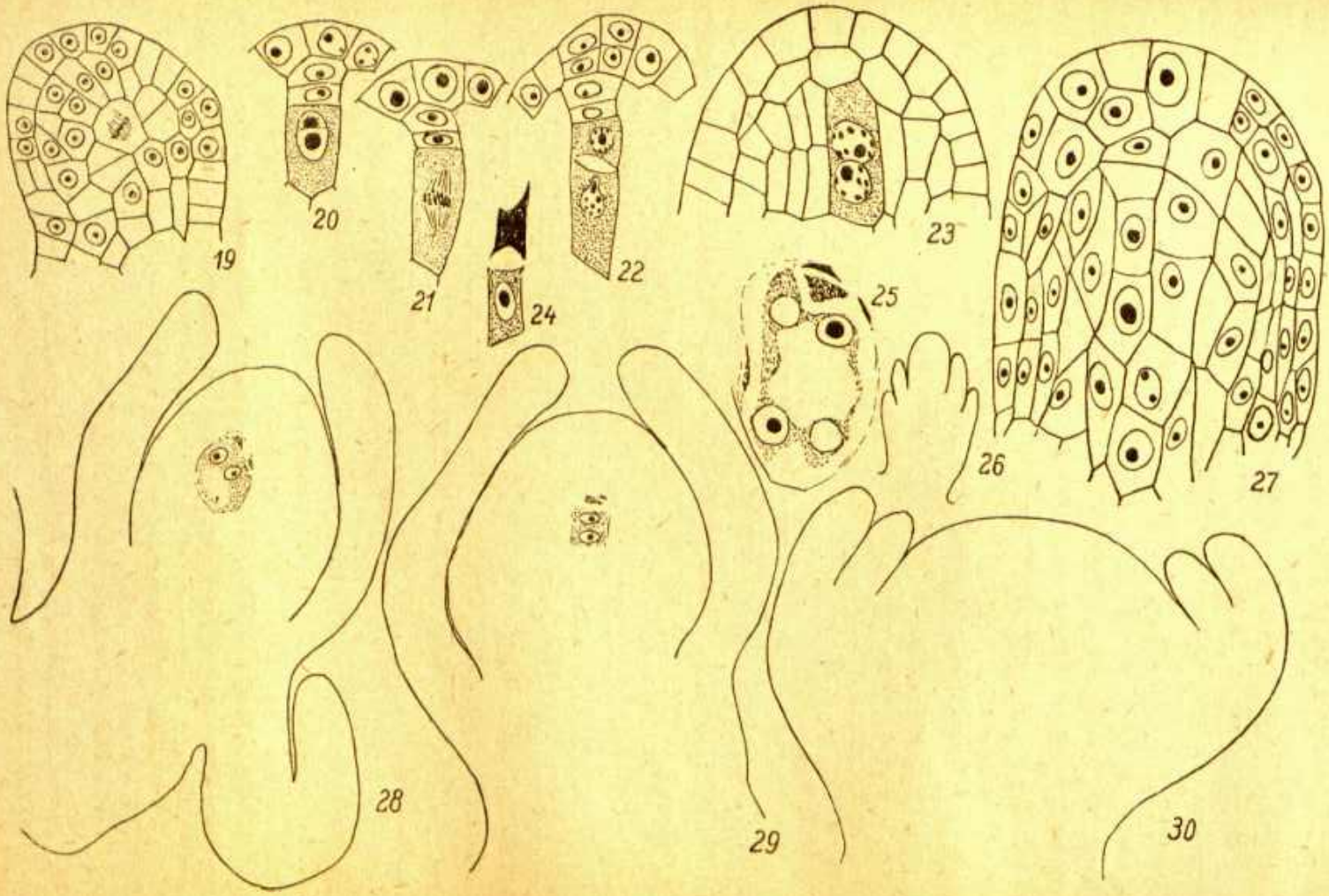

Abb. 3 (Fig. 19—30).

tropen Ovula sind in späteren Stadien insoferne nicht ganz normal, als die Integumente weniger die Neigung zeigen, sich über dem Nuzellus zusammenzuneigen, als es in gleichartigen Stadien der reinrassigen Arten der Fall ist.

