

Die Embryologische Entwicklung von *Thesium intermedium*.

I. MODILEWSKI.

Die Embryologischen Beobachtungen über *Thesium* Arten sind teilweise sehr veraltet, teilweise unvollständig. Wenn Guignard in seiner Arbeit über *Thesium divaricatum* (1884) die Tatsachen ausführlich schildert, so ist die Charakteristik von *Thesium intermedium* von Jönsson auf unvollständige kurze Bemerkungen zurückzuführen. Dieser kurze Artikel hat den Zweck die Resultate meiner Nachuntersuchung von *Thesium intermedium* mitzuteilen und einige Ergänzungen zu den älteren Arbeiten hinzuzufügen.

Das Material sammelte ich im Laufe 1925-1926. Als Fixierungsmittel dienten Formol-Chromsäure-Eisessig und Alcohol-Eisessig. Zur Färbung wurden am meisten Eisen-Hämatoxylin und Pianese verwendet.

Auf den jüngsten Stufen der Entwicklung des Fruchtknotens, entstehen bei *Thesium intermedium*, wie bekannt drei Samenanlagen, die auf einem gemeinsamen Funiculus befestigt sind. Der letztere wächst ziemlich schnell und überholt in der Länge die Fruchtknotenöhle, deshalb erfährt der Funiculus wegen Mangel an Raum eine Drehung um seine Axe und nimmt eine schraubenförmige Gestalt an, gleichzeitig werden die Samenanlagen an die Fruchtknotenwand im oberen Teile der Fruchtknotenöhle angedrückt.

In den früheren Stadien entwickeln sich alle drei Samenanlagen identisch und gleichzeitig; nur auf etwas älteren Stufen der Entwicklung beginnen zwei Samenanlagen zu degenerieren und, als Endresultat entwickelt sich nur eine Samenanlage weiter. Als eine Besonderheit ist die Entstehung eines deutlich ausgeprägten Archosporiums in den jungen Samenanlagen von *Thesium intermedium* anzugeben. Das Archospor entsteht gewöhnlich anfangs nur in der Zahl von drei Zellen, zu welchen allmählich sich neue und neue Archosporzellen hinzufügen und endlich steigt deren Zahl bis auf neun-elf. Alle diese Zellen zeichnen sich durch ihre verhältnismässige Grösse im Vergleiche mit den übrigen Zellen, die bei *Thesium intermedium* überhaupt sehr klein sind, aus. Die Kerne der Archosporzellen weisen wegen ungleichem Alter letzterer verschiedene Stadien der Reduktionsteilung auf (Fig. 1-2).

Es ist nötig darauf hinzuweisen, dass die Anlage von ersten Archosporzellen in den jungen Samenanlagen unmittelbar unter der Epidermisschicht vor sich geht. Also trennen die Archosporzellen keine Tapetenzellen ab und verwandeln sich direkt in Embryosackmutterzellen. Diejenigen Embryosackmutterzellen, die später entstehen, werden an den Seiten der älteren, oder tiefer unten in den Samenanlagen angelegt.

Nicht selten beobachtet man neben den erwähnten Embryosack-mutterzellen grosse Zellen, die aber vegetativer Herkunft sind, da ihre Kerne keine typischen Prophasen der Reduktionsteilung aufweisen.

Meine Beobachtungen über *Thesium intermedium* unterscheiden sich von den Hinweisen, die seinerzeit Jönsson machte. Auf Grund meiner Untersuchung bin ich

geneigt einige Behauptungen Jönssons als unrichtig aufzufassen. In den verwickelten Verhältnissen welche wegen der aufeinanderfolgenden Entwicklung des Archespors bei *Thesium intermedium* entstehen, dienen als einziges sicheres Kriterium zum Unterscheiden von Archesporzellen und somatischen Zellen in den Samenanlagen, die Stadien der Kerne, d. h. ob sie der allotypischen oder typischen Kernteilung unterliegen.

