

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 42 (1933)  
**Heft:** 2  
  
**Artikel:** Zytologisch bedingte Ei- und Zygotensterilität bei triploiden Apfelsorten  
**Autor:** Steinegger, Paul  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-28410>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 13.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Zytologisch bedingte Ei- und Zygotensterilität bei triploiden Apfelsorten.

Von *Paul Steinegger*.

(Aus der Eidg. Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau in Wädenswil,  
und dem Pflanzenphysiologischen Institut der Eidg. Technischen Hochschule  
in Zürich.)

Eingegangen am 20. Mai 1933.

Inhaltsübersicht.	Seite
Einleitung . . . . .	285
Technik . . . . .	288
Befruchtungsversuche . . . . .	288
A. <i>Untersuchungen über die zytologisch bedingte Eisterilität</i> . . . . .	290
I. Die Bildung des Eiapparates diploider Apfelsorten . . . . .	290
1. Die Anlage des Archespors . . . . .	290
2. Die heterotypische Teilung . . . . .	292
3. Die Bildung des einkernigen Embryosackes . . . . .	294
4. Die Weiterentwicklung zum fertigen Eiapparat . . . . .	295
II. Die Bildung des Eiapparates triploider Apfelsorten . . . . .	297
1. Die Anlage des Archespors . . . . .	297
2. Die heterotypische Teilung . . . . .	298
3. Die Bildung des einkernigen Embryosackes . . . . .	301
4. Die Weiterentwicklung zum fertigen Eiapparat . . . . .	304
B. <i>Untersuchungen über die zytologisch bedingte Zygotensterilität</i> . . . . .	311
I. Die Weiterentwicklung des Eiapparates diploider Sorten zum Embryo . . . . .	311
1. Der Befruchtungsvorgang . . . . .	311
2. Die Samenbildung . . . . .	314
II. Die Weiterentwicklung des Eiapparates triploider Sorten zum Embryo . . . . .	318
1. Der Befruchtungsvorgang . . . . .	318
2. Die Samenbildung . . . . .	320
C. <i>Nicht zytologisch bedingte Abnormitäten</i> . . . . .	327
Zusammenfassung . . . . .	334
Literaturverzeichnis . . . . .	337

## Einleitung.

Im Verlaufe der letzten zwei bis drei Jahrzehnte wurden zahlreiche Versuche über die Befruchtung und Fruchtbildung bei unsern Obstarten durchgeführt. Weitaus die meisten Arbeiten befassen sich mit praktischen Befruchtungsversuchen, von denen als erste diejenigen von Waite (1894, 1898), Close (1902, 1903), Müller-Thurgau (1903, 1905, 1907), Booth (1906), Ewert (1906) und Osterwalder (1910) genannt seien, und mit Pollenkeimungsversuchen, welche vor allem von Müller-Thurgau (1903), Booth (1906), Osterwalder (1910) und später von Auchter (1921), Kobel (1924, 1926), Ziegler und Brandscheidt (1927) und anderen durchgeführt wurden. In den letzten 7—8 Jahren befassten sich die Forscher eingehend mit der zytologischen Untersuchung der Pollen-



bildung, während die zytologische Bearbeitung des weiblichen Geschlechtsapparates, sowie die embryologischen Studien seit der grundlegenden Arbeit von Osterwalder (1910) keine nennenswerte Vertiefung erfahren haben.

Je tiefer die Forschung in diese Gebiete eingedrungen ist, desto mehr zeigte sich, dass die Befruchtungsverhältnisse viel komplizierter sind, als früher angenommen wurde. Die meisten Sterilitätserscheinungen, die bisher aus dem Pflanzenreiche bekannt waren, konnten auch bei unsern Obstarten aufgefunden werden.

Nach Kobel (1930) « werden als Sterilität alle Hemmungserscheinungen zusammengefasst, welche die Anlage von Blüten und die Ausbildung entwicklungsfähiger Samen betreffen ». Er teilt diese Sterilitätsformen in 12 Gruppen ein, die sich ihrerseits wieder in zwei grosse Hauptgruppen zusammenfassen lassen :

A. Der Ausfall der Blütenbildung.

1. Vegetativbleiben.
2. Jugendsterilität.
3. Periodische Sterilität.

B. Ausfall der Samen- und Fruchtbildung.

4. Unvollkommenheit der männlichen Geschlechtsorgane.
5. Unvollkommenheit der weiblichen Geschlechtsorgane.
6. Zytologisch bedingte Gametensterilität.
7. Zytologisch bedingte Zygotensterilität.
8. Mangelhafte Ernährung der Geschlechtszellen.
9. Mangelhafte Ernährung der Zygoten.
10. Ungenügende Verwandtschaft.
11. Selbststerilität.
12. Kreuzsterilität.

Eine der bekanntesten Sterilitätserscheinungen ist die unter den Apfel- und Birnsorten weit verbreitete Pollensterilität. Diese zytologisch bedingte Sterilität wird durch eine abnorme Chromosomenzahl bedingt und ist deshalb Sorteneigentümlichkeit. Die pollensterilen Apfel- und Birnsorten sind triploid. An Stelle von  $2n = 34$  Chromosomen finden wir bei solchen Sorten  $3n = 51$ . Shoemaker (1926), Kobel (1926, 1927), Rybin (1927), Darlington (1927), Florin (1927), Heilborn (1928), Nebel (1929), Crane and Lawrence (1929, 1930), Darlington and Moffet (1930) haben die Pollensterilität zytologisch untersucht, so dass wir heute von den meisten wichtigeren Apfel- und Birnsorten wissen, ob sie diploid oder triploid sind.

Die Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen triploider Sorten ist infolge der 17 überzähligen Chromosomen abnorm, was eine Degeneration der meisten männlichen Geschlechtszellen bewirkt. Da auch der Ausbildung des Eiapparates eine Reduktionsteilung vorausgeht, war zu vermuten, dass bei diesen triploiden Sorten auch eine zytologisch bedingte Sterilität des weiblichen Geschlechtsapparates vorkomme. Kobel (1926) war wohl der erste, der die Vermutung einer

gestörten Eizellenbildung aussprach, und Rybin (1927) zeigte, dass bei der Reduktionsteilung in den Samenanlagen der triploiden Apfelsorte « Kanada-Reinette » eine ungleichzeitige Abwanderung der Chromosomen nach den Polen hin erfolgt. Elsmann und v. Vch (1931) konnten ihrerseits bei der triploiden Sorte Schöner von Boskoop auf Grund der Untersuchungen von Nachsommerblüten keine Abnormitäten feststellen. « In der Entwicklung der weiblichen Sexualzellen konnte an den entscheidenden Stadien — im Gegensatz zur Annahme Kobels — keine Störung festgestellt werden » (1931, S. 31). Eine eingehendere zytologische Untersuchung des weiblichen Geschlechtsapparates und seiner Entwicklung erschien daher gerechtfertigt. Es gelang dann auch dem Verfasser (Steinegger 1932), verschiedene Abnormitäten in der Entwicklung der Eizelle festzustellen und damit weibliche Gametensterilität nachzuweisen.

Kobel (1926, 1927, 1930, 1931) vermutete auf Grund des Vorkommens grosser Prozentsätze tauber Samen bei triploiden Apfelsorten, dass bei diesen neben der Eisterilität auch eine zytologisch bedingte Zygotensterilität auftrete. Tatsächlich muss aus der abnormen Reduktionsteilung der Archespormutterzelle und ihrer Weiterentwicklung bis zum reifen Eiapparat geschlossen werden, dass die Eizellen in weitaus den meisten Fällen eine abnorme Chromosomenzahl besitzen, durch welche nach der Befruchtung — vorausgesetzt, dass eine solche überhaupt stattfindet — eine Störung in der Entwicklung des Embryos eintreten könnte. Es gelang uns auch hier, verschiedene Abweichungen vom normalen Entwicklungsvorgang festzustellen, die wir in einer vorläufigen Mitteilung (1932) kurz zusammenfassten.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden an der Eidgenössischen Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau in Wädenswil durchgeführt. Herrn Direktor Dr. K. Meier sei auch an dieser Stelle für sein freundliches Entgegenkommen bestens gedankt.

Die Anregung zu diesen Untersuchungen verdanke ich meinem Chef, Herrn Dr. F. Kobel, in dessen Laboratorium sämtliche mikroskopischen Untersuchungen durchgeführt wurden. Seine reichen Erfahrungen auf diesem Gebiete, der anregende mündliche Verkehr, sowie das Studium seiner wissenschaftlichen Arbeiten, haben mir bei den Untersuchungen wesentlich geholfen. Auch war mir Gelegenheit gegeben, durch Mitarbeit an zahlreichen Versuchen und Untersuchungen mich in diese Wissensgebiete einzuarbeiten.

Mein Dank gebührt auch Herrn Prof. Dr. P. Jaccard, dem Leiter des Institutes für allgemeine Botanik und Pflanzenphysiologie an der Eidg. Techn. Hochschule in Zürich, welcher sich von Anfang an bereit erklärte, die Leitung meiner Arbeit zu übernehmen. In zahlreichen Kolloquien und persönlichen Besprechungen habe ich manche wertvolle Anregung erhalten.



### Technik.

Zur Untersuchung der zytologisch bedingten Eisterilität wurden im Frühjahr 1931 zu verschiedenen Zeiten Blütenknospen in verschiedenen Entwicklungsstadien sowie offene Blüten fixiert. Als triploide Sorten gelangten Schöner von Boskoop und Gravensteiner zur Untersuchung, während wir als diploide Vergleichssorte Berner Rosenapfel verwendeten. Im Jahre 1932 wurden die Fixierungen mit den gleichen triploiden Sorten wiederholt, während zum Vergleich die diploide Sorte Sauergrauech verwendet werden musste, da der im vorhergehenden Jahre verwendete Baum der Sorte Berner Rosenapfel keine Blütenknospen angesetzt hatte.

Im Frühjahr 1931 wurden die beiden triploiden Apfelsorten Schöner von Boskoop und Gravensteiner mit Pollen der diploiden Sorten Berner Rosenapfel und Sauergrauech bestäubt, um Material für die Untersuchungen der zytologisch bedingten Zygotensterilität zu gewinnen. Die diploide Sorte Weisser Klarapfel, ebenfalls mit Sauergrauech bestäubt, diente als Kontrolle. Im folgenden Jahre arbeiteten wir mit denselben triploiden Sorten, während als diploide Vergleichssorte Sauergrauech, bestäubt mit Berner Rosenapfel, verwendet wurde.

Die Fixierung geschah mit Mittelflemming. Vergleichsweise fixierten wir auch mit Carnoy (4 Teile Alkohol abs. + 1 Teil Eisessig), welches aber für die frühen Stadien nicht befriedigte. Da auch die Fixierung mit Mittelflemming in den späteren Stadien im ersten Jahr nicht genügte, wurden mit Nachzüglerblüten von *Malus floribunda* und jungen Samen der Apfelsorte London Pepping Versuche mit den Fixierungsflüssigkeiten Carnoy, Juel II, Mittelflemming und Pikrinessigsäure durchgeführt. Nach diesen Versuchen zeigte Mittelflemming die beste Wirkung bei jungen Stadien, während für spätere Entwicklungsstufen Carnoy bessere Resultate lieferte. Wir fixierten daher im zweiten Frühjahr alle Stadien vor, bis einige Tage nach der Blüte sowohl mit Mittelflemming als auch mit Carnoy, während alle späteren Stadien nur mit Carnoy fixiert wurden. Die fixierten Objekte wurden in der üblichen Weise durchbehandelt und mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt.

### Befruchtungsversuche.

Im Zusammenhang mit den zytologischen Untersuchungen wurden verschiedene Befruchtungsversuche teilweise an der Versuchsanstalt in Wädenswil, teilweise an Obstbäumen der kant. landw. Schule Strickhof in Zürich durchgeführt. Herrn H. Hochstrasser, Obstbaulehrer am Strickhof, sei für die gütige Ueberlassung der dortigen Versuchsbäume und für mannigfache Mitarbeit bestens gedankt. Die Versuche sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

Der Fruchtansatz wurde in beiden Jahren erstmals am 9. Juni, also vor dem Junifall, ausgezählt. Die beiden Versuchsbäume Sauer grauech und Berner Rosenapfel an der Versuchsanstalt stiessen zur Zeit des Junifalles 1932 fast alle angesetzten Früchte ab. Wir erhielten daher von den Kombinationen an diesen Bäumen keine reifen Früchte. Nach früheren, unveröffentlichten Versuchen von Dr. F. K o b e l sind diese Sorten aber interfertil. Die übrigen diploiden Kombinationen weisen einen verhältnismässig hohen Gehalt an tauben Samen auf. Es ist jedoch zu beachten, dass die verwendete Muttersorte Weisses Klarapfel frühreif ist und, wie die meisten dieser Sorten, durchschnittlich mehr taube Samen enthält als spätreifende. K o b e l (1931) hat auch darauf hingewiesen, dass Transparent von Croncels grosse Mengen tauber Samen enthält und er vermutet, dass es sich hier um faktoriell bedingte Sterilität handelt, indem er annimmt, dass sich bei solchen Sorten in der Reduktionsteilung der Makrosporenmutterzelle Kombinationen von Erbanlagen ergeben können, die eine normale Entwicklung der Keimlinge ausschliessen. Im ersten und teilweise auch im zweiten Jahre diente ein apogamer Croncels-Sämling der Versuchsanstalt in Wädenswil, welcher vom eigentlichen Transparent von Croncels nicht unterschieden werden kann, und von K o b e l (1927) beschrieben wurde, sowohl als Versuchsbaum, wie auch als Pollenspender für die Bestäubung des Weisses Klarapfels. Im zweiten Jahre wurden dann als Ergänzung am Strickhof in Zürich Versuche mit einem durch Veredlung gewonnenen Baum von Transparent von Croncels durchgeführt.

Tabelle 1.

Kombination	Bestäubte Blüten	Fruchtansatz		Ernte	Samen		Taube
		Zahl	%	Früchte	gute	taube	%
<i>Befruchtungsversuche 1931</i>							
Weisser Klarapfel × Trans- parent von Croncels . . . .	749	128	22	101	242	40	13
Weisser Klarapfel × Sauer- graeuch . . . . .	432	96	32	83	274	42	10
Transparent von Croncels × Weisser Klarapfel . . . . .	389	92	31	23	183	18	9
Transparent von Croncels × Sauergraeuch . . . . .	279	72	38	25	129	32	20
Total diploid × diploid . .	1849	388	30	232	828	132	12
Schöner von Boskoop × Berner Rosenapfel . . . . .	919	102	12	12	32	30	4)
Gravensteiner × Sauergraeuch	1126	201	19	58	133	135	50
Total triploid × triploid . .	2045	303	16	70	165	165	50



Kombination	Bestäubte Blüten	Fruchtansatz		Ernte	Samen		Taube
		Zahl	%	Früchte	gute	taube	%
<i>Befruchtungsversuche 1932</i>							
Sauergrauech × Berner Rosen- apfel . . . . .	357	87	24	00	—	—	—
Berner Rosenapfel × Sauer- grauech . . . . .	171	74	43	00	—	—	—
Transparent von Croncels (Str.) × Sauergrauech . . . . .	107	57	53	39	225	39	15
Transparent von Croncels (Str.) × Weisser Klarapfel . . .	138	86	62	32	174	30	15
Transparent v. Croncels (Wdwl.) × Sauergrauech . . . . .	146	42	29	7	40	16	28
Transparent v. Croncels (Wdwl.) × Weisser Klarapfel . . .	248	127	51	7	45	14	24
Total diploid × diploid . . .	1167	473	40	85	484	99	17
Gravensteiner × Sauergrauech	744	229	30	63	86	153	64
Schöner von Boskoop × Berner Rosenapfel . . . . .	103	41	40	8	15	35	70
Total triploid × diploid . . .	847	270	32	71	101	188	65

Von den im vorhergehenden Abschnitt erwähnten Kombinationen wurden von Zeit zu Zeit einige Fruchtknoten zum Zwecke der zytologischen Untersuchung fixiert, weshalb die Anzahl der geernteten Früchte in diesen Fällen keinen Maßstab für die effektive Höhe des Fruchtansatzes darstellt, sondern lediglich die Zahl der auf ihren Samengehalt untersuchten Früchte angeben soll. Ein Unterschied zwischen diploiden und triploiden Muttersorten in bezug auf den Samengehalt ist deutlich zu erkennen.

## A. Untersuchungen über die zytologisch bedingte Eisterilität.

### I. Die Bildung des Eiapparates diploider Apfelsorten.

#### 1. Die Anlage des Archespors.

Ende April, zur Zeit, da sich die Blütenknospen geöffnet haben, die Kronblätter aber von den Kelchblättern noch fest umschlossen sind, zeigen sich die ersten Anfänge der späteren Samenanlagen. An der gegen die Fruchtknotenachse gelegenen Seite jedes Fruchtblattes bilden sich zwei bis vier mehr oder weniger symmetrische Höcker. Diese Höckerbildung erfolgt in allen Fächern des Fruchtknotens ungefähr zur gleichen Zeit. Erst in einem späteren Stadium, in welchem bereits die Anlagen der Integumente erkennbar sind, gehen die Samenanlagen all-

mählich in eine anatrophe Stellung über. Inneres und äusseres Integument entwickeln sich ziemlich schnell und sind im Stadium der Reduktionsteilung bereits auf der Höhe des Archespors angelangt.

