

Die Polyembryonie bei *Cynanchum vincetoxicum* (L.) Pers.

von

Dr. Gustav Seefeldner.

Aus dem Institut für systematische Botanik der k. k. Universität in Graz.

(Mit 4 Tafeln und 8 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 7. März 1912.)

Einleitung.

In der fachwissenschaftlichen Literatur¹ finden wir oft als Beispiel für die Bildung der Embryonen aus den Synergiden *Vincetoxicum nigrum* Moench. und *V. medium* Decne. angeführt. G. Chauveaud² hat im Jahre 1892 eine Arbeit veröffentlicht, in der er mitteilt, daß die Polyembryonie, die bei *V. nigrum* und *medium* normalerweise vorkommt, darauf zurückzuführen sei, daß die drei oder mehreren Zellen, die er am oberen Ende des Embryosackes findet, befruchtet werden und sich aus jeder dieser befruchteten Zellen ein Embryo entwickelt. Außerdem beobachtete er im Pollenschlauche 4 bis 5 verlängerte Körperchen, die er für generative Kerne hält, und spricht die Vermutung aus, diese Kerne könnten bei der Befruchtung eine aktive Rolle spielen.

¹ Coulter and Chamberlain, Morphology of Angiosperms (Morph. of Spermatoph., Part. II). New York-London 1903, p. 217.

Alfred Ernst, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryos von *Tulipa Gesneriana* L. Flora 1901, p. 67.

² G. Chauveaud, Sur la fécondation dans les cas de polyembryonie. Compt. Rendus, 1892, Bd. 114, p. 504.

So gilt seither die Art der Polyembryonie bei *V. nigrum* und *medium* als Beispiel für Synergidenembryobildung.

Herr Prof. Dr. K. Fritsch stellte mir die Aufgabe, zu untersuchen, wie die Befruchtung und Embryobildung der nahe verwandten und bei uns einheimischen Art *Cynanchum vincetoxicum* (L.) Pers.¹ vor sich gehe.

Dieser Aufgabe bin ich nachgekommen und werde nun versuchen, im folgenden die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Art der Polyembryonie bei *C. vincetoxicum* (L.) Pers. wiederzugeben.

An dieser Stelle sei es mir gestattet, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Karl Fritsch, für die vielseitigen Anregungen und Ratschläge während der Abfassung der Arbeit wärmstens zu danken.

Methode der Untersuchung.

Das zu untersuchende Material wurde in Juel'scher Lösung fixiert und hierauf in 70 bis 80 prozentigem Alkohol aufbewahrt. Vor der Verarbeitung kam das Material in Alkohol und wurde darin allmählich gehärtet, 1 bis 2 Tage in Chloroform oder Xylol gegeben und dann in Paraffin von 45 und 50° eingebettet. Die Mikrotomschnitte sind 10 bis 14 μ dick.

Die Objekte sind nach der Dreifärbungsmethode von Flemming gefärbt. Die Schnitte blieben etwa 12 Stunden in Safranin, wurden dann mit 95 prozentigem Alkohol ausgewaschen und hierauf kurze Zeit in Gentianaviolett gelegt. Dann wurden die Schnitte mit Wasser abgespült, ganz kurz mit Orange G behandelt, mit Alkohol übergossen, mit Nelkenöl kurz ausgewaschen und schließlich in Xylol-Kanadabalsam eingebettet.

Entwicklung und Bau des Embryosackes.

Im jüngsten Stadium, das mir von *C. vincetoxicum* zur Verfügung stand, fand ich die Samenanlage bereits in Nucellar-

¹ Zu dieser Arbeit wurde neben *Cynanchum vincetoxicum* (L.) Pers. auch *C. laxum* Bartl. als Untersuchungsmaterial verwendet, ohne dabei auf die Unterscheidung der beiden Arten Rücksicht zu nehmen.

körper und Funiculus differenziert. Wie G. Chauveaud¹ für *Vincetoxicum nigrum* und *medium* beobachtet hat, kommt auch hier kein Integument zur Entwicklung, eine Erscheinung, die wahrscheinlich auf Rückbildung zurückzuführen ist. Das Fehlen der Integumente ist übrigens schon bei verschiedenen Pflanzen beobachtet worden.²

In diesem Stadium finden wir mitten in dem völlig gleichartig aussehenden Meristem des Nucellus eine Zelle, die durch ihre Größe, Gestalt und durch ihren großen Kern von den umgebenden Zellen leicht zu unterscheiden ist.

Nachdem nun diese Archesporzelle bis zu einer bestimmten Größe herangewachsen ist, teilt sie sich in 2 Zellen.

Von diesen beiden Tochterzellen kommt bei *Cynanchum vincetoxicum* nur die untere zur Weiterentwicklung, indem sich daraus der Embryosack bildet. Die obere Tochterzelle, die als potentielle Makrospore aufzufassen ist, entwickelt sich dagegen nicht weiter, sondern wird zerdrückt und resorbiert und ist in späteren Stadien nur noch als formlose Masse oberhalb des Embryosackes zu sehen. Chauveaud³ hat bei *Vincetoxicum nigrum* und *medium* gefunden, daß sich die Archesporzelle, die sich durch stärkeres Wachstum von den übrigen Nucellarzellen differenziert, nicht teilt, sondern sich direkt in den Embryosack umwandelt.

Wir finden den oben beschriebenen Typus der Entwicklung des Embryosackes von *Cynanchum vincetoxicum* unter anderen noch bei:

Allium fistulosum,⁴

Datisca cannabina,⁵

¹ G. Chauveaud, Sur la structure de l'ovule et de enveloppement du sac embryonnaire du *Dompte venin* (*Vincetoxicum*). Comptes Rendus, Bd. 114, 1892, p. 313.

² R. v. Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik. 1908. II. Bd., St. 177.

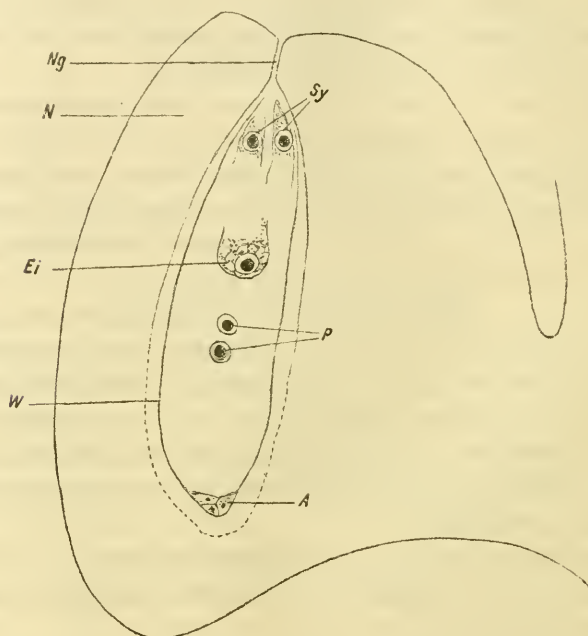
³ G. Chauveaud, op. cit., Nr. 2.

⁴ E. Strasburger, Angiosp. und Gymn. Jena 1879.

⁵ W. Himmelbauer, Eine blütenmorphologische und embryologische Studie über *Datisca cannabina* L. Aus den Sitzungsberichten der kais. Akad. d. Wiss. in Wien, mathem.-naturw. Kl., Bd. CXVIII, Abt. I, Febr. 1909, p. 11. NB. Die drei folgenden Arten sind ebenfalls dort angeführt.

Ornithogalum pyrenaicum,
Agraphis campanulata,
Dieffenbachia.

Noch bevor bei *Cynanchum vincetoxicum* die obere abgestorbene Zelle ganz resorbiert ist, hat sich oft schon der Kern der unteren Zelle, die wir als Embryosack ansprechen, geteilt.



Textfig. I. Reife Samenknoepe.

N Nucellus, *Ng* Nucellargang, *W* Embryosackwand, *Sy* Synergiden, *Ei* Eizelle, *P* Polkern, *A* die 3 Antipoden.