Von den anderen *Thesium*-Arten ist embryologisch *Thesium divaricatum* von Guignard untersucht worden. Der Verfasser schreibt: "Les grandes cellules sous-épidermiques sont des cellules mères primordiales de sacs embryonnaires, la coupe longitudinale en montre aussi souvent deux qu'une, très rarement d'avantage".

Aus dieser Hinweisung folgt, dass bei *Thesium divaricatum* keine Tapetenzellen angelegt werden, und dass die Zahl der Embryosackmutterzellen auf die Anlage eines Archespors hinweist, obwohl das letztere nicht so stark, wie bei *Thesium intermedium* ausgeprägt ist.

Alle Kerne der jungen Embryosackmutterzellen weisen Prophasen der Reduktionsteilung auf, Während in einigen zellen die Prophasen in den Kernen auf der Stufe von Dynapsis stehen bleiben, gelangen die Kerne anderer Zellen in ihrer Entwicklung bis zum Stadium von Spirem und bis noch weiter vorgerückten Stadien. Die Anlage aber der Kernspindel der Reduktionsteilung beobachtet man gewöhnlich in einer zwei Embryosackmutterzellen. Als Folge dieser zu verschiedenen Zeiten verlaufenden Entwicklung der Embryosackmutterzellen entstehen unmittelbar ein oder zwei junge Embryosäcke, die keine Tochterzellen ausbilden. Im Falle, wenn zwei Embryosäcke entstehen, entwickelt sich nur einer weiter, der andere stirbt gewöhnlich auf der Stufe von vier Kernen ab.

Was die Ausbildung der Tochterzellen aus den Embryosackmutterzellen anbetrifft, so unterscheiden sich in dieser Beziehung *Thesium divaricatum* und *Thesium intermedium* wesentlich voneinander. Nach der Behauptung von Guignard entstehen bei *Thesium divaricatum* drei Tochterzellen. Der Verfasser schreibt: "Presque toujours, quand il y a deux cellules meres primordiales une seule continue son developpement, et se subdivise en trois cellules-filles superposées, dont l'inférieure apparait plus grande des le debut et s'agrandit rapidement pour donnerle sac embryonnaire".

Bisweilen beobachtet man bei *Thesium intermedium* neben den in die Länge ausgezogenen Embryosackmutterzellen vertikale Reihen von drei, vier übereinander lagernden Zellen, deren Grösse aber und deren Kerne auf ihre somatische Herkunft deutlich hinweisen, Augenscheinlich entstehen solche Säulchen von Zellen gleichzeitig neben dem jungen Embryosack, der rasch in die Länge wächst. (Fig. 2).

Zu gleicher Zeit beginnt mit der weiteren Entwicklung eines Embryosacks in einer von den drei Samenanlagen die Degeneration aller übrigen Embryosackmutterzellen in dem Archesporium und als Enderesultat entsteht in einer der Samenanlagen ein einziger reifer Embryosack. In den zwei übrigen Samenanlagen vollziehen sich die Prozesse am Anfang ihrer Entwicklung in der oben geschilderten Weise, aber später degenerieren nicht nur die benachbarten Embryosackmutterzellen, sondern auch die jungen Embryosäcke, welche gewöhnlich in ihrer Entwicklung nicht weiter, als bis zu dem Stadium von 4 Kernen fortschreiten. Also ist in dem Fruchtknoten endlich nur ein einziger reifer Embryosack vorhanden, obwohl anfangs drei mehrzellige Archesporien angelegt wurden. (Fig. 3).

Die Entwicklung des Embryosacks verläuft in typischer Weise. Die einzige

Abweichung besteht nur darin, dass die drei unteren Kerne ausserordentlich schnell verschwinden. Es ist fast unmöglich das Stadium von acht Kernen zu beobachten. Wahrscheinlich bleibt in dem Augenblick, wenn die unteren vier Kerne entstehen, nur der Polkern erhalten, welcher nach der Mitte des Embryosackes wandert, während die drei übrigen restlos verschwinden. Während des Studiums der Entwicklung des Embryosackes bei *Thesium intermedium* erhielt ich mehrmals den Eindruck, als ob in dem unteren Teile des Embryosackes in einzelnen Fällen überhaupt keine Kerntetrade entsteht, sondern hier möglicherweise nur zwei Kerne vorhanden sind, von denen einer als Polkern funktioniert, der andere rasch zugrunde geht (Fig. 4-5).