Osterwalder (1910) und Elssmann und v. Vch (1931) fanden direkt unter der äussersten Zellschicht eine sich von den übrigen Zellen deutlich abhebende grössere Zelle, das Archespor. In unseren Untersuchungen fanden wir diese bevorzugte Zelle erst in der dritten bis vierten Zellschicht zu einer Zeit, da die Anlage der Integumente bereits zu erkennen war. Wir können aber auch in diesen Stadien meist noch nicht mit Sicherheit feststellen, welche Zelle sich



*Abbildung 1.* Anlage des Eiapparates diploider Apfelsorten. *a* Medianer Schnitt durch einen Samenhöcker. Das Archespor lässt sich noch nicht mit Sicherheit erkennen. *b* Das Archespor hebt sich deutlich von den übrigen Nucelluszellen ab. Die Anlage der Integumente ist bereits sichtbar. Der Höcker beginnt asymmetrisch zu werden. *c* Archespor in Prophase. Die Integumente reichen bis zur Höhe des Archespors. Die Samenanlage ist bereits in anatrophe Stellung. *d* Einkerniger Embryosack mit drei degenerierten Schwesterzellen. *a* und *b* Sauergraeuech, *c* und *d* Berner Rosenapfel. Vergrösserung *a—c* = 500, *d* = 200.



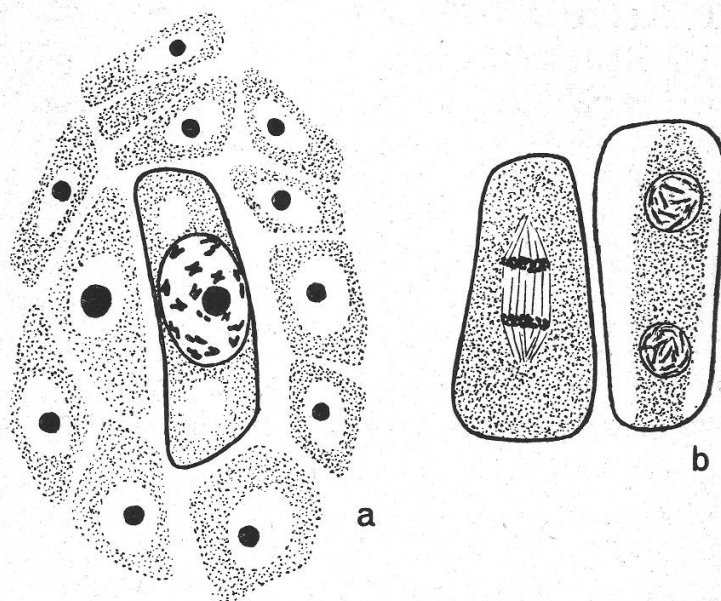
zum Archespor weiterentwickelt, da manchmal zwei und mehr Zellen in gleicher Weise in ihrer Entwicklung bevorzugt werden (Abb. 1 a). Diese bevorzugte Weiterentwicklung kann in ganz verschiedenen Stadien abgebrochen werden. Es kann sich nur eine der grösseren Zellen zum eigentlichen Archespor ausbilden, es ist aber in selteneren Fällen auch möglich, dass in der gleichen Samenanlage zwei Archespore entstehen, ja sogar die weitere Entwicklung bis zu zwei fertigen Eiapparaten durchlaufen. Erst in einem späteren Stadium, in welchem die Integumente bereits bis zur halben Höhe des Nucellus reichen, lässt sich das Archespor mit Sicherheit erkennen und von den andern Zellen unterscheiden. Es hat beträchtlich an Grösse zugenommen, indem es sich gegen die Nucellusmitte stark verlängerte. Der Zellkern des Archespor, welcher vorher im Ruhestadium war, hat nun bereits die Grösse einer Epidermiszelle erreicht und steht in Prophase. Diese Prophasenstadien dauern wahrscheinlich ziemlich lange, wie auch schon Osterwalder (1910) feststellte. Wir konnten sie in zahlreichen Samenanlagen stets wieder finden (Abb. 1 b-c). Zwischen Archespor und Epidermis liegen drei bis vier schmale Zellen. Ob dies Abkömmlinge des Archespor sind, wie Osterwalder und Elssmann und v. V eh vermuten, oder ob sie sich aus andern Zellen entwickelt haben, wollen wir dahingestellt lassen. Ebenso wollen wir nicht beurteilen, ob die um das Archespor herum auftretenden Zellen, welche sich durch Plasmareichtum und grössere Kerne von den benachbarten Zellen auszeichnen, Deszendenten eines Archespor sind, wie Osterwalder (1910, S. 943) vermutet, oder ob dieselben infolge einer günstigeren Lage in der Nähe des Archespor besser ernährt wurden als die übrigen Zellen. Wir vermuten eher letzteres, denn es war uns nie möglich, eine somatische Teilung derjenigen Zelle zu finden, welche wir als Archespor betrachteten. Wir haben daher die Bezeichnung primäres und sekundäres Archespor umgangen und sprechen einfach vom Archespor (= Makrosporenmutterzelle) als von der Zelle, welche bestimmt ist, später eine Reduktionsteilung einzugehen, indem wir die Frage offen lassen, ob diese Zelle vor der Reduktionsteilung noch somatische Teilungen durchführt oder nicht.

## 2. Die heterotypische Teilung.

Die Diakinese, welche der heterotypischen Teilung vorausgeht, konnte in verschiedenen Samenanlagen festgestellt werden. Dabei gelang es uns in einem Falle, die Chromosomen zu zählen (Abb. 2 a). Die verschiedene Grösse einzelner Chromosomenpaare war, wie bei der Pollenbildung, ebenfalls deutlich zu erkennen.

Während der heterotypischen Teilung konnte weder in der Metaphase, noch in der darauffolgenden Anaphase ein anormales Verhalten festgestellt werden. Die Reduktionsteilung der Makrosporenmutterzelle

diploider Sorten gleicht in jeder Beziehung derjenigen der Mikrosporenmutterzelle.



*Abbildung 2.* Reduktionsteilung im Archespor diploider Apfelsorten. *a* Diakinese. Es sind 17 Chromosomenpaare von ungleicher Grösse zu erkennen. *b* Im gleichen Nucellus haben sich zwei nebeneinander liegende Archespore entwickelt. Das eine zeigt die Anaphase der Reduktionsteilung, während das andere eine einzellige Dyade darstellt, deren beide Kerne bereits in Interkinese sind. *a* und *b* Sauergrauech. Vergrösserung *a* = 1620, *b* = 1350.

In einer Samenanlage der Sorte Sauergrauech fanden wir eine späte Anaphase der Reduktionsteilung (Abb. 2 *b*), deren Spindel schief zur Nucellusachse geneigt ist. Gleich neben dieser Reduktionsteilung ist im benachbarten Schnitt eine Dyade zu finden. Die schiefe Lage der Teilungsspindel könnte in diesem Fall auf das Vorhandensein von ursprünglich zwei Archesporen zurückzuführen sein. Doch kommt eine Neigung der Teilungsspindel gegen die Nucellusachse, wie auch Elssmann und v. Veh (1931) bei der triploiden Sorte Schöner von Boskoop beobachtet haben, öfters vor. Auch diese Anaphase weist keine Störung in der Verteilung der Chromosomen auf und ebenso zeigte die späte Telophase bei der Sorte Sauergrauech vollständig normales Aussehen.

Der Vorgang der Reduktionsteilung spielt sich bei diploiden Sorten wahrscheinlich ziemlich schnell ab, fanden wir doch im gleichen Fruchtknoten von Sauergrauech in der einen Samenanlage das Archespor in Prophase, in einer weiteren in Anaphase und in einer dritten in später Telophase der heterotypischen Teilung. In einem zweiten Fruchtknoten der gleichen Sorte fanden wir in fünf Samenanlagen das Archespor in Diakinese, in einer sechsten in Prophase und in einer weiteren in später Diakinese, welche schon der Uebergang zur Platte der Metaphase erkennen liess. Auch aus anderen Fruchtknoten



liess sich der Schluss ziehen, dass alle Samenanlagen eines Fruchtknotens ungefähr auf der gleichen Entwicklungsstufe stehen, dass aber die einzelnen Teilungsschritte nicht völlig synchron verlaufen.

Zur Zeit der Reduktionsteilung sind die einzelnen Blüten gegenüber den früher erwähnten Stadien wesentlich fortgeschritten. Die Kelchblätter haben sich geöffnet und die Blütenblätter treten als kleines rotes Köpfchen zwischen denselben hervor. Die Fixierung erfolgte am 3. Mai 1932. Seit der Anlage des Archespors waren 6-8 Tage vergangen.

### 3. Die Bildung des einkernigen Embryosackes.

Nach der heterotypischen Teilung geht die Weiterentwicklung offenbar sehr schnell vor sich. Dyade und Tetrade sind anscheinend nur kurze Uebergangsstadien zum einkernigen Embryosack (=Makrospore). Soviel wir an unseren Präparaten von Sauergrauach feststellen konnten, tritt die Bildung einer Zellwand erst ein, nachdem die beiden Tochterkerne in typische Interkinese übergegangen sind. Dieses Stadium dauert anscheinend sehr kurze Zeit und wird von der homöotypischen Teilung der beiden Diadenkerne gefolgt, die in Abb. 14 c dargestellt ist. Diese Dyade besteht deutlich aus zwei Zellen, welche nur wenig schief zur Nucellusachse hintereinander liegen. Die chalazawärts gelegene Zelle steht bereits im Stadium der Anaphase, während ihre gegen die Mikropyle gelegene Schwesterzelle noch die Interkinese zeigt. Aus dieser homöotypischen Teilung wären 4 Tetradenzellen entstanden, die mit kleinen seitlichen Abweichungen hintereinander liegen würden. Kleine Verschiebungen in der Lage der Tetradenzellen kommen häufig vor.

In allen von uns beobachteten Tetraden fällt die chalazawärts gelegene Zelle bereits durch ihre Grösse und Gesundheit gegenüber den gegen die Mikropyle hin gelegenen Schwesterzellen auf. Diese degenerieren frühzeitig und werden später von dem umgebenden Gewebe resorbiert (Abb. 1 d). Es konnten in vielen Fällen ganz deutlich drei degenerierende und eine gesunde Tetradenzelle festgestellt werden. In zahlreichen andern Fällen war aber die Zahl der abgestorbenen Tetradenzellen nicht mehr festzustellen, da sie schon teilweise resorbiert waren.

Der einkernige Embryosack liegt zu dieser Zeit bereits in der Mitte des Nucellus. Die ihn umgebenden Zellen — mit Ausnahme der degenerierenden Schwesterzellen — sind in allen beobachteten Fällen durchschnittlich wesentlich grösser als die übrigen Nucelluszellen, wie schon Osterwalder (1910) bemerkte. Es ist daher oft sehr schwierig, die Makrospore von den somatischen Zellen zu unterscheiden. Nach unsern Beobachtungen glauben wir schliessen zu dürfen, dass diese grösseren somatischen Zellen einfach infolge günstigerer Lage in der

Nähe des Embryosackes besser ernährt wurden als andere somatische Zellen, die weiter von der Makrospore entfernt sind, oder dass sie von den Abbauprodukten der absterbenden Tetradenzellen profitierten.

Die Epidermis ist zu dieser Zeit bereits dreischichtig und die Integumente sind bis zum Nucellusscheitel vorgedrungen, wobei das innere Integument vom äussern vollständig überdeckt wird. Die Blütenblätter treten schon deutlich einige Millimeter über die Kelchzipfel hervor, sind aber noch fest übereinandergelegt und an den freien Stellen rot gefärbt. Die Fixierung erfolgte am 11. Mai 1931 für etwas zurückgebliebene Stadien der Sorte Berner Rosenapfel, am 10. Mai 1932 für Sauer grauech.

#### 4. Die Weiterentwicklung zum fertigen Eiapparat.

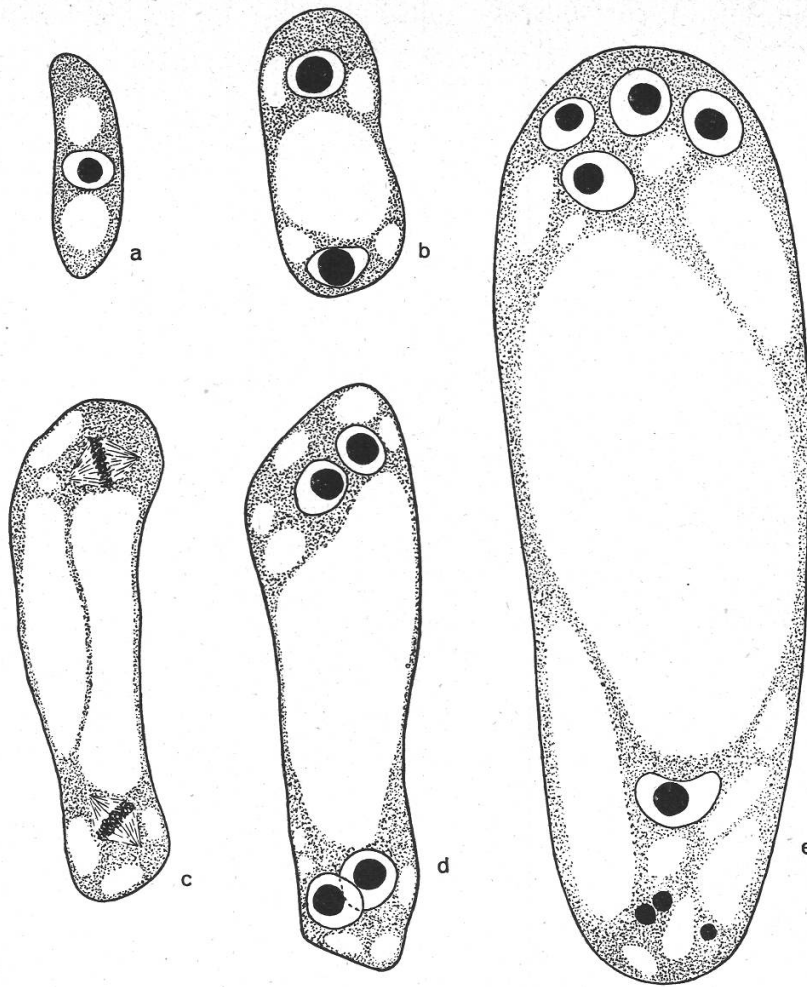
Auch das Stadium des einkernigen Embryosackes dauert, ähnlich wie dasjenige des Archespors, nach unsern Beobachtungen wahrscheinlich ziemlich lange an. In zahlreichen Präparaten, sowohl bei Sauergraeuech als auch bei Berner Rosenapfel, konnten wir die Makrospore in dieser Entwicklungsphase finden, wobei die degenerierenden Tetraden oft weitgehend resorbiert waren. Der Kern der Embryosackmutterzelle führt nun eine erste Teilung durch. Die entstehenden Tochterkerne liegen zu je zwei gegen die Mikropyle und gegen die Chalaza hin. Ein stärkeres Tinktionsvermögen, sowie eine ausgesprochene Vakuolisierung heben den zweikernigen Embryosack deutlich von den übrigen Zellen ab. Gegenüber dem einkernigen hat sich der zweikernige Embryosack fast um das Doppelte verlängert und ebenso verbreitert (Abb. 3 b).

An den beiden Enden des Embryosackes vollzieht sich die synchrone Teilung der zwei Kerne. Ohne wesentlich breiter zu werden, hat sich der Embryosack bereits stark in die Länge gedehnt (Abb. 3 c).

Abb. 3 d stellt den vierkernigen Embryosack dar. Je zwei Kerne liegen an den Enden desselben beieinander. Sie sind ganz vom Plasma umgeben, während die Mitte des Sackes stark vakuolisiert ist. Wir fixierten am 11. Mai 1931 fortgeschrittene Stadien von Berner Rosenapfel und am 14. Mai 1932 von Sauergraeuech.

Durch Teilung eines jeden der vier Kerne entsteht der achtkernige Embryosack. Entsprechend der Anordnung im vierkernigen liegen auch hier vier Kerne gegen die Mikropyle, die andern vier gegen die Chalaza hin (Abb. 3 e). Von den letzteren bleiben drei in ihrer Entwicklung sichtlich zurück, während der vierte sich vergrössert und gegen die Mitte des Embryosackes abzuwandern beginnt. Auch in dem gegen die Mikropyle gelegenen Teil des Embryosackes vollzieht sich zu dieser Zeit eine Aenderung. Einer der vier Kerne beginnt ebenfalls nach der Mitte des Sackes zu wandern, während sich um die übrigen drei nach und nach Zellwände zu bilden beginnen.