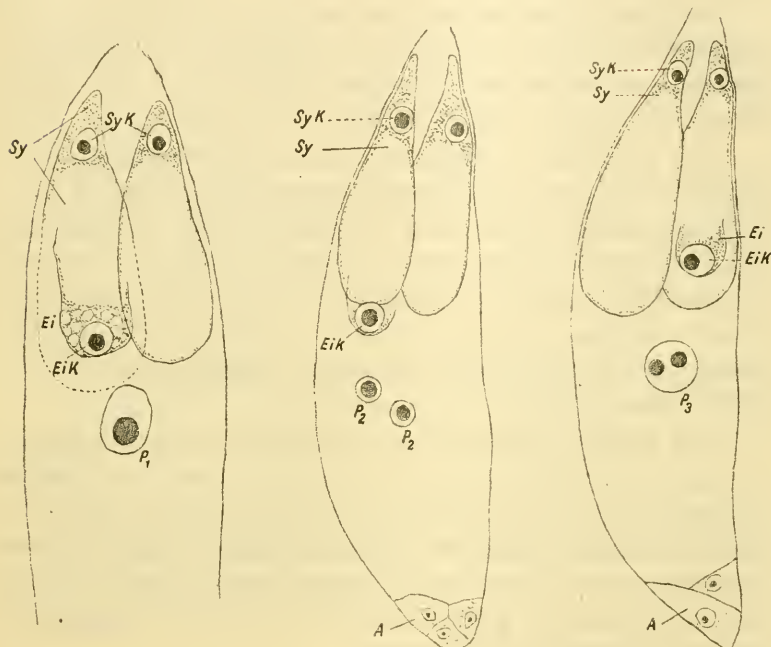
Die beiden Kerne wandern in entgegengesetzter Richtung auseinander und lassen eine große Vakuole zwischen sich.

In diesem Stadium finden wir fast immer noch oberhalb des Embryosackes die Reste der einen bereits abgestorbenen Schwesterzelle.

Die weitere Entwicklung des Embryosackes geht in der gewöhnlichen Weise vor sich. Die beiden Tochterkerne oder

Archegoninitialen, wie sie Porsch bezeichnet,¹ teilen sich abermals. Es enthält also der Embryosack in diesem Stadium 4 Kerne.

Durch den nächsten Teilungsschritt entstehen aus den 4 Kernen 8, von denen sich 3 zum Eiapparat, 3 zu den Antipoden und 2 als Polkerne anordnen.



Textfig. II.

Textfig. III.

Textfig. IV.

3 reife Embryosäcke: Sy Synergiden, SyK Kern der Synergiden, Ei Eizelle, Eik Eikern, P_1 und P_3 Verschmelzungsprodukte der beiden Polkerne, P_2 Polkerne. A Antipoden.

Die Samenknospen sind zur Zeit der Reife des Embryosackes anatrop hängend. Wie schon früher erwähnt wurde, ist kein Integument vorhanden. Der Nucellus ist nicht besonders reichlich entwickelt und besteht aus lauter gleichförmigen

¹ O. Porsch, Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Jena 1907.

Zellen. Von dem oberen Ende der Samenknospe bis zum Eiapparat ist das Nucellargewebe von einem sehr schmalen Kanal durchsetzt, durch den der Pollenschlauch in den Embryosack eindringt. Im folgenden werde ich diesen Kanal als Nucellargang (Textfig. 1 *Ng*) bezeichnen. Der wachsende Embryosack hat die ihm zunächst liegenden Nucellarzellen zerdrückt und resorbiert.

Der reife Embryosack ist in die Länge gestreckt und verschmälert sich an beiden Enden. Im oberen Teile des Embryosackes liegt der Eiapparat, der aus 1 Eizelle und 2 Synergiden besteht (Textfig. I, II, III, IV *Ei Sy*).

Die Synergiden haben eine langgezogene flaschenförmige Gestalt. In ihrem verschmälerten oberen Teile liegt in einer Plasmaansammlung der Kern (Textfig. II, III, IV *Syk*) und unterhalb je eine auffallend große Vakuole, welche den unteren Teil der Synergide bauchförmig auftreibt. Während die oberen Enden zwischen sich einen Raum frei lassen, in den der Nucellargang mündet, liegen die unteren aufgeblasenen Enden dicht aneinander.

Die Eizelle liegt zwischen, respektive neben den beiden Synergiden (Textfig. I, II, III, IV *Ei*). Der Kern der Eizelle (Textfig. I, II, III, IV *Eik*) liegt zum Unterschied von den Synergiden im unteren breiteren Ende, und zwar in einer reichen Ansammlung von Plasma und Stärkekörnern. Nach oben hin läßt das Plasma eine große Vakuole frei, die meist kleiner ist als die Vakuolen der Synergiden.

Zwischen den Antipoden und dem Eiapparat liegen in reichliche Stärke eingehüllt die beiden Polkerne (Textfig. I, III *P*).

Meist sind dieselben in nächster Nähe des Eiapparates zu finden, und zwar liegen sie dort meist dicht aneinander. Sehr oft werden die beiden Polkerne miteinander verschmolzen angetroffen (Textfig. II, *P*₁, IV, *P*₃) und zeigen dann meist 2 Nucleoli, oft aber auch nur einen einzigen, der aber dann ungefähr doppelt so groß ist, wie die beiden einzelnen. Auch der Verschmelzungskern ist natürlich doppelt so groß wie die beiden einzelnen Polkerne.

Bezüglich der Größe der Kerne des Eiapparates und der Polkerne möchte ich bemerken, daß die Kerne der Synergiden gleich groß oder nur um ein wenig kleiner sind als der Eikern. Die Polkerne dagegen sind so groß wie der Eikern.

Die drei Antipoden liegen am Grunde des Embryosackes meist in einer Vertiefung eingesenkt (Textfig. I, III, IV A; Taf. I, Fig. 6, 8 A). Sie haben im Verhältnis zum Eiapparat und den beiden Polkernen sehr kleine Kerne, sind nur sehr undeutlich zu sehen und verschwinden in den späteren Stadien ganz. Sie stellen Elemente dar, die im Absterben begriffen sind. Ein derartiges Schwinden der Antipoden ist in den verschiedensten Pflanzenfamilien beobachtet worden.¹

Bezüglich des reifen Embryosackes von *Vincetoxicum nigrum* und *medium* schreibt G. Chauveaud:² »Quand il y a trois cellules au sommet du sac embryonnaire, elles sont d'ordinaire (*V. medium*) semblables entre elles sous tous les rapports.«

An einer anderen Stelle schreibt Chauveaud: »Quand il y a plus de trois cellules au sommet du sac . . .« und gleich darauf: »On le voit, ces cellules femelles, quelque soit leur nombre . . .«.

Chauveaud teilt also über *V. nigrum* und *medium* mit, daß die beiden Synergiden und die Eizelle gestaltlich gleich sind und daß die Zahl der Zellen des Eiapparates auch größer sein kann als 3.

Befruchtung.

Die Pollenkörner bleiben bei *Cynanchum vincetoxicum* zu Pollinarien (Textfig. V, VI P) verbunden. Das einzelne Pollenkorn ist von polyedrischer Gestalt (Textfig. V Pk). Das reife Korn, das stets von einer starken Exine umgeben ist, birgt in seinem Innern 3 Zellen. Eine ist immer sichtlich größer als die beiden anderen, die meist ganz nahe nebeneinander liegen und untereinander gleich groß sind. Die größere Zelle ist die vege-

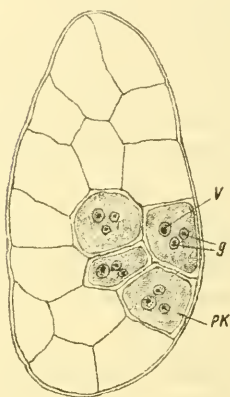
¹ Coulter and Chamberlain, op. cit. p. 97.

² G. Chauveaud, op. cit., Nr. 1.

tative Zelle (respektive Schlauchkern). die beiden kleineren die generativen Zellen (respektive die generativen Kerne).

Die Pollinarien werden nun durch Insekten mit Hilfe der Translatoren auf benachbarte Blüten gebracht, und zwar auf eine unterhalb des Narbenkopfes gelegene Stelle (Textfig. VIa).

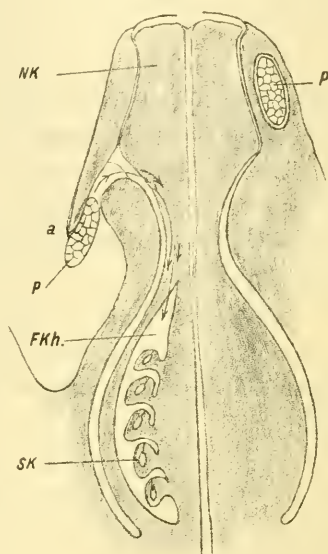
Dort keimen die Pollenkörner und treiben lange Pollenschläuche, die in das lockere Gewebe des verschmälerten



Textfig. V.