Ähnliche Verhältnisse sind nicht nur *Thesium intermedium* eigen, sondern auch *Thesium divaricatum*, über welches Guignard schreibt: “on trouve parfois des états semblables à celui de la figure 13 (an welcher zwei Kerne im oberen und ein Kern im unteren Ende des Embryosackes dargestellt sind), où le noyau de la base est resté indivis, tandis que celui du sommet s'est partagé. Les divisions ultérieures sont très difficiles à suivre en raison de la petitesse des noyaux, les antipodes ne se constituent pas à l'état des cellules au fond du sac, leurs noyaux disparaissent très rapidement”.

Beide Polkerne verschmelzen gewöhnlich vor der Befruchtung zu, dem sekundären Embryosackkern. Der Eiapparat besteht aus der Eizelle, welche im reifen Zustande die charakteristischen Züge entbehrt, und aus zwei kleinen Synergiden. Also enthält der reife Embryosack die Eizelle, zwei Synergiden und den sekundären Embryosackkern. Die Eizelle und überhaupt der ganze Eiapparat befestigt sich je nach der Reifung des Embryosackes assymetrisch in dem oberen Teile des letztern; dabei lagert die Eizelle an der Seite, welche entweder zur Placenta oder an der, die zur Fruchtknotenöhle gerichtet ist. Gleichzeitig beginnt der antipodiale Teil des Embryosackes in der Richtung der Placenta sich umzubiegen und enthält in diesem Auswuchs ein wenig Protoplasma (Fig. 6).

Zur derselben Zeit gelangt die Degeneration des Archespors in den zwei übrigen Samenanlagen zum Schluss. Diese zerstörten Zellkomplexe treten mit derjenigen Samenanlage, welche den reifen Embryosack enthält in Verbindung (Fig. 9). Parallel den erwähnten Prozessen gehen auch diejenigen Zellen, die das Leitbündel im Funiculus begleiten zugrunde. Doch verläuft die volle Verbindung aller degenerierten Zellkomplexe der übrigen zwei Samenanlagen und der Placenta mit dem reifen Embryosack zu einem System gewöhnlich in denjenigen Fällen, wo die Befruchtung stattgefunden hat. Als Folge der Befruchtung verlängert sich das Haustorium rasch und wächst tief in den Funiculus in Gestalt eines langen schmalen Kanals herunter.

Gleichzeitig beginnt die Entwicklung des Endosperms. Es sind schon die zwei ersten Endospermkerne im Embryosacke vorhanden, die von einander durch eine Zellwand sofort getrennt werden, während in dem Kerne der Eizelle die Vereinigung der geschlechtlichen Elemente noch nicht vollendet sein kann: Im allgemeinen erfährt die Eizelle nach der Befruchtung eine längere Ruheperiode, während welcher mehrere Endospermkerne im Embryosacke entstehen, und der ganze Embryosack in einige Zellen geteilt wird. Zu dieser Zeit kommt der obere Teil des Embryosackes direkt mit der Fruchtknotenöhle in Berührung. (Fig. 7-8).

Charakteristisch ist für *Thesium intermedium* die Entstehung eines einzigen ziemlich grossen haustorialen Kerns im unteren Teile des Embryosackes. Er entsteht in derselben Weise, wie es Guignard für *Thesium divaricatum* beschreibt. Der sekundäre

Embryosackkern teilt sich in zwei erste Endospermkerne, welche annähernd polartig lagern; dabei wird der Embryosack in eine obere und untere Zelle geteilt. Während die obere Zelle und ihr Kern weitere Teilungen erleiden, erfährt der untere Kern keine Teilungen mehr. Er vergrössert sich ziemlich rasch; gleichzeitig vergrössert sich auch die untere Endospermzelle, welche diesen Kern enthält und verwandelt sich allmählich in das lange Haustorium (Fig. 7-9).