*Abbildung 3.* Bildung des Eiapparates diploider Apfelsorten. *a* Einkerniger Embryosack, *b* Zweikerniger Embryosack, *c* Zweikerniger Embryosack mit sich synchron teilenden Kernen, *d* Vierkerniger Embryosack, *e* Achtkerniger Embryosack, von jedem Pol beginnt ein Kern abzuwandern; die chalazwärts gelegenen Antipodenkerne sind schon teilweise resorbiert. *a, b, d* = Berner Rosenapfel, *c, e* = Sauergräuech. Vergrößerung *a—e* = 900.

Im fertigen, befruchtungsfähigen Eiapparat finden wir daher an Stelle der acht freien Kerne drei Zellen in der Nähe der Mikropyle, von denen die eine — die Eizelle — gewöhnlich etwas grösser ist, zwei freie Kerne — die beiden Pollkerne — die von den beiden Enden des Embryosackes nach der Mitte hin abgewandert sind, und die drei Antipodenzellen, welche bereits weitgehend degeneriert sind. Jeder dieser Kerne enthält entsprechend der normalen Reduktionsteilung  $n = 17$  Chromosomen.

Die Entwicklung des Eiapparates diploider Apfelsorten vollzieht sich somit normal und entspricht dem typischen Verlauf der Eiapparatbildung bei den Angiospermen.

Zur Zeit, da der Eiapparat befruchtungsreif ist, sind die beiden Integumente vollständig über den Nucellus hinausgewachsen und

schliessen denselben gegen die Samenhöhle hin ab. Die Fixierung erfolgte am 17. Mai 1932. Die Blüten waren geöffnet.

## II. Die Bildung des Eiapparates triploider Apfelsorten.

### 1. Die Anlage des Archespors.

Bei den triploiden Sorten Schöner von Boskoop und Gravensteiner entwickeln sich die Samenanlagen anfänglich gleich wie bei den untersuchten diploiden Sorten. Während aber bei Berner Rosenapfel

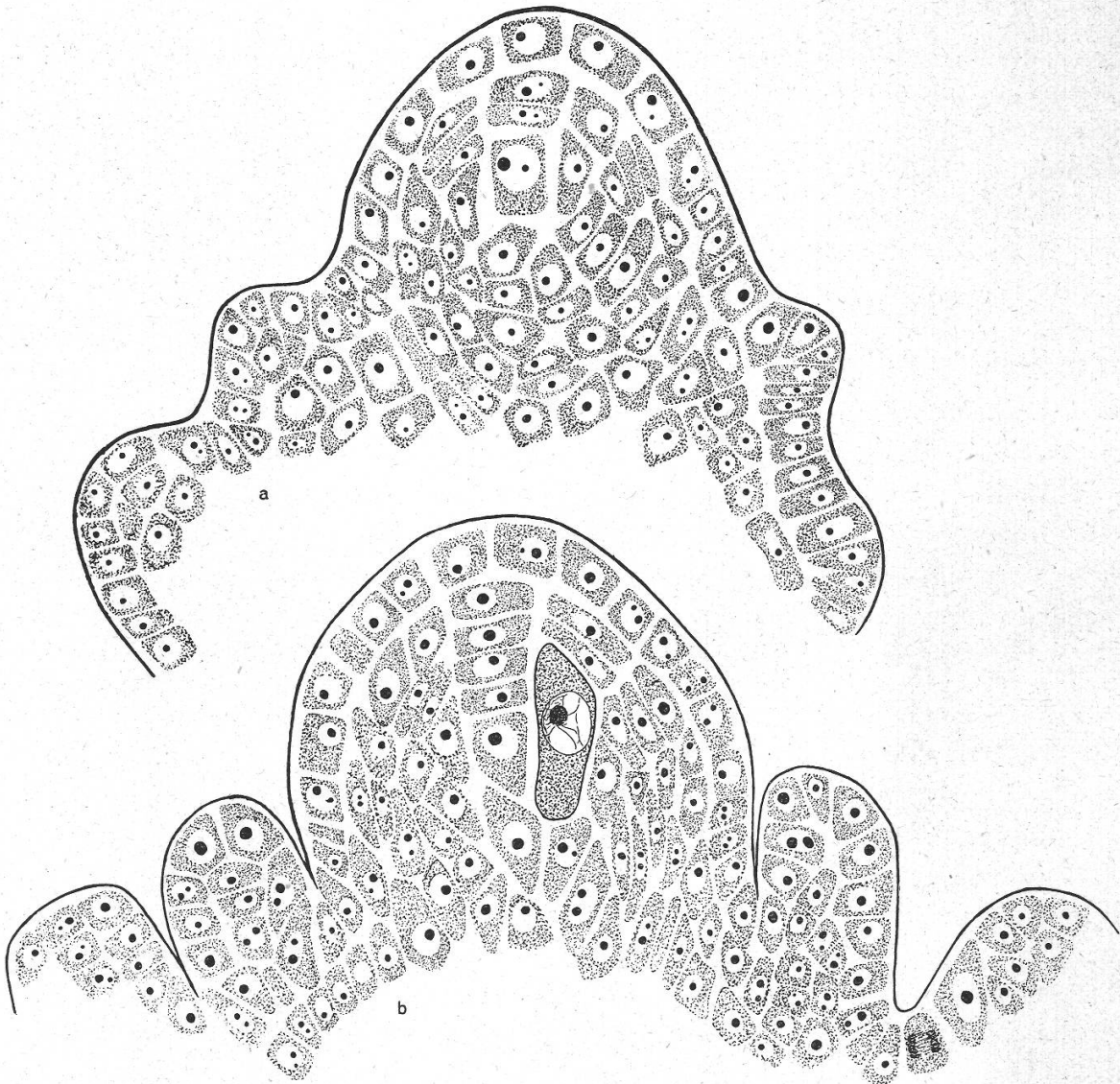


Abbildung 4. Anlage des Archespors triploider Apfelsorten. *a* Medianer Längsschnitt durch einen Samenhöcker. Das Archespor lässt sich bereits erkennen. Die Anlage der Integumente ist sichtbar. *b* Das Archespor lässt sich von den andern Nucelluszellen deutlich unterscheiden. Die Integumente sind annähernd bis zur Höhe des Archespors vorgedrungen. *a* und *b* = Gravensteiner. Vergrößerung 500. Sämtliche Zellen und die ganze Samenanlage sind wesentlich grösser als bei diploiden Sorten. (Vgl. Abbildung 1.)



und Sauergrau, sowie bei Schöner von Boskoop an jedem Fruchtblatt nur zwei auf gleicher Höhe stehende Samenanlagen entstehen, vermag Gravensteiner deren vier zu bilden, von denen gewöhnlich je zwei übereinander stehen.

Sämtliche Zellen, sowohl des Nucellus als auch der später gebildeten Integumente, sind merklich grösser als die entsprechenden der diploiden Sorten, was wohl auf den erhöhten Chromosomensatz zurückzuführen ist. Aber nicht nur die einzelnen Zellen, sondern auch die gesamten Samenanlagen sowie die Fruchtknoten sind wesentlich grösser als gleich alte Stadien diploider Sorten. (Vergl. Abb. 1 *a-c* und Abb. 4 *a-b*.)

Auch bei triploiden Sorten lässt sich das Archespor bereits im Nucellus ohne Integumente nachweisen. Es ist bei diesen Sorten ebenfalls oft schwer, dasselbe von andern Zellen des Nucellus zu unterscheiden. Die Anlage von mehr als einem Archespor konnte in zahlreichen Fällen beobachtet werden. Die Prophasestadien dauern auch bei den untersuchten triploiden Sorten anscheinend ziemlich lange. Von 10 untersuchten Samenanlagen eines Fruchtknotens der Sorte Gravensteiner fanden wir beispielsweise neun Archesporen in Prophase und eines in Diakinese. In zahlreichen andern Fruchtknoten fanden wir ähnliche Verhältnisse.

Die Blütenknospen sind zu dieser Zeit gleich weit fortgeschritten wie in den entsprechenden Stadien bei diploiden Sorten. Die Fixierung der untersuchten Objekte erfolgte am 11. Mai 1931 für Schöner von Boskoop, am 30. April 1931 und 26. April 1932 für Gravensteiner.

## 2. Die heterotypische Teilung.

Das Archespor liegt zur Zeit der heterotypischen Teilung meist im obern Drittel des Nucellus und ist von 2—5 Deckzellen und 1—3 Zellschichten der Epidermis überdeckt.

Trotz eifrigem Suchen konnten wir die Diakinese nur in je einem Präparat von Schöner von Boskoop und Gravensteiner in guter Ausbildung feststellen. Es liessen sich deutlich einige gepaarte Chromosomen wahrnehmen, und bei Gravensteiner konnten wir ausserdem einzeln auftretende Chromosomen und mehrwertige Chromosomenkomplexe beobachten, während bei diploiden Sorten mit  $2n = 34$  Chromosomen dieselben in der Diakinese zu 17 Paaren zusammentreten. In der Diakinese finden wir also die ersten wahrnehmbaren Abweichungen von der normalen Entwicklung des Eiapparates.

Es liess sich vermuten, dass die  $3n$  Chromosomen triploider Sorten auch im weiblichen Archespor — wie in den Pollenmutterzellen — keine normale heterotypische Teilung eingehen können. Meist werden sich zwei Genome zu paaren vermögen, während die Ange-

hörigen des dritten Genoms überzählig bleiben und sich nach den Regeln des Zufalls auf die Dyadenkerne verteilen, so dass Tochterkerne mit abnormen Chromosomenzahlen entstehen.

In den Platten der Metaphase werden neben zweiwertigen auch ein- und mehrwertige Chromosomen gefunden. Abb. 5 *a-b* zeigt die Reduktionsteilung des Archespors in Metaphase bei der Sorte Schöner von Boskoop. Die Chromosomen sind auf zwei Schnitte verteilt. Die verschiedene Wertigkeit der Chromosomen ist deutlich zu erkennen. Irrtümlicherweise wurden in einer früheren Veröffentlichung (Steinegger 1932) in *a* 25 und in *b* 23 Chromosomenwertigkeiten angegeben. Durch Verwendung einer bessern Optik (Reichert Apochromat 124 $\times$ ), die uns in gütiger Weise vom Leiter des Institutes für spezielle Botanik an der Eidg. Techn. Hochschule in Zürich, Herrn Prof Dr. E. Gäumann, zur Verfügung gestellt wurde, gelang es uns, in beiden Schnitten die Chromosomen genau auszuzählen. Es konnten so in *a* 28 in *b* wiederum 23 Chromosomenwertigkeiten gezählt werden. Die gefundene Zahl von 51 Wertigkeiten entspricht der für triploide Apfelsorten vermuteten Anzahl von 51 Chromosomen. Kobel (1927) gibt für Schöner von Boskoop 46 Wertigkeiten an, die er an Pollenmutterzellen ausgezählt hat, und Ellsmann und v. V eh (1931) fanden in der einen Hälfte der Anaphase der heterotypischen Teilung annähernd 20 Chromosomen, während sie in der homöotypischen Teilung deren 44 zählen konnten.

Die verschiedene Wertigkeit der Chromosomen verursacht — wie in den Pollenmutterzellen — eine ungleichzeitige Abwanderung nach den Polen, wie bereits Rybin (1927) nachwies. Wir konnten jedoch keine Gesetzmässigkeit in dieser Abwanderung feststellen. Vielfach scheint es, als ob die einwertigen Chromosomen zuerst abwandern würden, dann aber finden sich bei derselben Sorte wieder Stadien, in denen einwertige Chromosomen deutlich in der Spindel zurückgeblieben sind. Es können in der Anaphase sowohl an den Polen als auch zwischen denselben Chromosomenkomplexe vorkommen. Abb. 5 *c* zeigt ein solches Stadium. In der Anaphase zeigen sich hier deutlich drei Platten, von denen jede sowohl einwertige als auch mehrwertige Chromosomen besitzt. Eine etwas spätere Anaphase zeigt Abb. 5 *d*. Die Chromosomen haben sich bereits an den beiden Polen angesammelt, nur einige wenige liegen noch in der Spindel zurück.

In Abb. 5 *e* ist die Abwanderung der Chromosomen bereits durchgeführt. Neben den wenigen zurückgebliebenen Chromosomen und den beiden Telophasenplatten ist eine ausserhalb der Spindel liegende Chromosomengruppe zu erkennen. Abb. 5 *f* zeigt die späte Telophase der Reduktionsteilung ebenfalls bei der Sorte Gravensteiner. Neben den beiden neu entstehenden Kernen sind deutlich noch einzelne Chromosomen zu sehen. Diese zurückgebliebenen oder ausgeschiedenen



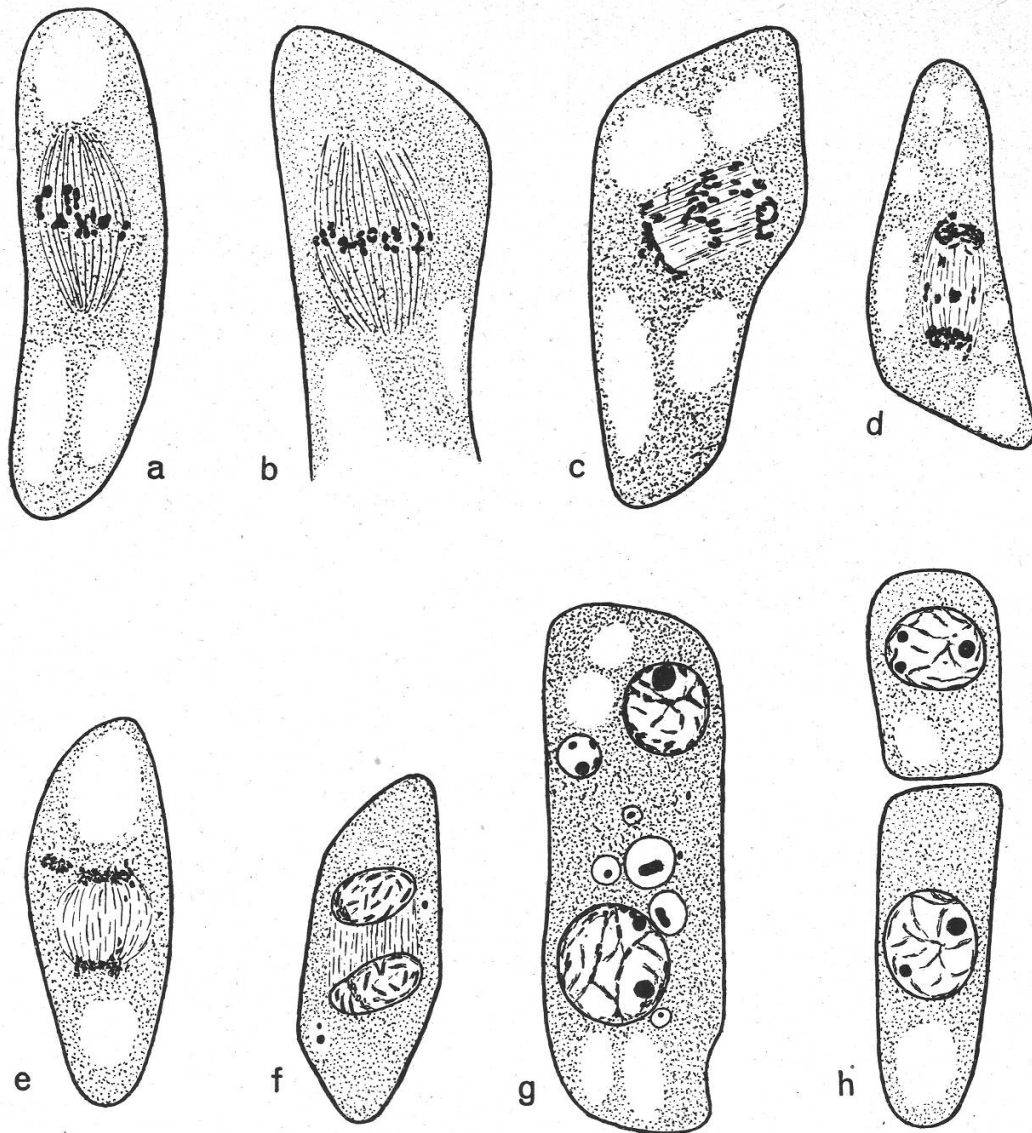


Abbildung 5. Reduktionsteilung im Archespor triploider Apfelsorten. *a* und *b* Metaphase der Reduktionsteilung im Archespor von Schöner von Boskoop. Die Chromosomen sind auf zwei Schnitte verteilt. Die verschiedene Wertigkeit der Chromosomen ist deutlich zu erkennen. In *a* sind 28, in *b* 23 Chromosomwertigkeiten zählbar. *c* Anaphase der Reduktionsteilung. Die Abwanderung der Chromosomen nach den Polen hin ist eine ungleichzeitige. Es sind drei Platten zu erkennen, von denen jede sowohl ein- als auch zwei- und mehrwertige Chromosomen besitzt. *d* Späte Anaphase. Die meisten Chromosomen sind an die beiden Pole gewandert. Einzelne liegen noch in der Spindel zurück. *e* Telophase. Ausser den beiden Tochterplatten findet man noch einzelne zurückgebliebene Chromosomen und eine ausserhalb der Spindel liegende Chromosomengruppe. *f* Frühe Interkinese. Neben den beiden neu entstandenen Kernen sind noch einzelne Chromosomen wahrzunehmen. *g* Zweikernstadium. Ausser den beiden grossen Dyadenkernen haben sich noch sechs kleinere Nebenkern gebildet. Es sind auch noch einzelne ausgeschiedene Chromosomen zu finden. *h* Spätere, bereits zweizellige Dyade. Die beiden Dyadenkerne stehen in Interkinese. *a*, *b*, *c*, *g* = Schöner von Boskoop, *d*, *e*, *f*, *h* = Gravensteiner. Vergr. *a*—*c* = 1620, *d*—*h* = 1350.