Reifes Pollinarium.

Pk Pollenkorn, *V* vegetative Zelle (respektive Schlauchkern). *g* generative Zellen (respektive generative Kerne).



Textfig. VI.

Durchschnitt durch einen reifen Fruchtknoten.

Nk Narbenkopf, *P* Pollinarium, *PKh* Fruchtknotenöhlung, *Sk* Samenknoepe.

unteren Teiles des Narbenkopfes eindringen (Textfig. VI, der Weg der Pollenschläuche ist mit Pfeilen bezeichnet) und von hier, das Gewebe durchwandernd, in die Fruchtknotenöhlung (Textfig. VI *Fkh*) hineingelangen. Weiter wandern nun die Pollenschläuche der Placenta entlang zu den Samenknoepen und hier durch den Nucellargang in den Embryosack hinein.

Der Pollenschlauch besitzt 3 Kerne: 1 vegetativen und 2 generative (Taf. I Fig. 1 *vk, gk*).

Charakteristisch für die Gestalt der Kerne des Pollenschlauches ist es, daß sie immer etwas in die Länge gestreckt und oval sind. Die beiden generativen Kerne sind gestaltlich unter einander gleich. Der vegetative Kern (respektive Schlauchkern) ist in seiner Gestalt stets abweichend von den beiden generativen Kernen, welche oval sind, während ersterer mehr schmal und länglich ist.

Über die Zahl der Kerne im Pollenschlauch von *Vincetoxicum nigrum* und *medium* schreibt Chauveaud:¹⁾ »Toutes-fois, dans les portions de tube pollinique engagées dans le canal micropylaire, j'ai pu constater la présence de quatre et cinq corpus allongés qui, fortement colorés par le violet de gentiane, m'ont paru représenter autant de noyaux générateurs.«

Bei *Cynanchum vincetoxicum* fand ich im Pollenschlauche nie mehr als 3 Kerne.

Im Embryosack nun legt sich der eine generative Kern an den Eikern an (Taf. I, Fig. 3, 4, 6).

Hierauf verschmelzen der Eikern und der generative Kern. Solche Verschmelzungspunkte zeigen uns Taf. I, Fig. 5, 7, 8 *Vp*.

In diesem und dem vorhergehenden Stadium ist eine von den beiden Synergien noch gut erhalten (Taf. I, Fig. 2, 5, 8 *Sy*), wogegen von der anderen Synergide nichts mehr zu sehen ist als höchstens die formlosen Plasmareste derselben. Sie hat anscheinend den einen generativen Kern der Eizelle zugeführt und geht hierauf zugrunde.

Hier möchte ich darauf hinweisen, daß in diesen Stadien der Kern der noch erhaltenen Synergide ganz auffallend kleiner ist als der Kern der Eizelle.

Im nächstfolgenden Stadium sehen wir die befruchtete Eizelle und daneben oft die kernlosen Reste des Pollenschlauches oder der einen Synergide (Taf. II, Fig. 1, 3, *b. ei, Ps*).

Sehr interessant scheint mir eine Beobachtung, die ich an mehreren Blüten machen konnte, daß die Pollenkörner bereits

¹ G. Chauveaud, op. cit., Nr. 1.

in den Staubblättern Pollenschläuche treiben. Mir ist es nicht gelungen nachzuweisen, daß diese Pollenschläuche zu den Samenknospen hineinwachsen. Die Frage, ob in diesem Falle Autogamie vorliegt oder nicht, habe ich also nicht entscheiden können.

Endosperm bildung.

Von den beiden Polkernen habe ich bereits mitgeteilt, daß sie sich einander nähern und daß sie knapp unterhalb des Eiapparates verschmelzen. Die einzelnen Polkerne haben einen großen Nucleolus. Das Verschmelzungsprodukt dieser beiden Polkerne ist doppelt so groß wie die einzelnen unverschmolzenen Polkerne und zeigt einen auffallend großen oder zwei kleinere Nucleoli. Zur Zeit der Reife des Eiapparates ist in der Umgebung der Polkerne wie überhaupt im ganzen Embryosack eine große Anhäufung von Stärkekörnern wahrzunehmen.

Während ich bei meinen Untersuchungen oft beobachten konnte, daß sich ein generativer Kern in unmittelbarer Nähe des Eikernes befindet, gelang es mir nie, zu sehen, daß sich der zweite generative Kern dem Verschmelzungskerne der beiden Polkerne nähert oder gar anlegt. Mit diesem negativen Ergebnisse ist natürlich die Möglichkeit einer »doppelten Befruchtung« nicht ausgeschlossen.

Doch scheint mir eine Beobachtung, die ich an mehreren Präparaten gemacht habe, dafür zu sprechen, daß zur Bildung des Endosperms eine Befruchtung des Verschmelzungsproduktes beider Polkerne durch den zweiten generativen Kern nicht notwendig ist.

In drei Präparaten fand ich nämlich das Endosperm schön entwickelt und im oberen Teile des Embryosackes, respektive noch im Nucellargange, die zwei generativen und den vegetativen Kern gut erhalten. Die Eizelle fehlt in diesen Fällen vollständig, eine Erscheinung, die auf Verkümmern zurückzuführen sein dürfte. Da also beide generativen Kerne noch gut erhalten sind, so ist die Endosperm bildung ohne Betätigung eines generativen Kernes vor sich gegangen.

Die Endosperm bildung wird damit eingeleitet, daß der große Verschmelzungskern der beiden Polkerne sich teilt. Die

beiden Tochterkerne, die noch nicht die sonst so typischen großen Kernkörperchen aufweisen, weichen auseinander und nähern sich der Embryosackwand. Beide Kerne sind noch dicht von Stärkekörnern umgeben. Die durch weitere Teilung entstandenen Endospermkerne liegen an der Wand des Embryosackes in einem wandständigen substanzarmen Plasmasaume eingelagert. Die Endospermkerne sind in diesem Stadium sehr groß, meist rund oder etwas oval. Jeder Kern besitzt meistens ein großes, seltener zwei kleine Kernkörperchen. In jüngeren Stadien (Taf. II, Fig. 1 *en*, *St*) sind die Endospermkerne noch von Stärkekörnern umgeben, die in älteren Stadien bei der weiteren Endospermbildung ganz aufgebraucht werden. In diesem Stadium können wir zugleich die große, im Ruhestadium befindliche befruchtete Eizelle sehen und beobachten, daß der Embryosack selbst noch nicht gewachsen ist, daß er vielmehr noch genau so groß ist als vor der Befruchtung.

Wenn wir aber das umgebende Nucellargewebe beider Stadien vergleichen, so sehen wir, daß im älteren Stadium das Nucellargewebe und mit ihm die ganze Samenknospe bedeutend herangewachsen ist. Mit dem Wachstum des Nucellargewebes hat sich auch eine Differenzierung im Gewebe geltend gemacht.

Wir finden von dem oberen Teile der Samenknospe bis zum Embryosacke und vom Gewebe unterhalb des Embryosackes durch den Funiculus bis in die Placenta reichend sehr deutlich ein gut entwickeltes Leitungs Gewebe, welches aus langgestreckten, plasmareichen Zellen besteht. Die Aufgabe dieses Leitgewebes ist allem Anschein nach die, den großen Reservevorrat, der in jüngeren Stadien in Form von Stärkekörnern in den Carpiden aufgespeichert worden ist, dem rasch wachsenden Nucellargewebe als Nährstoff (respektive Baustoff) zuzuführen.

Außerdem findet man in demselben Stadium, daß im oberen Teile der Samenknospe die Epidermiszellen, die einen großen Kern und großen Plasmareichtum besitzen, sich in die Länge strecken und sich so zu den Flughaaren zu differenzieren beginnen, die für die reifen Samen der *Cynanchum*-Arten so charakteristisch sind. Ein jedes dieser langen fadenförmigen

Flughaare besteht also aus einer einzigen Zelle. Ist auf die eben geschilderte Weise das Nucellargewebe bis zu einer bestimmten Größe herangewachsen, dann beginnt auch im Innern des Embryosackes die Endospermibildung weiter zu schreiten. Zugleich wird um diese Zeit durch die Zweiteilung der Eizelle die Embryobildung eingeleitet. Ist die Zahl der wandständigen Endospermkerne durch Teilung größer geworden und sind dadurch die Kerne näher aneinander zu liegen gekommen, so beginnt sich jede dieser Primordialzellen mit einer Zellmembran zu umgeben. Auf diese Weise entsteht ein Gewebe, dessen Zellen sich weiterhin durch gewöhnliche Teilung vermehren und den Embryosack vollständig ausfüllen.