Was die Entwicklung des Embryosackes anbelangt, so sah ich sehr häufig die Synapsis (Fig. 20) und einige Male die Metaphase der heterotypischen Teilung (Fig. 21). Ob die Scheidung der Chromosomen normal vor sich geht, weiß ich nicht. Durch den ersten Teilungsschritt entstehen meist zwei ungleich große Zellen (Fig. 22). Der homöotypische Teilungsschritt scheint zu unterbleiben. Niemals konnte ich eine Tetrade finden. Daß sogar nicht unter allen Umständen eine Dyade gebildet wird, zeigt Fig. 23, die nach meiner Auffassung ein Stadium darstellt, wo die heterotypische Teiiung von keiner Wandbildung begleitet war. In Fig. 24 sehen wir die obere der Dyadenzellen desorganisiert. Fig. 27 stellt den medianen Schnitt durch den Nuzellus des in Fig. 26 abgebildeten Ovulums dar. Die äußeren Zellen sind hier klein und plasmareich, die inneren größer und ziemlich plasmaarm. In den an der Spitze gelegenen Epidermiszellen ist eine Zellteilung eingetreten. Zwischen dieser so zweischichtig gewordenen Epidermispartie und zwei durch größere Kerne ausgezeichnete Dyadenzellen liegen zwei Schichtzellen. Wegen der auffallenden Plasmaarmut kommt es mir ganz unwahrscheinlich vor, daß sich in diesem Ovulum ein Embryosack entwickelt hätte. Von späteren Embryosackstadien konnte ich nur das zweikernige wiederholt (Fig. 28 u. 29) und ein einziges Mal das vierkernige (Fig. 25) finden. Das achtkernige kam mir überhaupt nicht zu Gesicht, obwohl ich auch stark angeschwollene Fruchtknoten von abgeblühten Blüten untersucht habe. Der Bastard ist sicher vollkommen unfruchtbar, wie übrigens schon von Focke (Pflanzenmischlinge, S. 47) angegeben worden ist.

Figurenerklärung.

Die meisten Figuren wurden mit Hilfe von Leitz' hom. Imm. $^1/_{12}$ *a* und Leitz' Zeichenokular 3, nur die Figuren 14, 15, 26, 28, 29 und 30 unter Anwendung von Trockensystemen gezeichnet. Für die Reproduktion wurden die Figuren verkleinert und die absolute Vergrößerung ist durch die Zahl in Klammern angegeben.

1—15. *Viola permixta.*

1. Junge Samenanlage mit den sich entwickelnden Integumenten; Embryosackmutterzelle mit Kern in Synapsis (493).
2. Embryosackmutterzelle; heterotypische Teilung (493).
3. Querschnitt durch den Nuzellus in demselben Stadium (493).

4. Kernplatte der heterotypischen Teilung daraus bei stärkerer Vergrößerung (1150).
5. Anaphase der heterotypischen Teilung (493).
6. Homöotypische Teilung (493).
7. Tetrade; darüber Schichtzellen und zweischichtige Epidermis (493).
8. Einkerniger Embryosack mit den desorganisierten Makrosporen (493).
9. Dasselbe Stadium, geschrumpft (493).
10. Zweikerniger Embryosack, gut ausgebildet (493).
11. Dasselbe Stadium, krankhaft (493).
12. Achtkerniger Embryosack, gut ausgebildet (493).
13. Dasselbe Stadium, krankhaft (493).
14. Degeneriertes Ovulum im Längsschnitt, schwach vergrößert (55).
15. Oberer Teil eines Ovulums mit Embryo und Endosperm aus demselben Fruchtknoten wie 14, bei derselben Vergrößerung (55).

16—18. *Viola hirtaeformis.*

16. Abnorme Dyade (493).
17. Zweikerniger Embryosack (493).
18. Vierkerniger Embryosack (493).

19—30. *Viola Haynaldi.*

19. Sehr junges Ovulum (493).
20. Sporenmutterzelle mit Kern in Synapsis (493).
21. Ebenso mit Spindel der heterotypischen Teilung (493).
22. Dyade; darüber Schichtzellen und zweischichtige Epidermis (493).
23. Nuzellus mit abnormer Sporenmutterzelle (493).
24. Einkerniger Embryosack; darüber desorganisierte Schwesterzelle (493).
25. Vierkerniger Embryosack (493).
26. Junges, atropes Ovulum, schwach vergrößert (49).
27. Nuzellus aus demselben, stark vergrößert (493).
28. Abnormes Ovulum (256).
29. Abnormes Ovulum (256).
30. Abnormes Ovulum (192).

Nähere Erklärung im Text.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: 071

Autor(en)/Author(s): Schnarf Karl

Artikel/Article: Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. 190-199