Chromosomen können einzeln auftreten, oder wie in Abb. 5 e, zu Gruppen vereinigt, später als Nebenkerne wahrgenommen werden.

Das Stadium der heterotypischen Teilung konnte in vielen Fällen gefunden werden und es scheint, dass dieser Teilungsschritt längere Zeit dauert als der entsprechende bei diploiden Sorten, was wohl durch die abnorme Chromosomenverteilung bedingt sein könnte. In allen gefundenen Reduktionsteilungen triploider Sorten konnten Abweichungen von der normalen Reduktionsteilung gefunden werden.

### 3. Die Bildung des einkernigen Embryosackes.

Wie Abb. 5 h zeigt, können trotz der abnormen Verteilung der Chromosomen anscheinend normal aussehende Dyaden entstehen. Aber auch wenn eine Ausscheidung von Chromosomen in der heterotypischen Teilung unterbleibt, weisen die entstehenden Dyadenkerne abnorme und meist ungleiche Chromosomenzahlen auf. Es ist ebenfalls möglich, dass die ausgeschiedenen Chromosomen sehr bald aufgelöst werden, worauf die Weiterentwicklung ziemlich normal verlaufen kann. Nebenkerne werden in der weiteren Entwicklung des Eiapparates meist resorbiert.

Abb. 5 g stellt die aus einer abnormen heterotypischen Teilung hervorgegangene « Dyade » dar. Die Zelle selbst hat sich noch nicht geteilt. Die Zellteilung erfolgt wahrscheinlich erst kurz vor der homöotypischen Teilung, wie wir auch bei Sauergrauech beobachteten. Ausser den zwei grösseren Dyadenkernen, die in Interkinese stehen, findet man noch sechs kleinere Nebenkerne. Die Chromosomenzahl der beiden Dyadenkerne ist wahrscheinlich auch in diesem Falle ungleich. Sie wird in den wenigsten Fällen gerade 17 betragen. Diese Abnormitäten können zum Absterben des weiblichen Geschlechtsapparates führen, welches sowohl sehr frühe — zur Zeit der Tetradenbildung — als auch später im Stadium des ein- bis achtkernigen Embryosackes erfolgen kann.

In Abb. 6 a ist eine solche Störung in der Entwicklung des Eiapparates gezeichnet. Schon im Dyadenstadium hat sich die eine Hälfte nicht weiterentwickeln können und ist abgestorben, während der andere Kern sich wiederum zu teilen vermochte. Statt einer Tetrade, wie wir sie im normalen Falle finden sollten, beobachten wir hier eine verhältnismässig kleine, noch lebende Zelle mit zwei Kernen und einen teilweise schon resorbierten Rest der chalazawärts gelegenen Dyadenzelle. Diese verunglückte Tetradenbildung vollzog sich in der Nähe des Nucellusscheitels direkt unter der Epidermis, was vermuten lässt, dass schon in der Anlage des Archespors Abweichungen vom normalen Entwicklungsvorgang vorkommen können.



Stellen wir uns vor, die Dyade in Abb. 5 *g* entwickle sich weiter, so sind vor der Tetradenbildung folgende Entwicklungsmöglichkeiten denkbar und auch wahrscheinlich.

1. Die Nebenkerne werden noch vor der Zellteilung resorbiert. Es entstehen zwei Dyadenzellen mit je einem Zellkern. Beide Kerne besitzen voraussichtlich eine ungleiche Anzahl von Chromosomen. Die späte Dyade erscheint äusserlich normal. Ihre Weiterentwicklung wird voraussichtlich typisch verlaufen.

2. Die Zellteilung erfolgt so, dass in jede Dyadenzelle nebst den eigentlichen Dyadenkernen auch Nebenkerne eingeschlossen werden. Es entstehen zwei Dyadenzellen mit je einem grossen Dyadenkern und einem bis mehreren Nebenkernen.

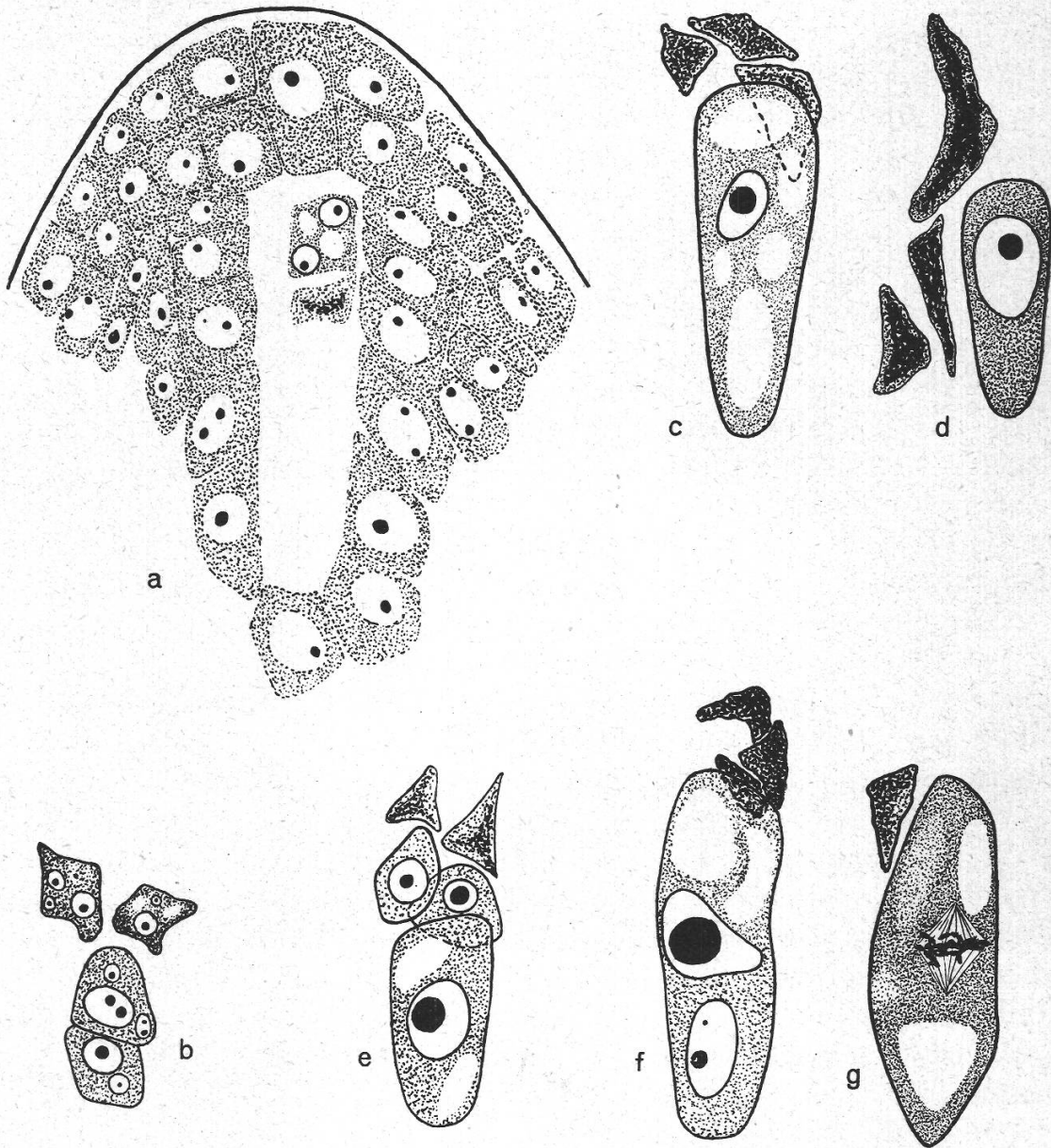
3. Es bilden sich drei « Dyadenzellen », wovon zwei je einen grossen und eventuell einen bis mehrere Nebenkerne besitzen. Die dritte Zelle besitzt nur Nebenkerne, die sich ihrerseits aber zu einem Kern vereinigen können.

Entsprechend diesen verschiedenen Möglichkeiten können bei der Tetradenbildung folgende Fälle vorkommen :

1. Die fertige Tetrade ist vollzählig. Sie besteht aus vier Zellen, von denen in der Regel die drei gegen den Nucellusscheitel gelegenen degenerieren, während die proximale den einkernigen Embryosack darstellt (Abb. 6 *c*). Ausnahmsweise kann sich aber auch eine der andern Tetradenzellen zum einkernigen Embryosack entwickeln. Solche Fälle kommen des öfters vor. Wird die unterste Tetradenzelle aus irgendeinem Grunde funktionslos, so wird wahrscheinlich die zweite ebenfalls funktionslos bleiben, da die beiden aus der gleichen Dyadenzelle hervorgegangen sind, und demzufolge voraussichtlich dieselbe abnorme Chromosomenzahl besitzen. In diesem Falle wird ein Abkömmling der oberen Dyadenzelle sich zum einkernigen Embryosack weiterentwickeln können, und zwar wird es eher die untere dieser beiden Zellen sein, da dieselbe wahrscheinlich in bezug auf die Ernährung besser gestellt ist als ihre distale Schwesterzelle. Abb. 6 *d* zeigt einen solchen Fall bei Schöner von Boskoop.

2. Aus einer zweizelligen Dyade mit Nebenkernen kann sich eine Tetrade entwickeln, deren Zellen ebenfalls Nebenkerne aufweisen. Es gelang uns in einigen Fällen, solche Stadien zu finden (Abb. 6 *b*). Geht diese Entwicklung weiter, so kann eine junge Makrospore entstehen, wie wir sie in Abb. 6 *f* dargestellt haben. Drei Tetradenzellen sind bereits degeneriert, während die vierte, welche den einkernigen Embryosack darstellt, neben dem eigentlichen Zellkern mit dem grossen Nukleolus noch einen ziemlich grossen Nebenkern aufweist. Es handelt sich in diesem Falle nicht um einen eigentlichen zweikernigen Embryosack, denn bei einem solchen sind die beiden Kerne durch Teilung eines einkernigen hervorgegangen und infolgedessen in ihrer Grösse

annähernd gleich. Wir haben hier eindeutig einen zweikernigen « einkernigen Embryosack » vor uns. Es können, wie wir mehrmals beobachten konnten, im « einkernigen Embryosack » auch mehrere Nebkerne vorkommen.



*Abbildung 6.* Bildung des einkernigen Embryosackes triploider Sorten. *a* Abnorme Tetradenbildung. Schon im Dyadenstadium ist die eine Hälfte abgestorben. Die obere Dyadenzelle hat sich allein weiter entwickelt. Die degenerierenden Zellen füllen nur einen kleinen Teil des jungen Embryosackes aus. *b* Vierzelliges Tetradenstadium. Die Tetradenzellen weisen ausser dem eigentlichen Zellkern noch ein bis mehrere Nebkerne auf. *c* Normaler einkerniger Embryosack mit drei degenerierenden Schwesterzellen. *d* Aus der zweitobersten Tetradenzelle entstandener Embryosack. *e* Fünfzellige «Tetrade». Die unterste Zelle stellt den einkernigen Embryosack dar. *f* «Einkerniger Embryosack» mit grossem Nebenkern und drei degenerierenden Schwesterzellen. *g* Einkerniger Embryosack in Teilung. *c*, *d* und *g* = Schöner von Boskoop, *a*, *b*, *e* und *g* = Gravensteiner. Vergr. *a*—*g* = 800.



3. Haben sich drei Dyadenzellen gebildet, so können sich in der Folge entweder nur zwei dieser Zellen teilen, so dass fünf «Tetradenzellen» entstehen, es kann aber auch die Nebenzelle eine Teilung eingehen, wodurch dann sechs «Tetradenzellen» gebildet werden. Abb. 6 e zeigt eine fünfzellige «Tetrade» in einer Samenanlage von Gravensteiner. Die zwei distalen Zellen sind schon weitgehend degeneriert, die folgenden zwei neigen auch schon zum Absterben, während die gegen die Nucellusmitte gelegene die andern vier an Grösse weit übertrifft und das Aussehen eines gesunden, normalen einkernigen Embryosackes hat. Neben weiteren fünfzelligen konnten wir auch sechszellige «Tetraden» feststellen.

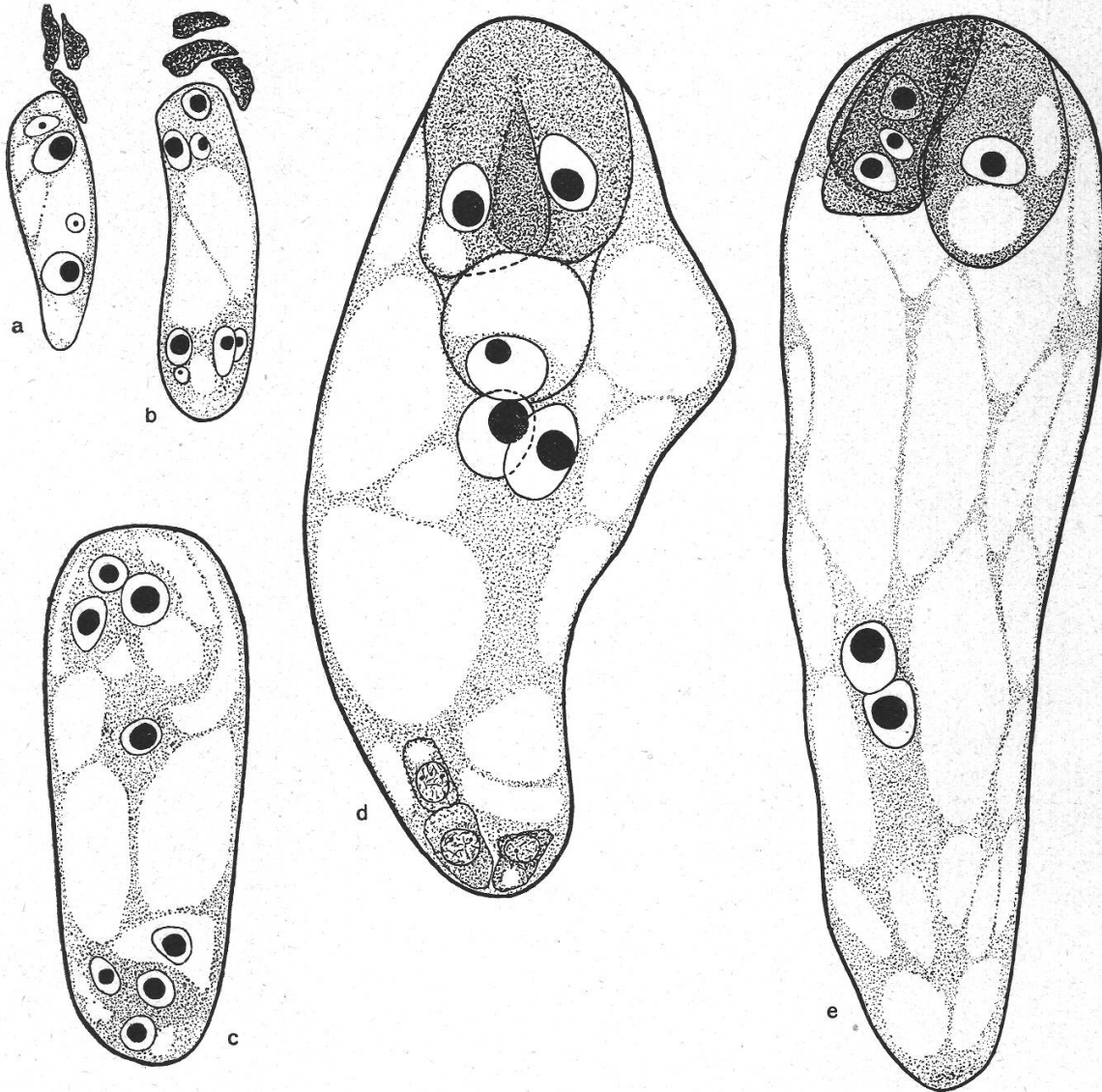
#### 4. Die Weiterentwicklung zum fertigen Eiapparat.

Auf Grund der bis jetzt beschriebenen Tatsachen lässt sich vermuten, dass auch in der Weiterentwicklung des einkernigen Embryosackes bis zum fertigen Eiapparat allerlei Störungen vorkommen können. Wir erwarten also sowohl normal aussehende Embryosäcke als auch solche mit Nebenkernen, oder sonstwie in ihrer Entwicklung abnorm verlaufende. Auch ein Absterben von Makrosporen ist in diesen späteren Stadien noch möglich.