Entwicklung des Embryos (Polyembryonie).

Bevor die befruchtete Eizelle die erste Teilung eingeht, verweilt sie eine Zeitlang in einem Ruhestadium. Die Eizelle hat, wie schon früher gesagt wurde, eine längliche Gestalt. Das Protoplasma, in dem der Kern liegt, konzentriert sich an dem gegen das Innere des Embryosackes gerichteten breiteren Ende und läßt gegen den Nucellargang zu eine große Vakuole frei. Unterhalb der befruchteten Eizelle liegt das Endospermgewebe, das inzwischen in seiner Entwicklung schon weiter vorgeschritten ist (Taf. II, Fig. 1, 3 *en*).

Bei der ersten Teilung wird die plasmareichere Scheitelpartie der Eizelle durch eine horizontale Querwand von dem größeren Basalstücke getrennt (Taf. II, Fig. 2, 4, 5).

Das ganze weitere Wachstum geht von der plasmareichen Scheitelzelle aus. Die Basalzelle dagegen ist nicht teilungsfähig. Während sie anfangs die Befestigung der ersten Teilungsprodukte der Eizelle an der Embryosackwand übernimmt, scheint sie später jegliche Bedeutung zu verlieren und degeneriert.

Die scheitelständige Zelle, von der das folgende Wachstum ausgeht, teilt sich nun mehrmals durch horizontal gestellte Wände.

Im folgenden Verlaufe der Teilungen bilden die basalen Zellen keine horizontalen Wände, wie sie bisher die Scheitelzelle gebildet hat, sondern es treten schief gestellte Wände auf.

In Taf. III, Fig. 2, sehen wir sehr schön, wie sich die oberste Zelle durch eine schiefgestellte Wand in zwei Zellen geteilt hat. Ebenso zeigt Taf. III, Fig. 1, 5, wie die oberen Zellen durch schräg gestellte Wände getrennt sind. Die nun folgende Weiterentwicklung des basalen Teiles dieses jungen Zellkörpers gestaltet sich höchst unregelmäßig. Durch weitere regellose, oft inäquale Teilungen der Zellen kommt es zur Bildung eines unregelmäßigen, aus großen und abgerundeten plasmareichen Elementen bestehenden Zellkörpers, der den obersten Teil des Embryosackes ausfüllt (Taf. III, Fig. 3, 4, 5; Taf. IV, Fig. 3).

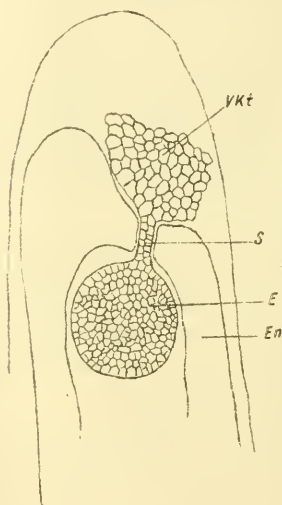
Während sich nun auf diese eben geschilderte Weise durch regellose Teilungen aus den ersten basalen Teilungsprodukten der Eizelle ein solcher unregelmäßiger Zellkörper gebildet hat, kommt es in der scheitelständigen Zelle durch weiteres Auftreten horizontaler Wände zur Bildung einer einfachen, aus fünf bis sechs Zellen bestehenden Zellreihe, die wir als Vorkeim bezeichnen wollen, da man diesen embryonalen Zellkörper erst dann Embryo zu nennen pflegt, wenn bereits eine Differenzierung in Embryokörper und Embryoträger stattgefunden hat (Taf. III, Fig. 3, 4; Taf. IV, Fig. 3).

Es entsteht also dadurch, daß nach allen Richtungen hin Querwände auftreten, aus der Eizelle ein regellos angeordneter Zellkörper, der am oberen Scheitel des Embryosackes liegt und sich immer mehr und mehr auf Kosten des ihn umgebenden Nucellargewebes und des Endosperms vergrößert.

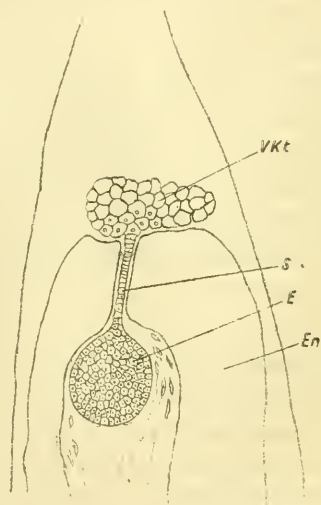
Hat dieser Zellkörper eine bestimmte Größe erreicht, so kann man sehen, wie es neben dem bereits vorhandenen Vorkeim zur Bildung anderer Vorkeime kommt. Es machen sich nämlich in dem unregelmäßigen Zellhaufen Differenzierungen in der Anordnung der Zellen geltend, welche sich in einer mehr und mehr deutlichen Etagenbildung ausdrückt. Diese etagenförmigen Zellreihen, welche sich durch Differenzierung von neuen Scheitelzellen aus dem regellosen Zellhaufen bilden, wachsen mit ihrer Scheitelzelle gegen das Endosperm zu und stülpen sich schließlich als Vorkeime in das Endosperm hinein (Taf. IV, Fig. 2, 5).

Auf diese Weise können aus diesem regellos aufgebauten Zellgewebe, das nach A. Ernst als Vorkeimträger zu

bezeichnen ist, mehrere Vorkeime nebeneinander durch Differenzierung und Wachstum von neuen Scheitelzellen sich entwickeln und in das Endosperm hineinwachsen. So sehen wir in Taf. IV, Fig. 5, wie links von oben zwei Vorkeime übereinander liegen. Ein weiterer Embryo ist bereits deutlich entwickelt und steht mit einem langen Suspensor mit dem Vorkeimträger in Verbindung, während oben rechts aus dem Vorkeimträger eben ein ganz junger Vorkeim in das Endosperm hineinwächst. In einigen Präparaten konnte ich beobachten, daß an dem Vorkeimträger nur ein einziger Embryo angelegt wird und zur Entwicklung kommt (Textfig. VII, VIII).



Textfig. VII.



Textfig. VIII.

Zwei junge Embryonalstadien. Schnitt der Fig. VIII um 90° gedreht gegen den Schnitt der Fig. VII.

Vkt Vorkeimträger, *S* Suspensor, *E* Embryo, *En* Endosperm.

In anderen Präparaten wieder fand ich, daß ein Embryo in seiner Entwicklung schon sehr weit vorgeschritten war, wogegen andere, an demselben Vorkeimträger später angelegte Vorkeime noch recht junge Stadien vorstellen und kaum Aus-

sicht auf Weiterentwicklung zu einem reifen Embryo besitzen.

Auch fand ich, daß zwei Embryonen, bereits in Embryokörper und Suspensor differenziert, nebeneinander im Endosperm liegen. Beide Embryonen stehen mittels der Suspensoren in Verbindung mit dem Vorkeimträger (Taf. IV, Fig. 1).

Auch im Querschnitte kann man deutlich beobachten, wie sich aus dem Vorkeimträger die dicht nebeneinanderliegenden Vorkeime differenzieren.

Es ist also deutlich zu ersehen, daß die Polyembryonie bei *Cynanchum vincetoxicum* auf die Differenzierung von mehreren Vorkeimen, respektive Embryonen aus einem Vorkeimträger zurückzuführen ist, der seiner Entstehung nach einheitlich ist, da er aus der befruchteten Eizelle hervorgeht.

Bei *Vincetoxicum nigrum* Moench. und *Vincetoxicum medium* Decne. ist die Polyembryonie schon sehr lange bekannt. A. Braun¹ gibt uns eine Zusammenstellung darüber und schreibt: »*Vincetoxicum nigrum* Moench. wird zuerst von Mirbel (Elém. de Physiol. végét., I, 1815, p. 58, pl. 49, f. 4, lit. g) als eine Pflanze angeführt, bei der man oft zwei Keimlinge in einem Samen zähle. Schleiden fand bei dieser und der folgenden Art im Sommer 1835 wenigstens in jedem dritten Samen zwei Keimlinge (Wiegmann's Archiv, III, 1837, p. 313) und bildet ein durch Verwachsung zweier Keimlinge gebildetes Monstrum mit vier Cotyledonen, aber einfachem Wurzelende ab (Act. nat. cur XIX, I, 1839, t. VII, f. 104). Auch Wydler fand (nach briefl. Mitt.) oft zwei und zuweilen drei Keimlinge. Unter 20 Samen aus dem hiesigen botanischen Garten befanden sich nur zwei mit zwei Keimlingen.