In Zusammenhang mit der physiologischen Rolle, die diesem haustorialen Kerne zukommt, erleidet er weitgehende Veränderungen in seiner Structur und zur Zeit seines besonders intensiven Funktionierens erhält er folgende Gestalt. Mit der bedeutenden Vergrösserung dieses Kernes verliert die Abgrenzung seiner Membran von dem ihn umgebenden Plasma an Deutlichkeit. Der äussere Umriss des Kernes erhält eine sehr unregelmässige wunderliche Form, es entstehen auf seiner Oberfläche Einbuchtungen, Falten und Erhöhungen, was zur Vergrösserung seiner Oberfläche führt; sein Nucleolus, gewöhnlich in der Einzahl Vorhanden, erreicht einen bedeutenden Umfang, erhält eine unregelmässige Gestalt und enthält einige Vakuölchen. Der Chromatingehalt des Kernes ist deutlich in Form von einigen Klümpchen sichtbar. Dieser Haustorialkern, der bei der ersten Teilung des secundären Embryosackkernes entsteht, bleibt während der ganzen Entwicklung des Embryos erhalten und ist sogar noch dann sichtbar, wenn der Embryo seine fast Volle Reife erreicht hat. Im Plasma, welches den Haustorialkern umgibt, sind deutlich die Chondriosomen sichtbar. Das Plasma weist wirbelähnliche Strömungen auf. (Fig 10-11).

Wegen den ausserordentlich kleinen Dimensionen der Kerne und der Chromosomen ist die cytologische Untersuchung von *Thesium intermedium* eine wenig fruchtbare Aufgabe. Es fehlten mir passende Stadien der Pollenentwicklung; die Bilder der Reduktionsteilung in den Embryosackmutterzellen konnten auch bei der Bestimmung der Zahl der Chromosomen nicht vieles geben und nur in einigen Endospermzellen waren die Teilungsfiguren der Kerne für die Zählung ihrer Deutlichkeit wegen geeignet. Ich zählte 34-35 Chromosomen, anscheinend sind deren 36, daraus folgt, dass die haploide Zahl-12, die diploide 24 ist. Man kann noch eine Eigentümlichkeit angeben, die darin besteht, dass bei der Teilung der Endospermkerne der Nucleolus noch auf der Stufe der Metaphase erhalten bleibt. (Fig. 12).

Literatur.

- Jönsson B. Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna Lunds Univ. Arskrt Bd. 16. 1881.
Guignard L. Observations sur les Santalacées. Annales de Sciences naturelles. Tome 2. 1885.

Figuren-Erklärung.

- Fig. 1. Zwei Schnitte aus derselben Serie einer jungen Samenanlage mit drei Archesporezellen.
- Fig. 2. Vier Schnitte aus derselben Serie einer älteren Samenanlage mit 11 Archesporezellen.
- Fig. 3. Zwei Schnitte aus derselben Serie einer Samenanlage mit einem vierkernigen Embryosack, mit einem dreikernigen und mit einigen degenerierenden Embryosackmutterzellen.
- Fig. 4. Achtkerniger Embryosack.
- Fig. 5. Embryosack mit dem Eiapparat und mit beiden Polkernen.
- Fig. 6. Reifer Embryosack mit dem Eiapparat und mit dem sekundären Embryosackkern.
- Fig. 7. Embryosack mit der befruchteten Eizelle und mit den zwei ersten Endospermzellen.
- Fig. 8. Embryosack mit der befruchteten Eizelle, mit mehreren Endospermzellen und mit der haustorialen Zelle.
- Fig. 9. Die Entstehung des Haustoriums.
- Fig. 10. Der haustoriale Kern.
- Fig. 11. Die haustoriale Zelle mit den Chondriosomen im Plasma.
- Fig. 12. Teilung der Endospermkerne.