In zahlreichen Fällen kann die Weiterentwicklung des einkernigen Embryosackes anscheinend ganz normal vor sich gehen, so dass Unterschiede von diploiden Sorten nur an der Grösse der Kerne und vielleicht auch des gesamten Embryosackes zu erkennen sind. War der einkernige Embryosack anscheinend normal, so wird voraussichtlich die Weiterentwicklung auch normal vor sich gehen. Der entstehende zweikernige Embryosack wird in diesem Falle zwei ungefähr gleich grosse Kerne enthalten. Diese liegen — wie im normalen diploiden zweikernigen Embryosack — am distalen und proximalen Ende desselben und sind von Plasma umgeben. Zwischen den beiden Kernen befinden sich meist grosse Vakuolen. Die Weiterentwicklung wird entsprechend derjenigen bei diploiden Sorten vor sich gehen. Der achtekernige Embryosack in Abb. 7 c zeigt ganz normales Aussehen. Von den gegen die Mikropyle gelegenen vier Zellen des Sackes ist bereits der Polkern abgewandert. Plasmaansammlungen und beginnende Zellbildungen um die andern drei Kerne sind bereits zu erkennen. Am proximalen Ende ist die Abwanderung des andern Polkernes auch schon wahrnehmbar, um die übrigen drei Zellen zeigt sich aber noch keine deutliche Zellwandbildung. Es ist überhaupt möglich und von uns mehrfach beobachtet worden, dass die Antipodenkerne degenerieren, ohne dass vorher eine Zellbildung eintrat.

Bis zur Befruchtungsfähigkeit des Eiapparates nimmt der Embryosack noch bedeutend an Grösse zu. Die Kerne, die Zellen und der ganze Embryosack sind zu dieser Zeit 2—3 mal grösser als im früheren Sta-

dium des achtkernigen (Abb. 7 *d*). Die beiden Polkerne liegen ganz nahe beieinander. Meist hebt sich die Eizelle durch ihre Grösse deutlich von den beiden Synergiden ab. Die Antipoden, welche man im Stadium der Abb. 7 *d* noch deutlich zu erkennen vermag, sind zu dieser Zeit meist weitgehend degeneriert.



**Abbildung 7.** Bildung des fertigen Eiapparates triploider Apfelsorten. *a* «Zweikerniger Embryosack» mit zwei Nebenkernen und drei degenerierenden Schwesterzellen. *b*. «Vierkerniger Embryosack» mit drei Nebenkernen. *c*. Achtkerniger Embryosack. Die beiden Polkerne beginnen abzuwandern. *d* Unbefruchteter Eiapparat 13 Tage nach der Vollblüte. Die Eizelle liegt mit ihrem obern Teil unter den beiden noch gut erhaltenen Synergiden und wölbt sich chalazwärts vor denselben empor. Die Polkerne sind noch nicht verschmolzen. Die Antipoden, welche zu dieser Zeit gewöhnlich resorbiert sind, sind noch gut erhalten. *e* Befruchtungsreifer Eiapparat fünf Tage nach der Bestäubung. Eine Synergide weist ausser ihrem eigentlichen Zellkern noch einen Nebenkern auf. Die Antipoden sind resorbiert. *a, b, d* = Schöner von Boskoop, *c, e* = Gravensteiner. Vergr. *a—e* = 600.



Gleich wie der einkernige Embryosack kann aber auch der zweikernige Nebenkerne aufweisen. Diese sind meist in gerader Zahl vorhanden, da sie aus der Teilung des einkernigen entstanden sind (Abb. 7 *a*). Es ist aber auch möglich, dass einzelne Nebenkerne des einkernigen Embryosackes ohne Teilung in den zweikernigen übergehen, dass sich also nur der eigentliche Zellkern der Makrospore teilt.

Der vierkernige Embryosack in Abb. 7 *b* weist neben den vier Hauptkernen noch drei Nebenkerne auf. Wahrscheinlich ist derselbe aus einem zweikernigen Embryosack mit zwei Nebenkernen hervorgegangen, wobei sich beide Embryosackkerne, sowie der proximale Nebenkernteilten, während der andere Nebenkernteil blieb. Es ist aber auch denkbar, dass einer oder mehrere Nebenkerne bereits resorbiert worden sind, denn im Laufe der Weiterentwicklung des Embryosackes werden die Nebenkerne anscheinend allmählich resorbiert, so dass wir in den späteren Entwicklungsstadien diese Abnormitäten immer seltener antreffen. Im befruchtungsreifen Embryosack in Abb. 7 *e* sind keine Antipoden mehr zu erkennen. Auch hier liegen die Polkerne beisammen, sind aber noch nicht verschmolzen. Die Eizelle hebt sich deutlich von den beiden Synergiden ab. In der einen derselben liegt neben dem eigentlichen Zellkern noch ein Nebenkernteil. Es können zu dieser Zeit auch frei im Embryosack liegende Nebenkerne vorkommen, wie wir mehrfach feststellen konnten. Eine Befruchtung ist in einem solchen Falle nicht ausgeschlossen.

Neben der Bildung von Nebenkernen können zahlreiche andere Abnormitäten auftreten. Wir haben Fälle gefunden, in denen ein Teil der Keimbahn schon in sehr frühen Stadien zugrunde geht, wie Abb. 6 *a* zeigt. Der noch gesunde distale Teil kann sich aber, wahrscheinlich ohne allzu starke Beeinflussung durch den absterbenden Teil, weiterentwickeln. So fanden wir beispielsweise in einer Samenanlage einer offenen Gravensteinerblüte einen nur zur Hälfte entwickelten Embryosack. Er bestand aus vier am distalen Ende gelegenen Kernen — Eikern, zwei Synergidenkerne und ein Polkernteil mit zwei kleineren Nebenkernen — während die ganze proximale Hälfte schon frühzeitig abgestorben sein musste, und in diesem Stadium nur als kleiner zusammengeschrunpfter Fleck kenntlich war. In einem solchen Falle ist wohl denkbar, dass nicht nur die Eizelle, sondern auch der einzige Polkernteil befruchtet werden könnten, um hierauf ihre Entwicklung fortzusetzen. Wahrscheinlicher ist es jedoch, dass aus solchen abnormen Embryosäcken keine Embryonen hervorgehen.

Selbst normal aussehende ein-, zwei- und vierkernige Embryosäcke können in ihrer Weiterentwicklung mannigfache Abweichungen von der normalen Eiapparatbildung erkennen lassen. Die Embryosackkerne, welche meist abnorme Chromosomenzahlen besitzen, können infolge dieser Abnormitäten früher oder später in der Entwicklung des Ei-

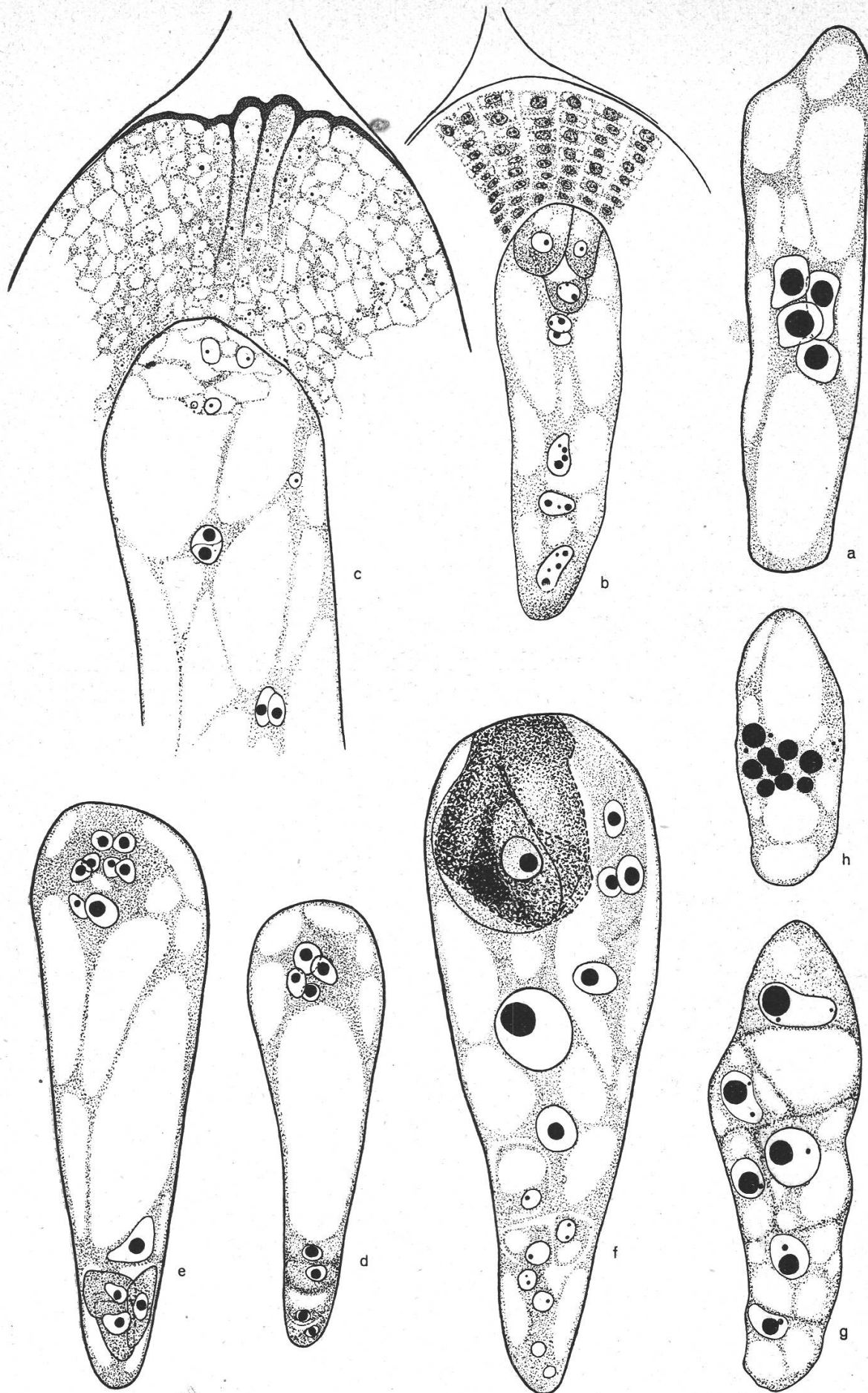
apparates Störungen hervorrufen, die eine Degeneration des gesamten Geschlechtsapparates zur Folge haben. So zeigt Abb. 8 *a* einen in seiner Entwicklung zurückgebliebenen, abnormen vierkernigen Embryosack. Statt dass sich die vier Kerne an beiden Enden des Sackes befinden, liegen sie in der Mitte beieinander. Der ganze Embryosack ist in seiner Entwicklung zurückgeblieben. Wohl hat seine Ausdehnung die Grösse eines achtkernigen bereits überschritten und nahezu diejenigen eines fertigen Eiapparates erreicht, aber die Kerne vermochten sich nicht mehr zu teilen. In sämtlichen anscheinend normalen Samenanlagen des gleichen Fruchtknotens ist der Embryosack bereits in befruchtungsreifem Zustande.

Abb. 8 *b* zeigt einen befruchtungsreifen Embryosack der Sorte Schöner von Boskoop acht Tage nach der Bestäubung. Wir vermuten, dass die drei grossen Kerne am proximalen Ende des Embryosackes, welche das Aussehen von grossen Endospermkernen besitzen, durch starke Vergrösserung und gleichzeitig erfolgte Abwanderung der Antipodenkerne entstanden sind. Unwahrscheinlicher ist dagegen, dass sie aus einer Befruchtung eines zweiten sekundären Embryosackes hervorgegangen sind, denn wir konnten keine Pollenschläuche im Nucellusgewebe beobachten.

Ein weiterer abnormer Embryosack ist in Abb. 8 *c* gezeichnet. Er stammt aus einer Samenanlage von Gravensteiner 16 Tage nach der Bestäubung mit Sauergrau. Weder die Eizelle, noch der sekundäre Embryosackkern scheinen befruchtet zu sein, obwohl ein Eindringen des Pollenschlauches in den Nucellus zu bemerken ist. In der Nähe des schon weitgehend degenerierten Eiapparates, dessen Zellwände bereits resorbiert und von dem nur noch drei grössere Kerne und ein kleiner Nebenkern vorhanden sind, befindet sich ein stark gefärbtes Körperchen, das wir als männlichen Kern ansehen. Interessant ist in diesem Zusammenhang das Vorkommen von mehr als zwei Polkernen, welches wir auch öfters in andern Samenanlagen beobachten konnten. Neben den zwei Paaren von Polkernen, von denen das eine bereits verschmolzen ist, finden wir auch noch einen kleinen Nebenkern. Wir gehen wohl nicht fehl mit der Annahme, dass im vorliegenden Embryosack eine Befruchtung auch nach mehr als 16 Tagen nicht mehr hätte erfolgen können.

Abb. 8 *d* zeigt einen abnormen achtkernigen Embryosack aus einer Samenanlage von Gravensteiner fünf Tage nach der Bestäubung. Die beiden Polkerne sind nicht nach der Mitte abgewandert. In der Gegend, wo sich die Eizelle mit den beiden Synergiden hätte bilden sollen, liegen alle vier Kerne dicht beieinander, ohne dass auch nur eine Spur einer Zellwandbildung zu finden wäre. Am proximalen Ende des schmalen Sackes liegen alle vier Zellen hintereinander. Die Anfänge von Zellwandbildungen sind hier deutlich zu erkennen.





Ebenfalls aus einer Samenanlage von Gravensteiner, acht Tage nach der Bestäubung fixiert, stammt der Embryosack, welcher in Abb. 8 *e* dargestellt ist. Auch dieser ist — ähnlich wie der vorher beschriebene — gegen die Antipodenggend hin stark verjüngt. An Stelle von drei grossen Zellen und einem Polkern finden wir im distalen Ende acht kleine, fast krüppelige Kerne, die wahrscheinlich aus einer weiteren Teilung der ursprünglich vier anscheinend normalen Kerne hervorgegangen sind. Die Antipoden sind verhältnismässig gross und als Zellen ausgebildet. Der chalazawärts gelegene Polkern weist ungefähr normale Grösse auf. Auch der umgekehrte Fall, dass die Antipoden sich weiter geteilt haben, der Eiapparat und ein Polkern aber normal ausgebildet sind, konnte festgestellt werden.

In Abb. 8 *f* ist ein abnormer Embryosack aus einer Samenanlage von Gravensteiner sechs Tage nach der Vollblüte dargestellt. Die Eizelle mit dem Eikern ist noch völlig intakt und scheint normal zu sein. Beide Synergiden sind bereits abgestorben, eine Befruchtung hat nicht stattgefunden. Im Embryosack liegen zerstreut zahlreiche Kerne von verschiedener Grösse. Aehnliche abnorme Stadien konnten mehrfach festgestellt werden. Immerhin erkennen wir hier trotz den beträchtlichen Störungen noch deutlich den Grundplan der Embryosackbildung.

Mehrere in den Samenanlagen triploider Sorten gefundene Fälle zeigen uns dagegen, dass sich die Störungen in der Bildung des Eiapparates so stark auswirken können, dass der Bauplan des Embryosackes der Angiospermen nicht mehr erkennbar ist. Abb. 8 *g* zeigt einen solchen amorphen Embryosack. Dieser stammt aus einer Samenanlage des Schönen von Boskoop. Er wurde aus einem Fruchtknoten 13 Tage nach der Bestäubung gewonnen. Dieser amorphe Sack weist sechs grosse, noch völlig intakte und scheinbar gesunde Kerne auf. Jeder derselben besitzt einen grossen und ein bis zwei kleinere

---

*Abbildung 8.* Bildung weitgehend abnormer Eiapparate bei triploiden Apfelsorten. *a* Abnormer vierkerniger Embryosack aus einer offenen Blüte. Die vier Kerne liegen in der Mitte beieinander, statt zu je zwei an den beiden Enden des Sackes. (Der Nucleolus des untersten Kernes wurde vom Messer des Mikrotoms herausgerissen, seine Lage neben dem Embryosack ist punktiert angedeutet. Der Kern selbst liess sich am eingezeichneten Ort deutlich wahrnehmen.) *b* Unbefruchteter Embryosack acht Tage nach der Vollblüte. Eizelle, Synergiden und beide Polkerne haben normales Aussehen. Im chalazawärts gelegenen Teil befinden sich drei grosse Kerne, die wie Endospermkerne aussehen. (Siehe Text.) *c* Abnormer, nicht weiter entwicklungsfähiger Eiapparat. Neben den degenerierenden Ei- und Synergidenkernen sind zwei Nebenkerne und zwei Paare von Polkernen vorhanden, von denen das eine bereits verschmolzen ist. Links oben ist ein männlicher Kern zu erkennen. Das Nucellusgewebe ist am Scheitel nach dem Eintreten der Pollenschläuche verquollen. *d—f*. Unbefruchtete Eiapparate mit weitgehenden Abnormitäten, *g*, *h*. «Amorphe Embryosäcke.» (Siehe Text.) *a*, *c*, *d*, *e*, *f* = Gravensteiner, *b*, *g*, *h* = Schöner von Boskoop. Vergr. *a* und *d—h* = 600, *b* und *c* = 240.