V. medium Decne. verhält sich nach Schleiden wie die vorige Art.«

G. Chauveaud² schreibt über die Polyembryonie von *Vincetoxicum medium* und *nigrum* unter anderem auch folgendes:

¹ A. Braun. Über Polyembryonie und Keimung von *Caelebogyne*. Abhandl. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1859, p. 153

² G. Chauveaud. op. cit., Nr. 1.

»Je viens de l'étudier dans le Dompte-venin (*Vincetoxicum*).«
»Ce qui caractérise la polyembryonie dans cette plante, c'est qu'au lieu d'être accidentelle, comme dans les cas précédents, elle y représente l'état normal. En outre, les embryons sur numéraires sont susceptibles d'acquérir un développement complet, et, lors de la germination, une graine peut donner plusieurs plantules. Enfin, tandis que dans les exemples connus jusqu'ici, le nombre des embryons n'était jamais supérieur à trois, il est souvent de quatre et parfois même de cinq (*V. medium*).«

Wenn wir nun die Entwicklung des Embryos selbst näher ins Auge fassen, so möchte ich nochmals darauf zurückgreifen, daß der junge Vorkeim, der sich direkt aus der Eizelle oder aus dem Vorkeimträger entwickelt, aus einer einfachen Zellreihe besteht (Taf. II, Fig. 6; Taf. III, Fig. 2; Taf. IV, Fig. 3).

Während nun die einfache Zellreihe dem Auftreten horizontaler Wände seine Entstehung verdankt, beginnt in den folgenden Stadien die scheidelständige Zelle dreischneidig zu werden und gliedert durch schräg gestellte Scheidewände Zellen ab, die schraubenförmig angeordnet sind (Taf. IV, Fig. 2, 6).

Durch diese Art der Zellenvermehrung beginnt nun der vordere Teil des Keimes etwas stärker zu werden und keulenförmig anzuschwellen, während der rückwärtige Teil immer noch eine einfache Zellreihe darstellt. Es hat sich also der Vorkeim im Embryokörper und Suspensor differenziert und wird so zum eigentlichen Embryo. Durch das Auftreten von antiklinen und periklinen Scheidewänden vermehren sich die Zellen des Embryokörpers, der allmählich kugelige Gestalt annimmt.

Der Suspensor besteht meist aus einer einfachen Zellreihe; er kann jedoch auch aus mehreren Zellreihen gebildet sein.

Abweichend von dieser Art der Entwicklung ist folgende: Sehr oft habe ich beobachten können, daß sich aus dem Vorkeimträger nicht eine einfache Zellreihe, sondern ein größerer abgerundeter Zellkomplex vorstülpt und als junger Vorkeim ins Endosperm hineinwächst (Taf. IV, Fig. 4, 5 *Vk*). Durch weiteres Wachstum und durch Differenzierung in Embryokörper und Suspensor gestaltet sich dieser Vorkeim zum Embryo aus.

Vom Vorkeimträger wurde bereits mitgeteilt, daß er aus der befruchteten Eizelle durch deren Teilung hervorgeht (Taf. III, Fig. 1, 2, 3, 4, 5). Er drängt sich zwischen Endosperm und Nucellargewebe gegen den Nucellargang zu keilförmig ein und wächst auf Kosten des Nucellargewebes. Während nämlich die Zellen des jungen Vorkeimträgers groß, abgerundet, plasmareich und mit einem großen Kern versehen sind, sind die dem Vorkeimträger angrenzenden Zellen des Nucellus zerdrückt und plasmalos. Ihr Kern ist klein und degeneriert oder ist bereits ganz verschwunden.

Um das weitere Wachstum des Vorkeimträgers erklären zu können, muß ich nun einige Bemerkungen über das Nucellargewebe geben. Im Nucellargewebe haben sich schon in früheren Stadien, wie bereits erwähnt, die Zellen in der Richtung des Nucellarganges zu einem Leitstrang differenziert. Die übrigen Elemente des Nucellargewebes sind reichlich mit Stärkekörnern gefüllt. Zum weiteren Wachstum des Vorkeimträgers wird nun durch dieses Leitungsgewebe von weiter entfernten, oberhalb gelegenen Teilen des Nucellargewebes Baustoff zugeführt. In Taf. IV, Fig. 4, können wir sehen, wie sich dieser Leitungstrang an den Vorkeimträger anlegt und so eine Zuleitung von Baustoffen für den Vorkeimträger ermöglicht. In diesen Stadien sind die Zellen des Vorkeimträgers sehr plasmareich, mit einem großen Kern versehen und teilungsfähig.

Hat der Vorkeimträger eine bestimmte Größe erreicht, so hört allem Anschein nach die Zuleitung von Baustoffen seitens des Nucellargewebes vollständig auf. Denn wir sehen, daß die ältesten Zellen des Vorkeimträgers, die gegen das Nucellargewebe gelegen sind, bereits plasmaarm werden und absterben beginnen.

In Tafel IV, Fig. 1, 4, Textfig. VII und VIII sehen wir den Vorkeimträger bereits in einem älteren Stadium. Der Inhalt der großen, früher plasmareichen und kernhaltenden Zellen des Vorkeimträgers ist anscheinend zum Aufbau der sich entwickelnden Vorkeime und Embryonen verwendet worden. Die Zellen sind in diesem Stadium bereits plasmaarm¹ und weisen

¹ Die Plasmaarmut dieser Zellen ist in den Abbildungen nicht zum Ausdruck gebracht.

nur kleine, bereits degenerierte oder gar keine Kerne mehr auf.

In noch älteren Stadien sitzt dann der Vorkeimträger als ein regellos geformter Zellhaufen, aus großen degenerierten Zellen bestehend, dem oberen Teile des Endosperms auf. Ober ihm finden wir einen Hohlraum, der ihn vom Nucellargewebe trennt.

Der Vorkeimträger hat seine Aufgabe erfüllt, die darin bestand, aus seinem Gewebe Vorkeime zu differenzieren und sie so lange mit Nährstoffen zu versehen, bis dieselben tief genug in das Endosperm eingedrungen sind, auf dessen Kosten deren weiteres Wachstum erfolgt.

Die Bezeichnung Vorkeimträger wurde schon von Hegelmaier¹ gebraucht, und zwar für ein Gebilde, das bei der Embryobildung von *Corydalis ochroleuca* beobachtet wurde und anders aussieht² als das Gebilde, welches A. Ernst als Vorkeimträger bezeichnet. Ich hielt mich an die Definition, die Ernst³ für Vorkeimträger aufgestellt hat.

Beim Studium der einschlägigen Literatur fand ich, daß die Bildung von Vorkeimträgern im Pflanzenreiche öfter vorkommt. So beschreibt Hegelmaier⁴ bei *Fumaria Vaillantii* ein Gebilde, das nach meiner Auffassung als Vorkeimträger zu bezeichnen ist. Hegelmaier schreibt unter anderem: »Dreizellige Zustände sind höchst selten« (vgl. dazu Taf. V, Fig. 3), und gleich darauf: »Es werden nämlich von den vier in einer Reihe gelegenen Vorkeimzellen die zwei basalen zum Aufbau eines Keimträgers« (den ich als Vorkeimträger bezeichne) »von ungewöhnlich massiger Beschaffenheit verwendet« (vgl. dazu Taf. V, Fig. 7—19 und Fig. 30). Fig. 30 fasse ich so auf, daß in der Zeichnung oben der Embryokörper mit dem Suspensor sich deutlich vom großzelligen Vorkeimträger unterscheiden läßt. Diese Beschreibung stimmt genau mit den

¹ F. Hegelmaier, Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklung dicotyler Keime, 1878, p. 102.

² E. Strasburger, Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryonie von *Lupinus*. Bot. Zeitung, 1880, p. 845.

³ A. Ernst, op. cit., p. 54.

⁴ F. Hegelmaier, op. cit., p. 121, Taf. V, Fig. 3, 7—19, 30.

Beobachtungen überein, die ich an *Cynanchum vincetoxicum* gemacht habe. Auch die angeführten Figuren zeigen große Ähnlichkeit mit den Fällen von *Cynanchum vincetoxicum*, in denen sich nur ein Embryo entwickelt.