Nucleolen. Die Bildung von Zellwänden ist bereits gut angedeutet. Der ganze Embryosack hat aber voraussichtlich mit diesem Stadium seine endgültige Entwicklung erreicht. Abb. 8 h zeigt ebenfalls einen amorphen Embryosack derselben Sorte. Er stammt aus einer offenen Blüte. Der Sack, welcher ungefähr die Grösse einer normalen vierkernigen Makrospore hat, weist keine eigentlichen Kerne auf. In seiner Mitte liegen neun grosse « Nucleolen », welche von Plasma und weiteren aber sehr kleinen « Nucleolen », umgeben sind. Auch dieser Embryosack weist ähnlich wie der normale vierkernige grosse Vakuolen auf.

Die verschiedenen Abnormitäten können — wie schon bemerkt — früher oder später zu einem Absterben des Geschlechtsapparates führen. Wir haben in zahlreichen Präparaten solche degenerierte Anlagen gefunden, wobei aber meist nicht mehr festgestellt werden konnte, in welchen Stadien die Entwicklung unterbrochen wurde. Es soll aber mit diesen Ausführungen nicht gesagt sein, dass nicht auch in zahlreichen Fällen völlig normal aussehende, befruchtungsfähige Eiapparate bei triploiden Sorten entstehen können, wie wir sie mehrfach gefunden haben.

Um einigermaßen feststellen zu können, wie gross der Prozentsatz normal aussehender Embryosäcke bei triploiden Sorten sei, wurden 25 Fruchtknoten von Gravensteiner untersucht. Da bei dieser Sorte die Samenanlagen in zwei Ringen übereinanderstehen, jeder Fruchtknoten also deren 20 besitzen kann, so müssten theoretisch in den ausgezählten 25 Früchtchen 500 Samenanlagen vorkommen. Meist werden aber nicht alle möglichen 20 Samenanlagen eines Fruchtknotens angelegt, und von den entstehenden bleibt ein grosser Teil wahrscheinlich aus ernährungsphysiologischen Gründen in ihrer Entwicklung stark zurück. Auch konnten bei unseren Auszählungen nicht alle vorkommenden Samenanlagen erfasst werden, da durch die unregelmässige, oft verdrehte Lage derselben manche im Schnitt so schlecht getroffen wurden, dass sie nicht mit Sicherheit interpretiert werden konnten. Immerhin konnten wir fast alle einigermaßen normal entwickelten Eiapparate erfassen, so dass wir glauben, dass unsere Zahlen eher noch günstiger ausgefallen sind, als es in Wirklichkeit der Fall ist. Von den 217 beobachteten Samenanlagen waren 128 taub, oder ihr Eiapparat war so weitgehend abnorm, dass eine Befruchtung ausgeschlossen erschien. Nur 89 Eiapparate = 41 % erschienen befruchtungsfähig. Wieviel von den 128 nicht normalen Samenanlagen auf durch Triploidie verursachte Störungen zurückzuführen sind, lässt sich jedoch nicht genau feststellen. Doch glauben wir annehmen zu dürfen, dass bei der Sorte Gravensteiner in wenigstens 50 % der Samenanlagen weibliche Gametensterilität infolge Triploidie auftritt.

## B. Untersuchungen über die zytologisch bedingte Zygotensterilität.

### 1. Die Weiterentwicklung des Eiapparates diploider Sorten zum Embryo

#### 1. Der Befruchtungsvorgang.

Osterwalder (1910) hat die Befruchtung und Entwicklung der Samenanlagen von *Pirus communis* und *Pirus Malus* eingehend beschrieben. Die meisten seiner Beobachtungen konnten in unseren Untersuchungen bestätigt werden, weshalb wir auf diese Frage nur kurz eingehen wollen.

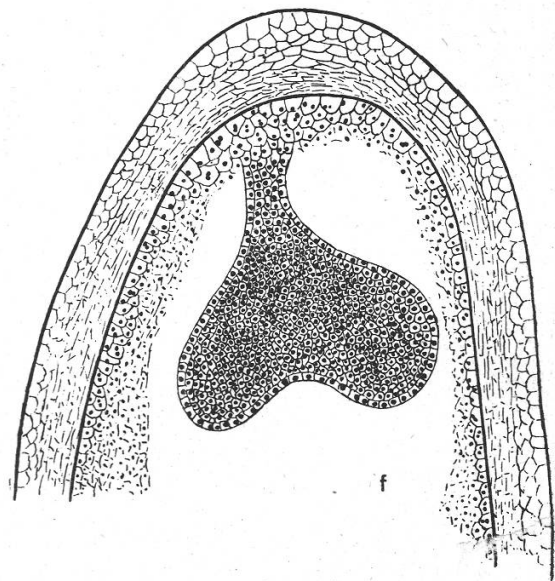
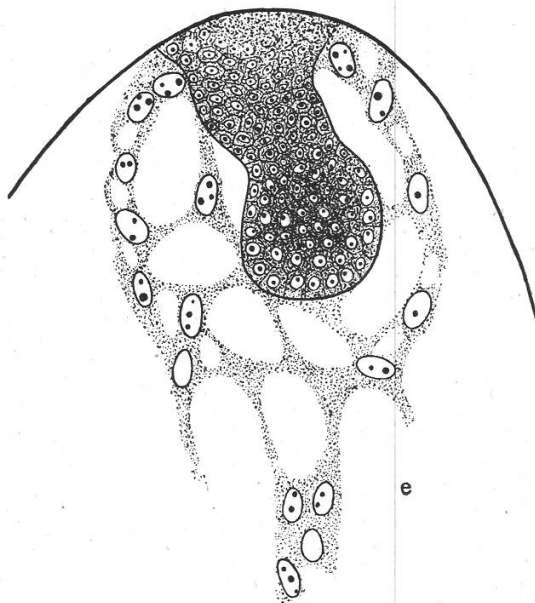
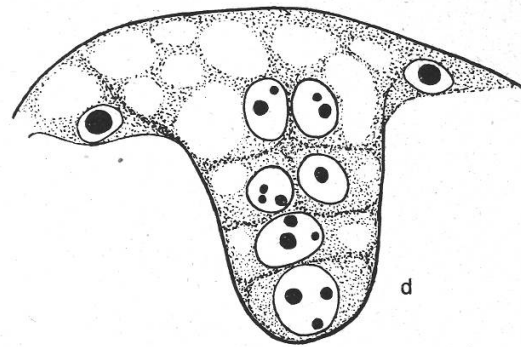
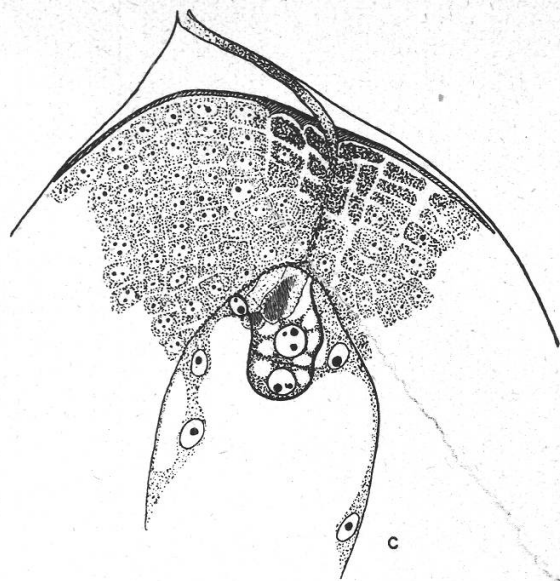
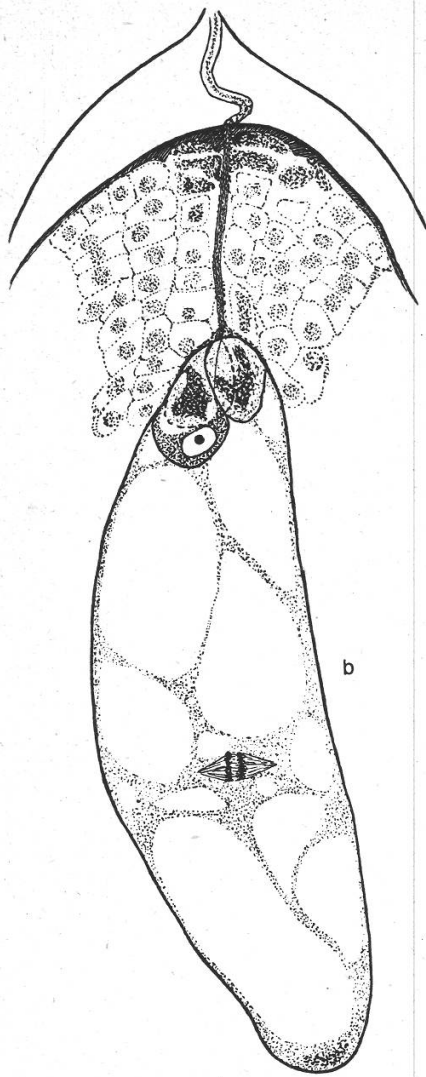
Nachdem wir eine Anzahl von Sauergrauechblüten frühzeitig entmannt und ihre Narben zur Zeit der Empfängnisfähigkeit mit Pollen der diploiden Sorte Berner Rosenapfel bestäubt hatten, fixierten wir am 3., 4., 5., 6. und 8. Tage und später in grösseren Zeitabständen.

Bald nach ihrem Verbringen auf die mit einem honigartigen Sekret überzogenen reifen Narben der Griffel, beginnen die Pollenkörner auszukeimen und in das zunächst breite, nach unten sich trichterförmig verengende Leitgewebe einzudringen. Da bei der künstlichen Bestäubung gewöhnlich zahlreiche Körner auf die Narbe gelangen und dort auskeimen, finden wir im Leitgewebe eines Griffels meist mehrere Pollenschläuche. 30 Stunden nach der Bestäubung waren diese schon in die untere Griffelhälfte eingedrungen. Generative und vegetative Kerne sind bereits deutlich zu erkennen. Es war aber zu dieser Zeit noch kein Pollenschlauch im Samenfach zu finden.

Beim Böhmischen Rosenapfel bestäubt mit Gelber Bellfleur fand Osterwalder (1910) 52 Stunden nach der Bestäubung die Pollenschläuche im Samenfach in der Nähe der Plazenta. In unseren Präparaten fanden wir diese Stadien ebenfalls in den am dritten Tage nach der Bestäubung fixierten Blüten. Nachdem die Schläuche ins Samenfach eingetreten sind, wachsen sie der gegen die Fruchtknotenachse gelegenen Wand entlang, um den Funikulus herum gegen die Mikropyle hin. Die Pollenschläuche sind zu dieser Zeit ziemlich dick, was auf eine gute Ernährung schliessen lässt. In Abb. 9 a ist ein Pollenschlauch der Sorte Berner Rosenapfel aus einem Samenfach von Sauergrauech drei Tage nach der Bestäubung abgebildet. Der grosse vegetative Kern in der etwas verdickten Spitze des Schlauches und die beiden weiter nach hinten gelegenen generativen Kerne sind deutlich zu erkennen. Der Weg der Pollenschläuche ist gekennzeichnet durch ein Verquellen der Epidermiszellen der Karpellwand. Diese können sich gegen die Pollenschläuche hin vorstülpen. Wahrscheinlich scheiden sie Nährstoffe für die Pollenschläuche aus, wie schon Osterwalder (1910) vermutet hat.

Durch die Mikropyle wächst der Pollenschlauch in den kleinen freien Raum, welcher sich zwischen dem Nucellusscheitel und dem innern Integument befindet. Vielfach windet er sich in diesem Raume





noch hin und her, bevor er in das Nucellusgewebe eintritt. Es können zugleich mehrere Pollenschläuche bis zum Nucellusscheitel vordringen. Die meisten werden aber in der Mikropyle und in dem darauffolgenden Raume zurückgehalten. Nur in seltenen Fällen gelang es uns, mehr als einen Pollenschlauch im Nucellusgewebe festzustellen.

Bald nach dem Eindringen des Pollenschlauches in das Nucellusgewebe zeigen namentlich die obersten Zellschichten desselben deutliche Verquellungen. Durch dieselbe Erscheinung ist auch der Weg der Pollenschläuche im Nucellus gekennzeichnet. Auf Grund dieser Beobachtungen und der Tatsache, dass in dem trichterförmigen Raum zwischen innerem Integument und Nucellus oft nach der Befruchtung noch Pollenschläuche anzutreffen sind, welche meist weitgehend verquollen sind, glauben wir, dass diese Verquellungen weitere Schläuche an ihrem Eindringen ins Nucellusgewebe verhindern und damit ihr Vordringen bis zum Eiapparat verunmöglichen. Dennoch kann es, wie schon erwähnt, gelegentlich vorkommen, dass mehr als ein Pollenschlauch ins Nucellusgewebe hineinzuwachsen vermag.

Der Zeitraum zwischen Bestäubung und Befruchtung ist je nach der herrschenden Witterung verschieden. In einem unserer Präparate konnten wir die Befruchtung schon am vierten Tage nach der Bestäubung feststellen. Aus andern Fällen lässt sich jedoch schliessen, dass sie auch erst nach sechs und mehr Tagen eintreten kann.

Meist sind am 4. und 5. Tage nach der Bestäubung die Polkerne schon zum sekundären Embryosackkern verschmolzen, während eine Befruchtung noch nicht festgestellt werden kann. Am sechsten Tage sehen wir in einem Präparat den Pollenschlauch in den Eiapparat eindringen, die Synergiden sind noch nicht stark degeneriert, die Polkerne verschmolzen und die Antipoden schon weitgehend resorbiert.

In einer Samenanlage der Sorte Weisses Klarapfel fanden wir acht Tage nach der Bestäubung die Befruchtung der Eizelle durch einen männlichen Geschlechtskern der Sorte Sauergräuech. Der eine

---

*Abbildung 9.* Embryobildung bei diploiden Sorten. *a* Pollenschlauch der Sorte Berner Rosenapfel aus einem Samenfach von Sauergräuech drei Tage nach der Bestäubung der entmannten Blüten. In der verdickten Spitze des Pollenschlauches liegt der vegetative Kern, weiter zurück sind die beiden generativen. *b* Befruchteter Eiapparat sechs Tage nach der Bestäubung. Die Synergiden sind degeneriert, der primäre Endospermkern in Teilung, die Antipoden resorbiert. *c* Zweikerniger Vorkeim 11 Tage nach der Bestäubung. Die Synergiden sind weitgehend resorbiert. Das Nucellusgewebe ist in der Nähe des eingedrungenen Pollenschlauches stark verquollen. *d* Sechskerniger Vorkeim mit zwei Endospermkernen 14 Tage nach der Bestäubung. *e* Grosser Vorkeim mit beginnender Köpfchenbildung, zahlreiche Endospermkerne; 25 Tage nach der Bestäubung. *f* Junger Embryo. Die Anlage der Kotyledonen ist bereits zu erkennen. Sowohl Nucellus als auch Endosperm sind auf der Innenseite obliteriert. 54 Tage nach Bestäubung. *b—f* = Sauergräuech. Vergr. *a*, *d* = 600, *b* = 360, *c*, *e* = 240, *f* = 100.



der generativen Kerne liegt in halbmondförmigem Bogen dicht an der Eizelle. Eine Verschmelzung hat noch nicht stattgefunden. Der zweite generative Kern, welcher zur Verschmelzung mit dem sekundären Embryosackkern bestimmt ist, befindet sich noch etwas weiter zurück. Die beiden Synergiden sind bereits abgestorben. Die Polkerne liegen dicht beieinander in einem Plasmastrang, welcher sich vom Eiapparat bis in die Antipodengegend hinzieht. Sie sind noch nicht verschmolzen. Die Antipoden sind resorbiert. In einem Fruchtknoten von Sauergrauhech ist die Befruchtung sechs Tage nach der Bestäubung bereits vollzogen. Die Synergiden sind tot, die Eizelle noch ungeteilt, während sich der primäre Endospermkern bereits geteilt hat (Abb. 1 b).

In der Zeit von der Vollblüte bis zur Befruchtung vergrößert sich die ganze Samenanlage ziemlich stark. Besonders der Embryosack nimmt beträchtlich an Grösse zu und ist zur Zeit der Befruchtung meist doppelt so lang als im Stadium der Vollblüte (Tab. 2).

## 2. Die Samenbildung.

Nach der Befruchtung setzt ein rasches Wachstum der gesamten Samenanlage ein. Der sekundäre Embryosackkern teilt sich, wie bereits angegeben, bald nach seiner Befruchtung. Er ist zum primären Endospermkern geworden. Die befruchtete Eizelle bleibt nach unseren Beobachtungen, die sich auch mit denjenigen Osterwalders für die Birnsorten « Erzbischof Hons » bestäubt mit « Clapps Liebling » und « Gute Louise » bestäubt mit « Erzbischof Hons » decken, zuerst eine Zeitlang ungeteilt. Erst nachdem sich 4—16, teilweise noch mehr Endospermkerne gebildet haben, teilt sich auch die befruchtete Eizelle. Nach der ersten Teilung des primären Endospermkernes verlängert sich der Embryosack sehr rasch gegen die Chalaza hin, während er weniger schnell in die Breite wächst. Ein Teil der ersten Endospermkerne wandert sogleich an das proximale Ende des Sackes.