Vorkeimträger wurden ferner beobachtet von A. Ernst¹ bei *Tulipa Gesneriana* und von E. C. Jeffrey² bei *Erythronium americanum*. Zwischen beiden Fällen ist in bezug auf Vorkeimträger- und Embryobildung große Ähnlichkeit³ vorhanden. Ich möchte hier nur mitteilen, daß sich aus dem Vorkeimträger bei diesen Arten wohl mehrere Vorkeime differenzieren können, daß aber nur immer die Entwicklung eines einzigen Embryos beobachtet wurde.

Als ein weiteres Beispiel für die Entwicklung eines Vorkeimträgers mit mehreren Embryokeimen gibt A. Ernst⁴ *Erythronium dens canis* nach W. Hofmeister an.⁵

Interessant wäre nun zu untersuchen, wie sich die anderen Asclepiadaceen in bezug auf Vorkeimträger verhalten.

Für *Cynanchum nigrum* Pers. ist die Bildung eines Vorkeimträgers sichergestellt.⁶ Die weitere Angabe Billings's⁷ läßt schließen, daß bei *Asclepias incarnata* und *Asclepias Coruuti* kein Vorkeimträger zur Entwicklung kommt.

Die Beobachtung, die G. Chauveaud über die Art der Polyembryonie von *Vincetoxicum nigrum* Moench. (*Cynanchum nigrum* Pers.) und *Vincetoxicum medium* Decne. (*Cynanchum medium* K. Schum.) gemacht hat, wurde bereits erwähnt.

Hofmeister schreibt nach F. H. Billings⁸ über die Embryoentwicklung von *Cynanchum nigrum*: »Oft, noch ehe die um die ersten freien Kerne desselben (Endosperm) entstan-

¹ A. Ernst, op. cit.

² E. C. Jeffrey, Polyembryonie in *Erythronium americanum*. Annales of Botany, IX, 1895, p. 537—541.

³ A. Ernst, op. cit., p. 54—55.

⁴ A. Ernst, op. cit., p. 68.

⁵ W. Hofmeister, Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monocotyledonen. Taf. XIX, Fig. 4—6.

⁶ F. H. Billings, Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora, 1901, p. 298.

⁷ F. H. Billings, op. cit., p. 298.

⁸ F. H. Billings, op. cit., p. 299.

denen Zellen zu Parenchym sich vereinigen, formt sich das befruchtete Keimbläschen durch eine Reihe von Längs- und Querteilungen zu einer Zellgewebemasse um, welche das obere Drittel des Embryosacks vollständig einnimmt.«

Es handelt sich nach dieser Beschreibung Hofmeister's aller Wahrscheinlichkeit nach um dasselbe Gebilde, das ich bei *Cynanchum vincetoxicum* als Vorkeimträger bezeichnet habe.

Demnach scheint es mir sehr wahrscheinlich, daß die Polyembryonie bei *Vincetoxicum nigrum* Moench. = *Cynanchum nigrum* Pers. und *Vincetoxicum medium* Decne. = *Cynanchum medium* K. Schum. auf dieselbe Entstehung zurückzuführen sei, wie ich sie für *Cynanchum vincetoxicum* beobachtet habe, wodurch natürlich die Angaben, die uns G. Chauveaud darüber macht, hinfällig wären.

Der reife Same.

Der reife Same birgt in seinem Innern einen oder zwei, selten mehrere Embryonen, die normalen Bau und normale Lage aufweisen. Radicula und Plumula sind sehr schön zu sehen. Die beiden großen Cotyledonen haben reichlich Reservestoffe aufgespeichert. Das Endosperm ist nur in ganz spärlichen Resten vorhanden und umhüllt als dünner Beleg den Embryo.

Das Nucellargewebe ist vom Endosperm bis zu einer verhältnismäßig dünnen Schicht verbraucht worden. Dieser restliche äußere Teil des Nucellargewebes wandelt sich in Ermangelung eines Integumentes in die Samenschale um.

Die Samenschale besteht aus einer äußeren Schicht, die aus Zellen mit sehr stark verdickten Wänden aufgebaut ist, und aus einer inneren Schicht, deren Zellen zartwandig und teilweise zerdrückt sind. In den Zellen der reifen Samenschale sind Plasma und Kern bereits abgestorben. Die äußerste Schicht der Samenschale wird von den sehr großen Epidermiszellen des Nucellargewebes gebildet, die ebenfalls stark verdickte Zellwände aufweisen. Am oberen Ende des in die Länge gestreckten Samens haben sich die Epidermiszellen zu den schon früher erwähnten langen Flughaaren umgewandelt.

Zusammenfassung.

Die Untersuchung des Eiapparates von *Cynanchum vincetoxicum* (L.) Pers., beziehungsweise *C. laxum* Bartl hat folgende Resultate ergeben:

1. Die Embryosackmutterzelle teilt sich in zwei Zellen, von denen sich die untere zum Embryosack entwickelt, während die obere zugrunde geht.

2. Der reife Embryosack besitzt einen typischen Eiapparat, der aus einer Eizelle und zwei birnförmigen, mit großen Vakuolen versehenen Synergiden besteht.

Die Antipoden bleiben im Verhältnis zu den übrigen Elementen des Embryosackes klein und verschwinden später ganz. Die beiden Polkerne verschmelzen miteinander. Aus diesem Verschmelzungsprodukt entsteht das Endosperm. Doppelte Befruchtung habe ich nicht beobachtet.

3. Die Polyembryonie, die sehr oft auftritt, ist darauf zurückzuführen, daß sich aus den ersten basalen Teilungsprodukten der befruchteten Eizelle durch weitere unregelmäßig verlaufende Teilungen ein regellos gebauter Zellkomplex (Vorkeimträger) entwickelt, aus dem sich mehrere Vorkeime, respektive Embryonen differenzieren können.

4. Die Bildung des Embryokörpers aus dem einzell-reihigen Vorkeimstadium beginnt mit dem Auftreten einer dreischneidigen Scheitelzelle.

Auch konnte ich beobachten, daß sich aus dem Vorkeimträger ganze abgerundete Zellkomplexe als Vorkeime in das Endosperm vorstülpen.

5. In Ermanglung eines Integumentes entwickelt sich die Samenschale aus den äußersten Schichten des Nucellargewebes.

Erklärung der Abbildungen.

(Alle Abbildungen sind von *Cynanchum vincetoxicum* (L.) Pers.)

Tafel I.

- Fig. 1. Die zwei generativen (*gk*) und der vegetative Kern (*vk*) des Pollenschlauches.
- Fig. 2. Stadium im Embryosack knapp vor der Befruchtung.
Sy = restliche Synergide, *ei* = Eizelle, *eik* = Kern der Eizelle, *Ps* = wahrscheinlich der sich an die Eizelle anlegende Pollenschlauch.
- Fig. 3. *ei* = Eizelle, *eik* = Kern der Eizelle, *gk* = generativer Kern, *P* = Verschmelzungsprodukt der beiden Polkerne.
- Fig. 4. *ei* = Eizelle, *gk* = wahrscheinlich der sich an die Eizelle anlegende Pollenschlauch, *P* = Verschmelzungsprodukt der Polkerne.
- Fig. 5. *Vp* = befruchtete Eizelle, *Sy* = restliche Synergide.
- Fig. 6. *gk* = generativer Kern, *ei* = Eizelle, *eik* = Kern der Eizelle, *P* = Polkerne, *A* = Antipoden, *W* = Wand des Embryosackes.
- Fig. 7. *gk* = generativer Kern, *Vp* = Verschmelzungsprodukt des anderen generativen Kerns mit der Eizelle (respektive dem Eikern), *en* = Endosperm.
- Fig. 8. *Vp* = Verschmelzungsprodukt des generativen Kerns mit der Eizelle (respektive dem Eikern), *A* = Antipoden, *Sy* = restliche Synergide, *P* = Verschmelzungsprodukt der beiden Polkerne, *W* = Embryosackwand.

Tafel II.

- Fig. 1. *b ei* = befruchtete Eizelle. *Ps* = wahrscheinlicher Rest des Pollenschlauches, *en* = Endosperm, *St* = Stärke.
- Fig. 2. Zweizellstadium des jungen Embryos.
- Fig. 3. *b ei* = befruchtete Eizelle, *Ps* = wahrscheinlicher Rest des Pollenschlauches, *en* = Endosperm.
- Fig. 4 und 5. Zweizellstadium des jungen Embryos.
- Fig. 6. Vierzelliges Stadium des jungen Embryos.

Tafel III.