Abb. 9 c zeigt einen zweikernigen Vorkeim der diploiden Sorte Sauergrauhech elf Tage nach der Bestäubung. Die beiden abgestorbenen Synergiden sind noch zu erkennen. Von den etwa 16 Endospermkernen sind in der Abbildung deren fünf enthalten. Meist liegen mehrere in der Nähe des Vorkeimes. Auch im vorliegenden Fall ist das Nucellusgewebe in der Gegend des eingedrungenen Pollenschlauches stark verquollen.

Der sechskernige Vorkeim in Abb. 9 d stammt ebenfalls aus einer Samenanlage der Sorte Sauergrauhech. Diese wurde 14 Tage nach der Bestäubung fixiert. Wie in Abb. 9 c ist auch hier die Eintrittsstelle des Pollenschlauches in den Nucellus durch stark verquollene Zellen gekennzeichnet. Die Reste des Schlauches sind im Mikropylentrichter deutlich sichtbar.

Etwa 14 Tage nach der Bestäubung finden wir am untern Ende des Embryosackes bereits einige Endospermkerne sehr nahe beieinander.

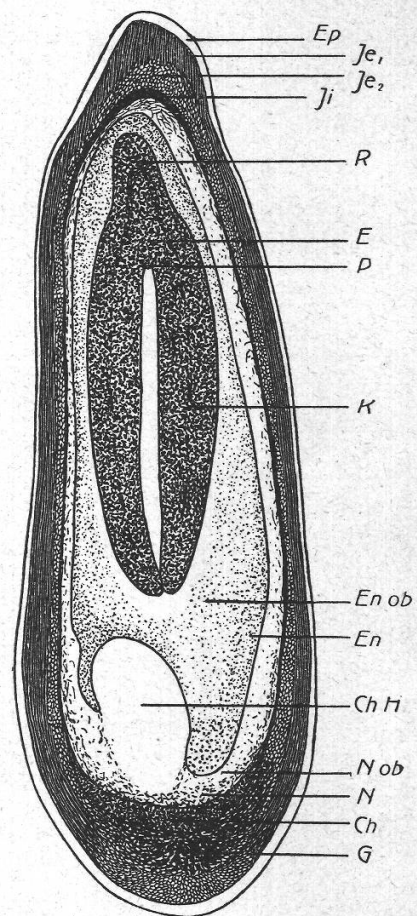
Sie sind stärker gefärbt und oft grösser als die andern. Wir vermuten, dass sie durch Verschmelzung von zwei oder mehr Endospermkernen entstanden sind. Der Vorkeim ist zu dieser Zeit zirka achtkernig.

Die Teilung der Endospermkerne verläuft mehr oder weniger synchron, wobei die gegen den Embryo liegenden den proximalen etwas vorausseilen, so dass wir beispielsweise die Kerne in solchen Teilungsstadien im obern Teil des Embryosackes in Telophase finden, während sie in der Mitte desselben erst in Anaphase und im untern Teil sogar erst in Metaphase sind. Dagegen verläuft die Zellteilung im Vorkeim nicht synchron.

Ist der Vorkeim ungefähr 20kernig, so beginnt er ein eigentliches Köpfchen zu bilden, indem er sich in der Nähe des Scheitels verbreitert (Abb. 9 e). Die Zellen des Köpfchens zeichnen sich durch Plasma-reichtum aus und liegen dicht aneinander. Diejenigen des Suspensors sind dagegen grösser, schwammiger und plasmaärmer. Etwa zur selben Zeit, da der Vorkeim mit der Köpfchenbildung beginnt und damit zum Embryo wird, beginnen die Endospermkerne im obern Teil sich der Embryosackwand anzulegen und Zellen zu bilden. Im untersten, nicht septierten Teil des Embryosackes — von Osterwalder (1910) als Chalazahaustorium bezeichnet — finden sich meist grössere Kerne vor, welche aus der Verschmelzung mehrerer Kerne hervorgegangen sind.

Das eigentliche Chalazahaustorium dringt zu dieser Zeit als kernlose Plasmamasse in einem sich fingerförmig verteilenden Strang zwischen die Zellen der Chalaza hinein. Erst in einem spätern Stadium verbreitert es sich zu einem weiten Sack (Abb. 10).

Abb. 9 f zeigt einen Embryo 54 Tage nach der Bestäubung. Schon beginnen sich



**Abbildung 10.** Längsschnitt durch einen Samen von Sauergrauwech 54 Tage nach der Bestäubung. Ep. = Schleimepidermis des Samens. Je<sub>1</sub> = Hartschicht des äusseren Integumentes mit stark verdickten Zellen, die in der Längsrichtung des Samens verlaufen. Je<sub>2</sub> = wenig verdickte Zellen des äusseren Integumentes, die senkrecht zu denjenigen der Hartschicht verlaufen. Ji = inneres Integument, das gegen Mikropyle und Chalaza hin verbreitert, an den Seiten des Samens aber zusammengedrückt ist. E = Embryo, R = Radicula, Pl = Plumula, K = Kotyledonen, G = Gefässbündel, Ch = Chalaza, N = Zellschichten des Nucellus, Nob = obliteriertes Nucellusgewebe, En = Zellschichten des Endosperms, En ob = obliterierte Endospermschichten, Ch H = Chalazahaustorium. Vergr. 12.



die beiden Kotyledonen zu bilden und vorzuwölben. Der Embryosack füllt bereits den ganzen Nucellus aus. Nur noch wenige Zellreihen desselben sind einigermaßen deutlich zu erkennen, das übrige Nucellusgewebe ist weitgehend resorbiert. Aber auch der Embryosack wird nicht mehr ganz vom Endospermgewebe ausgefüllt. In der Nähe des Embryos ist dasselbe schon stark obliteriert und weitgehend von demselben aufgezehrt worden. Die Weiterentwicklung geht sehr rasch vor sich. In gleich alten Samenanlagen konnten wir schon sehr grosse Embryonen finden, welche nahezu halb so lang waren wie die gesamte Samenanlage (Abb. 10, Tafel 15 *d*). In Uebereinstimmung mit Osterwaller konnten wir feststellen, dass von Mitte Juli bis anfangs August das ausgiebigste Wachstum des Embryos stattfindet. Anfangs August füllt der Embryo bei den von uns beobachteten mittelspät reifen Sorten Sauergraeuch und Berner Rosenapfel fast den ganzen Samen aus. Das Nucellusgewebe ist bis auf einen kleinen Rest vom Embryo resorbiert worden. Von diesem Zeitpunkt an geht die Weiterentwicklung bis zur Reife ziemlich gleichmässig vor sich (Abb. 10).

In Tab. 2 ist die Entwicklung der Samenanlage bei der diploiden Sorte Sauergraeuch zusammengestellt. Die Grössenbezeichnungen sind in tausendstel Millimetern ( $\mu$ ) angegeben.

Tabelle 2.

*Entwicklung der Samenanlage bei der diploiden Apfelsorte Sauergraeuch.*

Alter nach Bestäubung	Embryo		Endosperm	Embryosack		Nucellus		Samenanlage	
	Tage	Länge	Breite			Länge	Breite	Länge	Breite
0	—	—	—	70	30	280	110	500	280
0	—	—	—	80	30	260	140	580	330
3	—	—	—	150	40	450	175	770	350
3	—	—	—	140	42	480	190	800	375
4	—	—	—	150	40	400	160	700	300
4	—	—	—	170	40	420	175	750	350
5	—	—	—	160	50	500	210	800	350
5	—	—	—	180	55	540	220	850	420
6	—	—	—	170	70	500	240	800	400
6	1-kernig	—	2-kernig	200	60	550	220	850	370
8	—	—	—	240	60	600	260	950	530
8	—	—	—	250	60	650	250	1050	450
11	Eizelle in Teilung	—	16 Kerne	420	80	800	280	1100	500
11	2 Kerne	—	16 Kerne	520	75	850	280	1300	500
14	4 Kerne	—	24 Kerne	620	110	1050	370	1500	700
14	8 Kerne	—	ca. 64 Kerne	720	140	1100	450	1500	750
17	ca. 10 Kerne	—	ca. 96 Kerne	1100	110	1560	550	2000	800
17	ca. 12 Kerne	—	ca. 100 Kerne	930	130	1400	560	1800	950
21	ca. 12 Kerne	—	ca. 120 Kerne	1225	110	1570	600	2100	1000
21	ca. 20 Kerne	—	ca. 140 Kerne	1600	170	1920	750	2500	1100
25	grosser Vorkeim	—	sehr viele Kerne	2500	220	3000	1300	3500	1550

Alter nach Bestäubung	Embryo		Endosperm	Embryosack		Nucellus		Samenanlage	
	Tage	Länge		Breite	Länge	Breite	Länge	Breite	Länge
25	Köpfchen		beginnende Zellbildung	2500	220	2900	1250	3500	1500
33	grosses Köpfchen		zellulärer Sack	2800	300	3300	1350	4000	1700
33	Köpfchen		zellulär	3500	420	3850	1700	4750	2000
40	140	110	"	3500	300	4200	1200	5000	1400
47	320	320	"	5000	550	5500	1850	6200	2250
47	520	330	"	4900	900	5500	2400	6300	2700
54	3600	1300	meist	5600	2200	6100	2400	7700	2800
54	3700	1400	obliteriert	5300	2700	6000	3150	7200	3500
61	5600	1800	"	5900	2300	6400	2600	7700	3250
61	4600	1500	"	5200	2400	5600	3000	7500	3600
76	6000	3700	"	6200	3800	6500	3900	7700	4600
76	6850	3500	"	7100	3800	7300	4100	9100	4900
97	6650	3800	"	6800	3850	7000	3950	8150	4600
97	6650	3700	"	6900	4100	7200	4300	8200	4900
130	6300	4100	"	6550	4300	6900	4400	7900	5000
130	7000	5300	"	7400	3700	7600	3800	8550	4500

Im Anschluss an diese Zusammenstellung mögen noch einige Ausführungen über die Entwicklung der Samenhaut folgen, welche teilweise schon aus einer Abbildung Osterwalders (1910) zu ersehen ist.

Mit der Weiterentwicklung der Samenanlage geht eine starke Veränderung in ihren Geweben vor sich. Das äussere Integument, welches anfänglich nur aus 2—3 Zellschichten bestand, verbreitert sich immer mehr. Seine äusseren, der Epidermis anliegenden Zellen werden zusammengedrückt und verholzen allmählich von aussen nach innen, während die gegen das innere Integument gelegenen Zellen mit Ausnahme der innersten 3—4 meristematischen Schichten vorerst ein grosszelliges Parenchym darstellen. Im reifen Samen finden wir auch die äusseren Zellen des vorerst parenchymatischen Teiles verholzt. Die langgestreckten Zellen dieses Gewebes sind in der Richtung der Längsachse des Samens angeordnet. Die Epidermis bleibt erhalten und ist cuticularisiert. Die wenigen parenchymatischen, bleibenden Zellschichten sind nach Osterwalder (1910) gerbstoffhaltig. Diese beiden Schichten bilden zusammen die braune Samenhaut.

Das innere Integument ist anfänglich ebenfalls nur 2—3schichtig. Es verdickt sich nur noch wenig und erreicht seine stärkste Entwicklung von 4—5 Zellschichten zur Zeit der Vollblüte. Nachher wird es immer mehr zusammengedrückt und resorbiert. Zur Zeit der Samenreife stellt es ein sehr dünnes einschichtiges Häutchen dar.



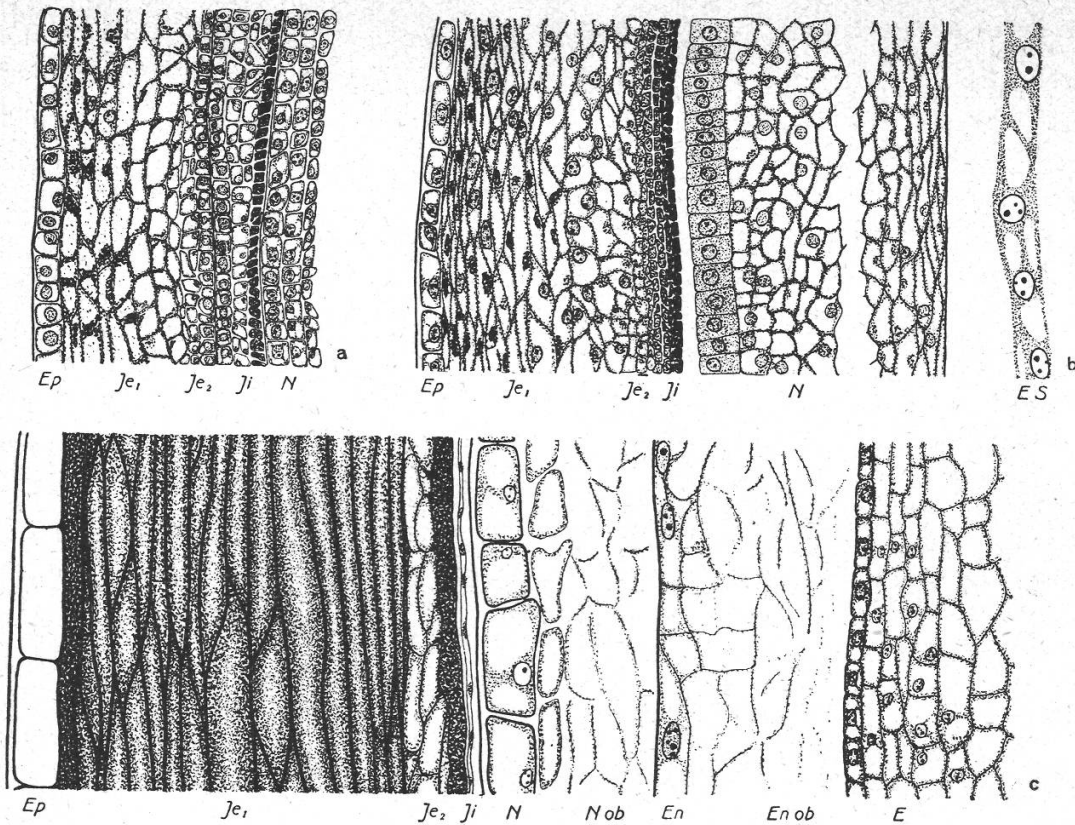


Abbildung 11. Samenhautentwicklung. Medianer Längsschnitt durch die Samenhaut von Gravensteiner. a Zur Zeit der Befruchtung, b 16 Tage nach der Bestäubung, c 50 Tage nach der Bestäubung. Ep = Epidermis mit Cuticula, Je<sub>1</sub> = Hartschicht des äusseren Integumentes, Je<sub>2</sub> = wenig verdickte Zellen des äusseren Integumentes, die senkrecht zu denjenigen der Hartschicht verlaufen, Ji = inneres Integument, welches im Verlaufe der Entwicklung immer mehr zusammengedrückt wird, N = Nucellus, Nob = obliteriertes Nucellusgewebe, ES = Embryosack mit Endospermkernen, En = Endosperm, Enob = obliteriertes Endosperm, E = Embryo. Vergrösserung a—c = 200.

Im Nucellus beginnt zur Zeit der Befruchtung die äusserste Zellreihe von den übrigen Nucelluszellen sich deutlich abzuheben und eine gut charakterisierte Epidermis zu bilden, während das übrige Nucellusgewebe vom Embryosack her mehr und mehr aufgelöst und aufgezehrt wird. Im reifen Samen bleibt davon nur die Epidermis und eine dünne Schicht obliterierter Zellen.

Auch das Endosperm, welches das Nucellusgewebe resorbiert hatte, wird seinerseits wieder vom Embryo aufgezehrt, so dass wir im reifen Samen nur noch wenige Ueberreste davon finden. Diese bilden zusammen mit den Nucellusresten die innere, weisse Samenhaut.

## II. Die Weiterentwicklung des Eiapparates triploider Sorten zum Embryo.

### 1. Der Befruchtungsvorgang.

Im Abschnitt A II wurde dargelegt, dass in der Ausbildung des Eiapparates triploider Sorten mannigfache Abweichungen vom nor-

malen Entwicklungsvorgang auftreten. Wichtig ist vor allem die ungleiche Verteilung der Chromosomen in der Reduktionsteilung und die vorkommende Ausscheidung von Nebenkernen. Aus der abnormen Chromosomenzahl des Archespors und der später auftretenden Abweichungen vom normalen Entwicklungsvorgang lässt sich schliessen, dass die befruchtungsreife Eizelle in der Regel abnorme Chromosomenzahlen besitzt. Dass solche Eizellen dennoch befruchtungsfähig sein können, zeigt uns die Tatsache, dass nicht nur bei diploiden, sondern auch bei triploiden Sorten Samen mit vollständig ausgebildeten Embryonen vorkommen. Jedoch liess das Auftreten zahlreicher tauber Samen bei triploiden Sorten darauf schliessen, dass hier verschiedene Störungen in der Entwicklung des Embryos vorkommen müssen, wie K o b e l (1926, 1927, 1930, 1931) vermutete. Während wir bei den diploiden Sorten meist über 90 % gute Samen finden, sind bei den triploiden in der Regel 30—50 und mehr Prozent taub und minderwertig. Diese dünnen Samenschläuche sind aber in den wenigsten Fällen völlig leer. Wir werden im folgenden Abschnitt auf diese Tatsache zurückkommen. Die äusserlich vollkommen scheinenden Samen der triploiden Sorten enthalten in Form und Grösse sehr ungleiche Embryonen. Sie weisen ausserdem eine viel geringere Keimfähigkeit auf als diejenigen von diploiden Sorten und die entstehenden Sämlinge sind meist auffallend schwachwüchsig, wie D a h l u n d J o h a n n s s o n (1924), K o b e l (1926) und C r a n e u n d L a w r e n c e (1930) zeigten.