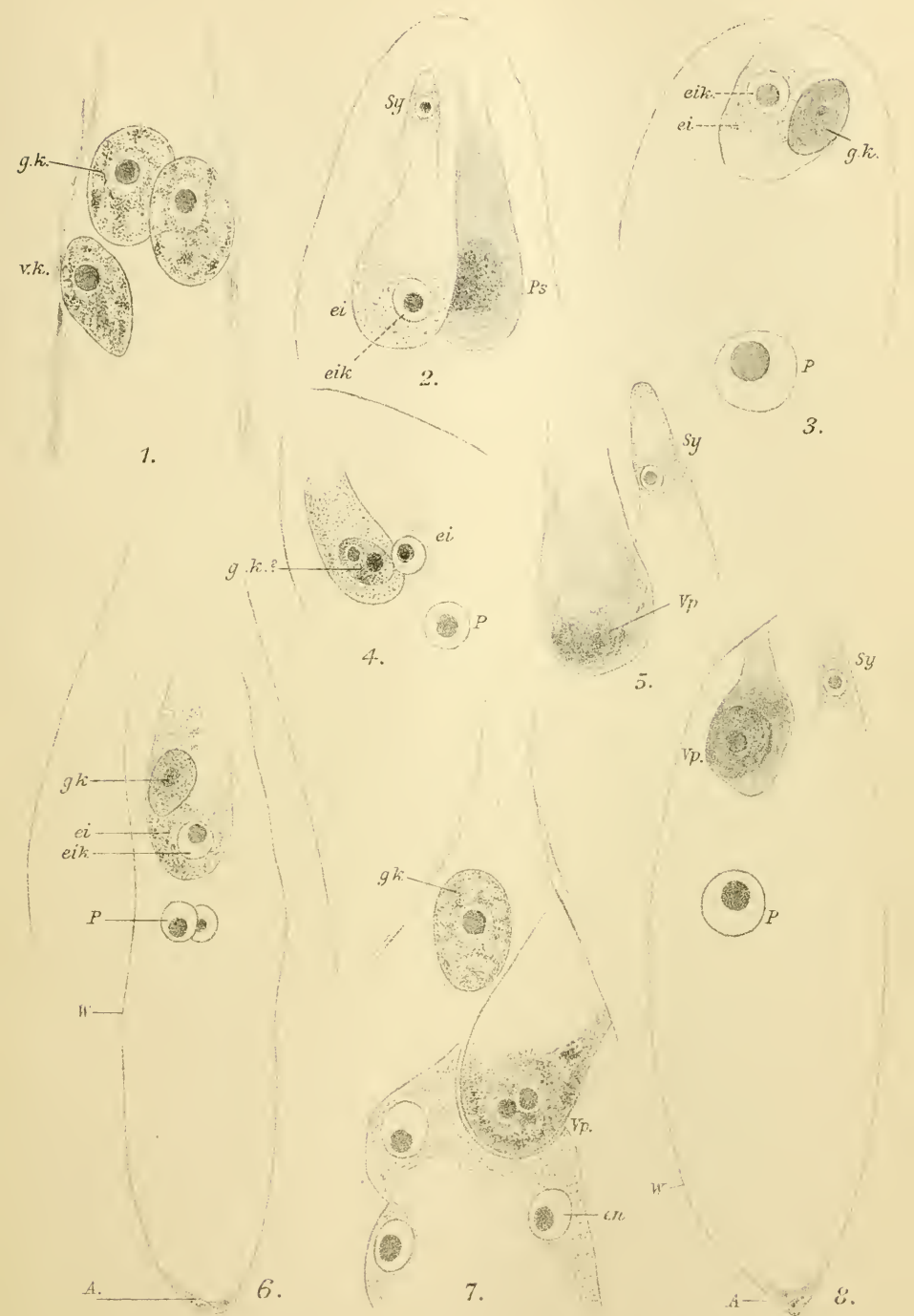
- Fig. 1—5. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien des Embryos mit Bildung des Vorkeimträgers (*Vkt*).

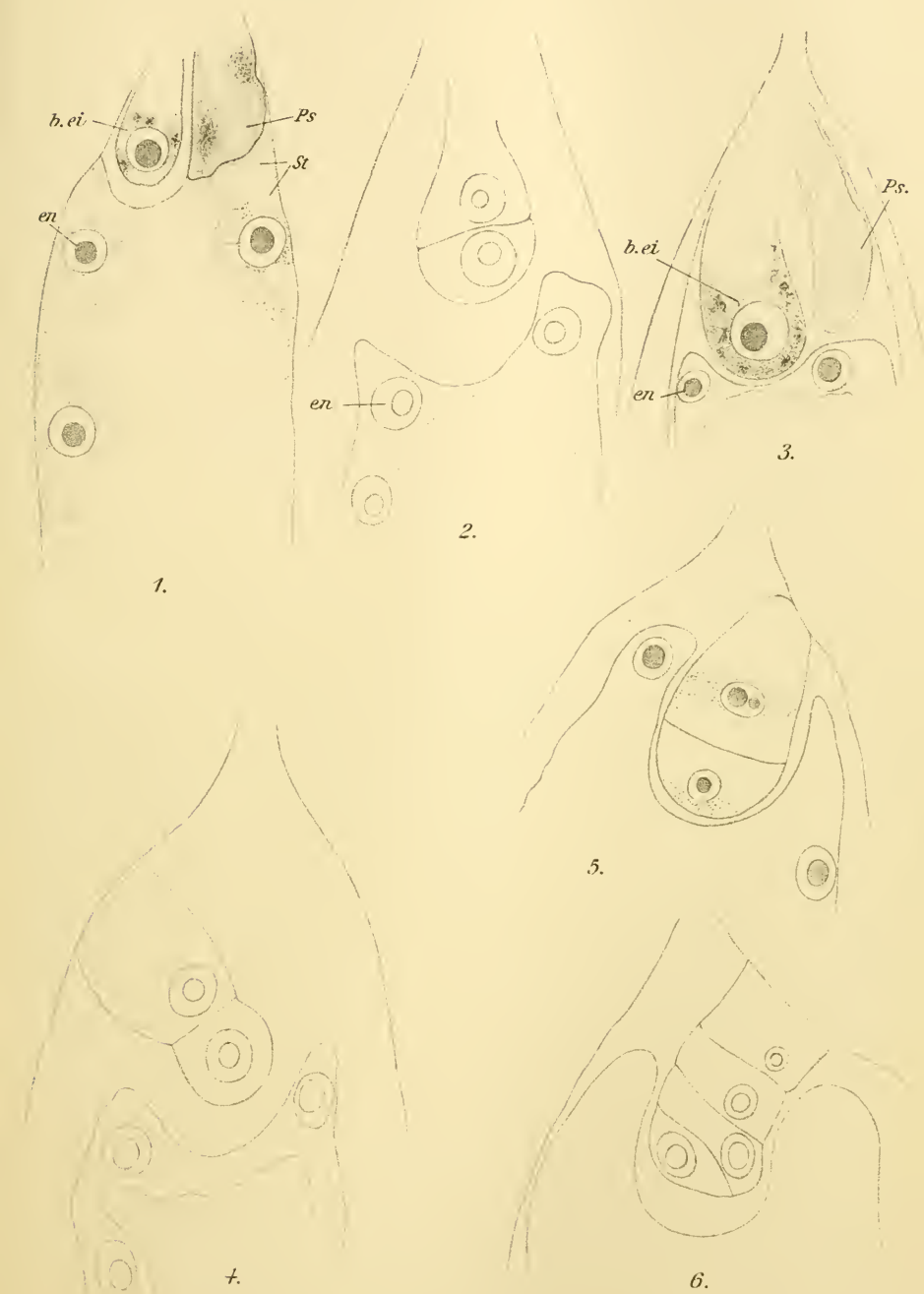
Tafel IV.

- Fig. 1. Zwei Embryonen (*E*), welche durch den Suspensor (*S*) mit dem Vorkeimträger (*Vkt*) in Verbindung stehen.
- Fig. 2. Embryobildung: Junge Vorkeime (*Vk*) in Verbindung mit dem Vorkeimträger (*Vkt*).
- Fig. 3. Vorkeimträger (*Vkt*) mit Vorkeim (*Vk*).
- Fig. 4. Leitungsgewebe (*Lg*) im Nucellargewebe (*N*), Vorkeimträger (*Vkt*) mit Vorkeimen (*Vk*) und Embryo (*E*), Endosperm (*en*).
- Fig. 5. Vorkeimträger (*Vkt*) mit Vorkeimen (*Vk*) und einem Embryo (*E*), Endosperm (*End*).
- Fig. 6. Vorkeim mit dreischneidiger Scheitelzelle.

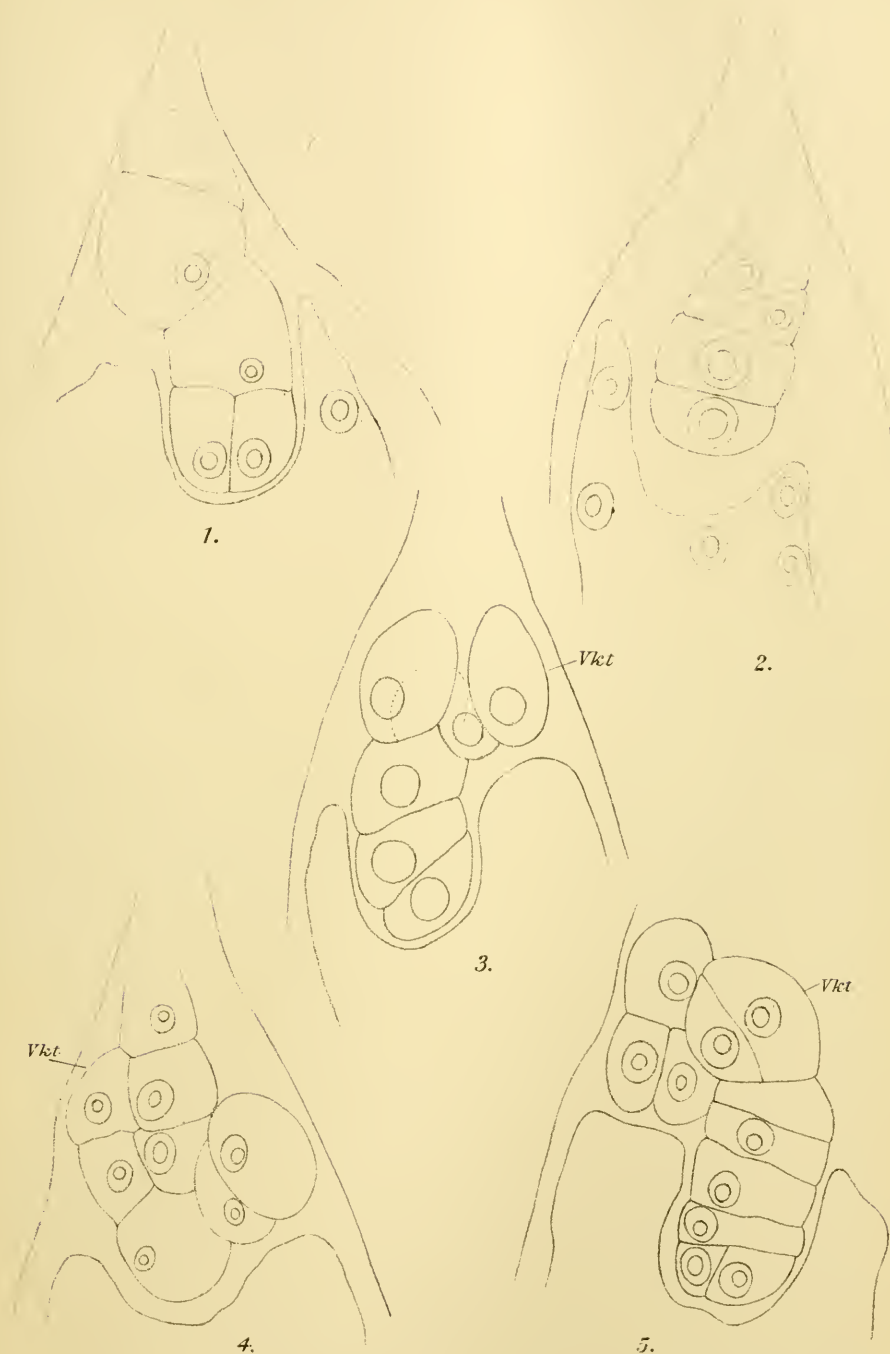
Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	273
Methode der Untersuchung	274
Entwicklung und Bau des Embryosackes	274
Befruchtung	279
Endospermbildung	282
Polyembryonie	284
Der reife Same	292
Zusammenfassung	293
Tafelerklärung	294



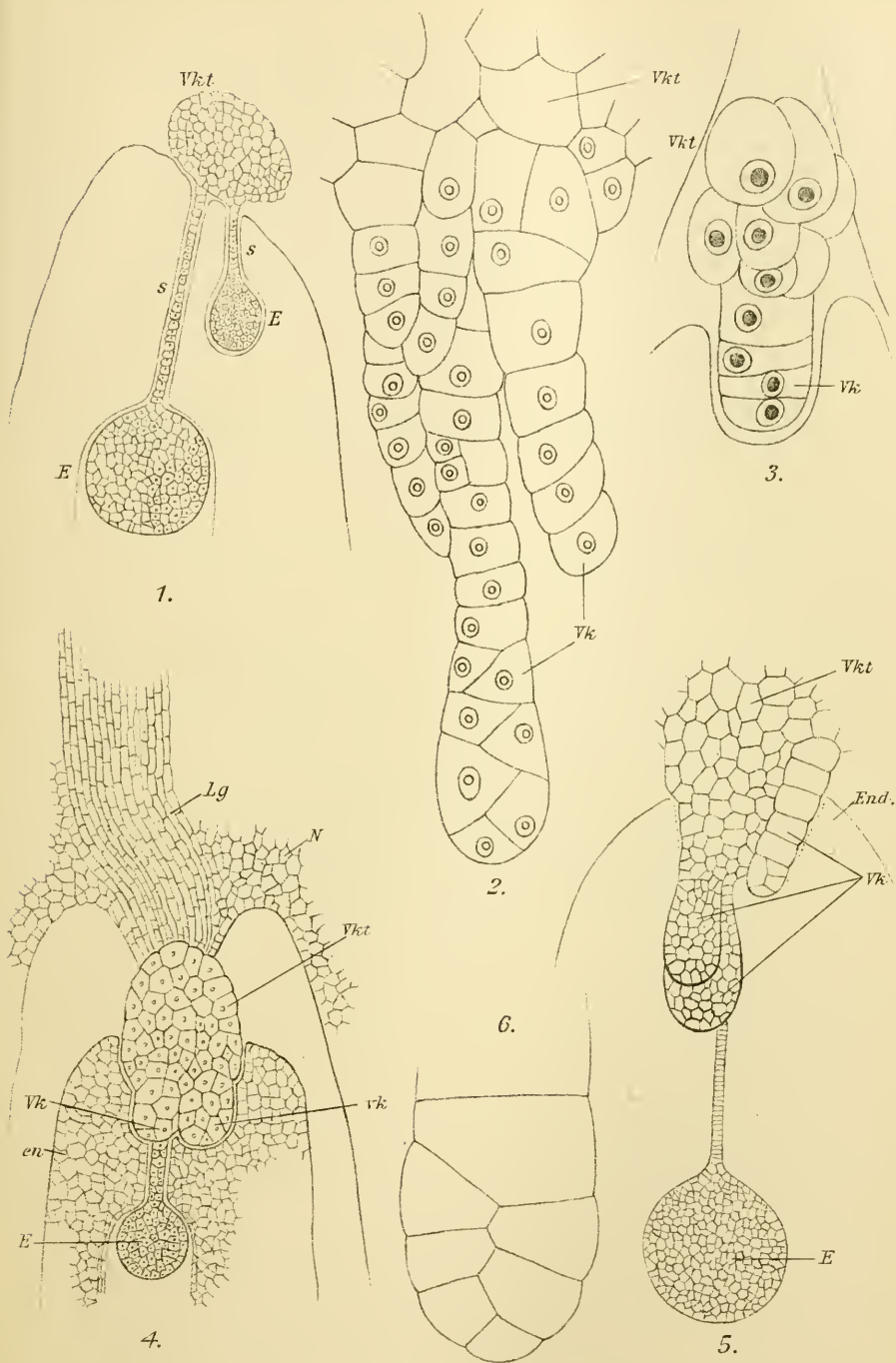


Seefeldner, G.: Polyembryonie bei *Cynanchum vincetoxicum* (L.) Pers. Taf. III.



Autor del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [121](#)

Autor(en)/Author(s): Seefeldner Gustav

Artikel/Article: [Die Polyembryonie bei *Cynanchum vincetoxicum* \(L.\) Pers. 273-296](#)