Zur Untersuchung dieser Verhältnisse führten wir die eingangs erwähnten Befruchtungsversuche durch, die auch das Material für die in verschiedenen Zeitintervallen erfolgten Fixierungen lieferten. Als Pollenspender konnten natürlich nur diploide Sorten in Betracht kommen, da der Pollen der triploiden Sorten sehr schlecht keimt und nur in wenigen Fällen zu einer Befruchtung führt, wie A u c h t e r (1921), K o b e l (1924, 1926), H o w l e t t (1927), C r a n e u n d L a w r e n c e (1929, 1930), D a r l i n g t o n u n d M o f f e t (1930) und andere gezeigt haben.

Das Pollenschlauchwachstum im Griffelgewebe und Fruchtknoten triploider Sorten verläuft gleich wie bei den diploiden Sorten. Vier Tage nach der Bestäubung fanden wir in Samenanlagen von Schöner von Boskoop die Pollenschläuche in der Samenhöhle gegen die Mikropyle hin vordringen, und in einem anderen Präparat derselben Sorte war fünf Tage nach der Bestäubung die Befruchtung bereits erfolgt. Der primäre Endospermkern befand sich zu dieser Zeit in Teilung, während die befruchtete Eizelle noch ungeteilt war. Bei der Sorte Gravensteiner konnten wir schon am vierten Tage nach der Bestäubung eine Befruchtung beobachten.

Da — wie bereits angeführt — die Eizellen in den meisten Fällen mehr als 17 Chromosomen besitzen, während in den generativen Kernen



der Pollenschläuche 17 enthalten sind, gelangen  $(17 + x) + 17$  Chromosomen in die Zygoten, wobei  $x$  zwischen 0 und 17 schwanken kann.

## 2. Die Samenbildung.

Bildet sich trotz des abnormen Chromosomensatzes ein entwicklungsfähiger Embryo, so werden seine Zellen ebenfalls dieselbe Abnormität besitzen. Darlington und Moffet (1930) haben 13 erhaltene Sämlinge der triploiden Sorte Crimson Bramley, welche durchwegs sehr schwachwüchsig waren, auf ihre Chromosomenzahlen untersucht. Sie fanden :

- 2 Sämlinge mit 38 Chromosomen
- 1 Sämling mit 39 Chromosomen
- 3 Sämlinge mit 40 Chromosomen
- 4 Sämlinge mit 41 Chromosomen
- 1 Sämling mit 43 Chromosomen
- 1 Sämling mit 46 Chromosomen
- 1 Sämling mit 47 Chromosomen.

Die beiden englischen Forscher sind also auf einem ganz anderen Wege zu den gleichen Schlüssen gelangt wie wir in unseren Untersuchungen der abnormen Reduktionsteilung.

In manchen Fällen machen sich die abnormen Chromosomenverhältnisse nicht bloss in einer schwächlichen Entwicklung der Sämlinge geltend. Es zeigen sich vielmehr auch stärkere Entwicklungshemmungen in der mannigfachsten Form und auf verschiedenen Entwicklungsstufen. Wir teilen sie auf Grund unserer Untersuchungen in folgende Gruppen ein :

1. Weder die Zygote noch der primäre Endospermkern sind entwicklungsfähig.
2. Es bildet sich Endosperm, aber kein Vorkeim.
3. Es bildet sich ein Vorkeim, aber kein Endosperm.
4. Sowohl die Zygote als der Endospermkern sind entwicklungsfähig.
  - a) Der Vorkeim oder der Embryo stirbt frühzeitig ab.
  - b) Das Endosperm stirbt frühzeitig ab.
  - c) Embryo und Endosperm sind lebensfähig, bleiben jedoch in ihrer Entwicklung bedeutend zurück.

Zu dieser Einteilung möchten wir bemerken, dass schon ein sicheres Auseinanderhalten von Ei- und Zygotensterilität nicht in allen vorkommenden Fällen möglich ist, da unter diesen abnormen Verhältnissen oft nicht sicher festgestellt werden kann, ob eine Befruchtung erfolgt ist oder nicht. Auch in späteren Stadien ist es oft unmöglich, eine aufgefundene Störung mit Sicherheit unter eine der erwähnten Rubriken einzureihen. Diese etwas willkürliche Einteilung soll denn auch mehr das Auftreten der Hemmungserscheinungen an verschiedenen Orten und in verschiedenen Entwicklungsstadien andeuten, als wesentlich verschiedene Gruppen abgrenzen.

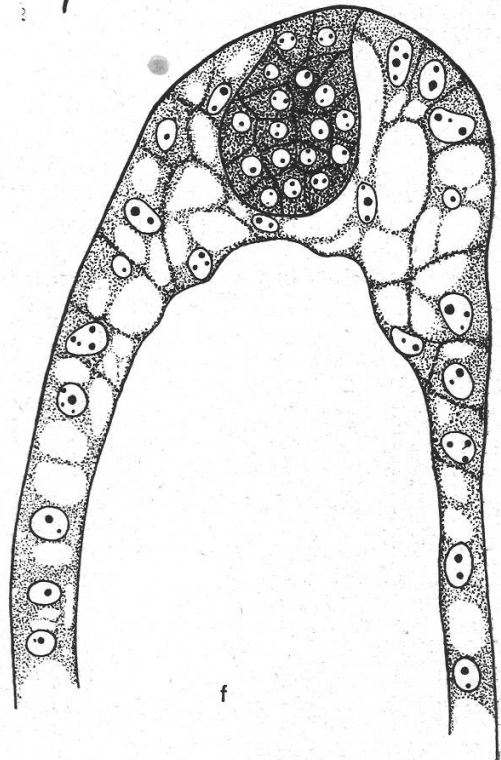
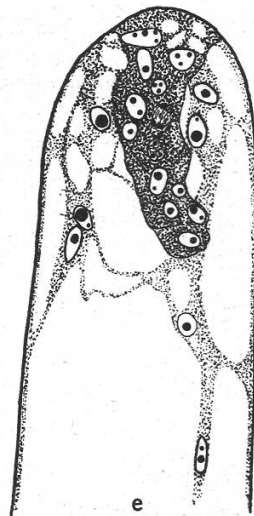
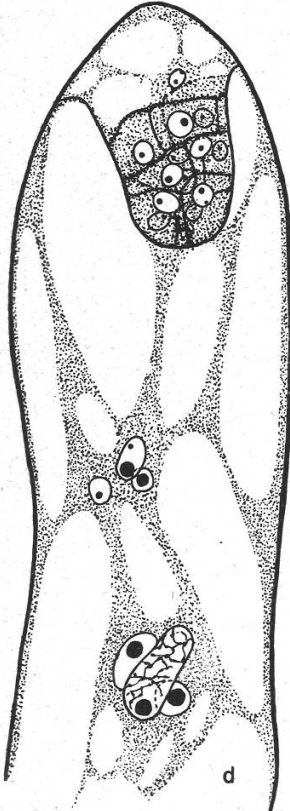
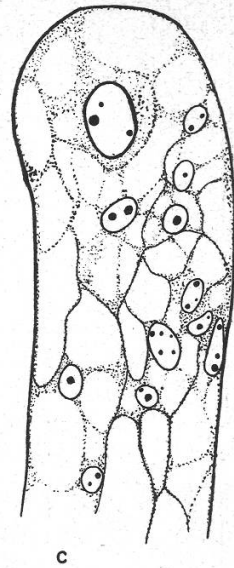
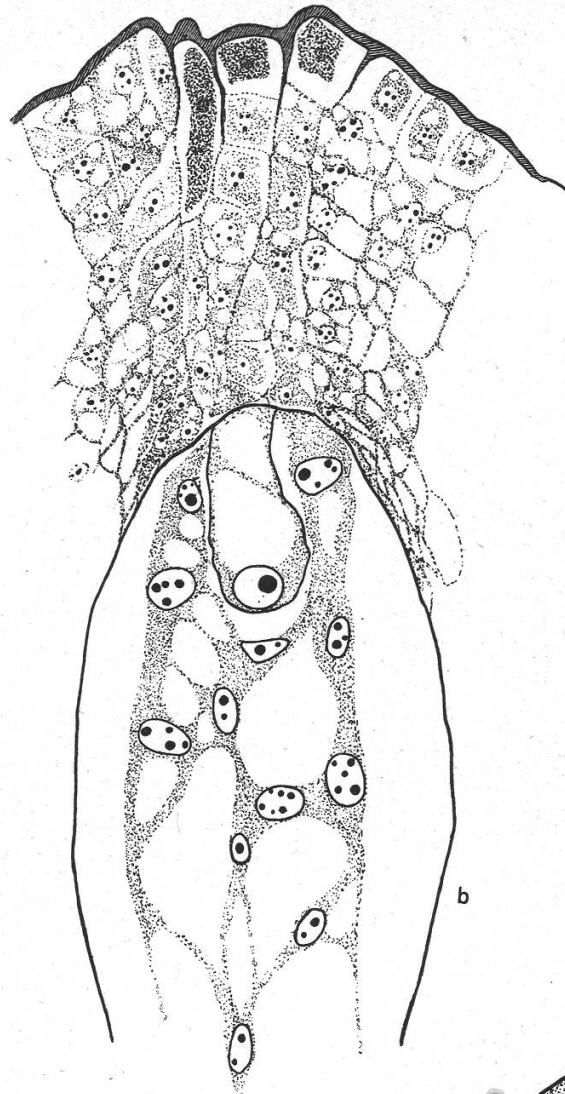
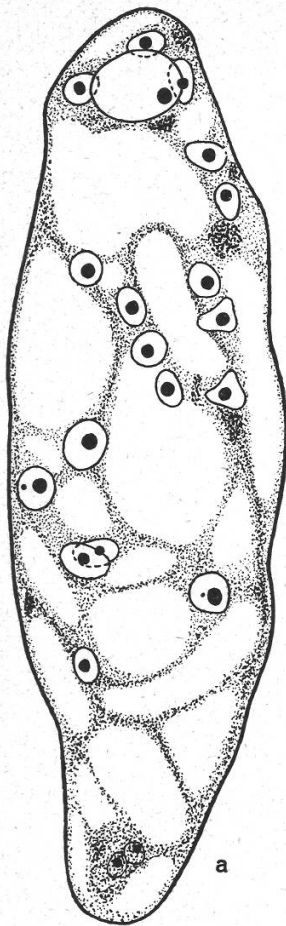
Dass eine Befruchtung stattfinden kann, ohne dass sich später die Eizelle oder der primäre Endospermkern teilen, konnten wir in einer Samenanlage der Sorte Gravensteiner feststellen. 16 Tage nach der Bestäubung mit Pollen der diploiden Apfelsorte Sauergrauech hatte der Pollenschlauch die Mikropyle und das Nucellusgewebe bereits durchwachsen. Nach der Grösse der Eizelle und des sekundären Embryosackkernes zu schliessen, muss eine Befruchtung derselben stattgefunden haben. Auch die Tatsache, dass die Synergiden schon völlig resorbiert sind, lässt eine Befruchtung als sehr wahrscheinlich annehmen. Wir können hier somit auf Grund mikroskopischer Untersuchungen zytologisch bedingte Zygotensterilität direkt nachweisen. Ähnliche Fälle fanden wir in zahlreichen andern Samenanlagen, wobei die Synergiden meist völlig resorbiert waren. Aber selten sah die betreffende Samenanlage so gut aus wie die soeben beschriebene. Neben der befruchteten Eizelle und dem primären Endospermkerne wurden öfters noch Nebenkerne gefunden. Es ist auch sehr wohl möglich, dass gelegentlich nur die Eizelle, oder nur der sekundäre Embryosackkern befruchtet wird.

Den zweiten Fall der erwähnten Sterilitätserscheinungen zeigt Abb. 12 *b*, welche sich auf einen 20 Tage nach der Bestäubung fixierten Fruchtknoten der Sorte Gravensteiner bezieht. Die zahlreichen Endospermkerne, sowie der verquollene Nucellusscheitel lassen eine erfolgte Befruchtung des sekundären Embryosackkernes als sicher annehmen. Wir glauben auch, dass die sehr grosse Eizelle befruchtet worden ist, sich jedoch infolge einer ungeeigneten Chromosomenkombination nicht zu teilen vermochte, dagegen allem Anschein nach eine erhebliche Vergrösserung erfuhr. In Abb. 12 *c* finden wir eine ähnliche Erscheinung. Der Embryosack ist drei Tage älter als in der vorher beschriebenen Samenanlage. Auch hier sind zahlreiche Endospermkerne vorhanden. Das Endosperm ist aber schon weiterentwickelt und befindet sich bereits im Stadium der Zellwandbildung. Die Eizelle ist weitgehend resorbiert und nur der grosse Eikern lässt vermuten, dass eine Befruchtung erfolgt ist.

Es scheint auch möglich, dass eine Endospermbildung ohne Befruchtung des sekundären Embryosackkernes erfolgen kann, indem sich die Polkerne oder das Verschmelzungsprodukt derselben weiterteilen. Das öftere Vorkommen von zwei Polkernpaaren oder von mehr als zwei einzeln liegenden Polkernen lässt diese Vermutung als berechtigt erscheinen.

So glauben wir, dass die zahlreich vorkommenden Kerne in Abb. 12 *a* nicht aus einem primären Endospermkerne hervorgegangen sind. Man erhält eher den Eindruck, dass dieselben aus unbefruchteten Polkernen stammen. Die Eizelle scheint in dieser Samenanlage befruchtet zu sein. Ähnliche Fälle fanden wir öfters, wobei aber meist nicht mit





Sicherheit festgestellt werden konnte, ob überhaupt eine Befruchtung der Eizelle erfolgt war, oder ob es sich um Eisterilität handelte.

Eine gestörte oder unterbliebene Embryobildung wird früher oder später auch ein Absterben des Endospermies nach sich ziehen.

Im Gegensatz zu den soeben beschriebenen Fällen kann auch eine scheinbar normale Entwicklung des Diplonten ohne Bildung von Endospermkernen eintreten. Wir glauben, dass in den wenigsten dieser Fälle eine Verschmelzung des einen männlichen Kernes mit dem sekundären Embryosackkern erfolgt. Oft dürfte nicht einmal mehr eine Vereinigung der Polkerne stattgefunden haben.

Im Embryosack in Abb. 12 *d* weist der Diplont bereits zirka 13 Kerne auf. Normalerweise würden mindestens 100 Endospermkerne vorhanden sein. Statt dessen finden wir sechs Kerne, von denen je drei beieinander liegen, welche wir nicht als Abkömmlinge eines primären Endospermkernes ansehen können. Viel eher scheint es, dass von den zahlreichen « Polkernen » einer, oder das Verschmelzungsprodukt mehrerer durch einen männlichen Kern befruchtet worden ist. In Abb. 12 *d* entspricht der mittlere Kern der unteren Gruppe diesem Falle. Eine weitere Entwicklung dieses befruchteten Kernes konnte aber offenbar aus zytologischen Gründen nicht erfolgen.

Taf. 16 *b* zeigt einen Abschnitt aus einer Samenanlage der Sorte Schöner von Boskoop 35 Tage nach der Bestäubung. Eine Bildung von Endosperm hatte nicht stattgefunden. Dennoch konnte sich ein ziemlich grosser Vorkeim entwickeln. Dieser zeigt aber bereits deutliche Spuren der Degeneration, indem die Zellen vakuolisiert sind und in Struktur und Färbung von den Zellen eines gesunden Embryos abweichen. Ein

---

*Abbildung 12.* Samenbildung triploider Apfelsorten. *a* Grosser Embryosack 13 Tage nach der Bestäubung. Die Eizelle ist wahrscheinlich befruchtet, aber nachher teilweise resorbiert worden, so dass nur noch der Kern derselben sichtbar ist. Die zahlreichen übrigen Kerne zeigen nicht das Aussehen von Endospermkernen und sind wahrscheinlich nicht aus einer Befruchtung, sondern durch Teilung eines oder mehrerer Polkerne oder einem Verschmelzungsprodukt derselben hervorgegangen. Schöner von Boskoop. Vergr. 600. *b* Zytologisch bedingte Zygotensterilität 20 Tage nach der Bestäubung. Der verquollene Nucellusscheitel, die sehr grosse Eizelle und die zahlreichen Endospermkerne lassen eine erfolgte Befruchtung als sicher annehmen. Die Eizelle vermochte sich nicht zu teilen. *c* Wie *b* in einer drei Tage älteren Samenanlage. Von der Eizelle ist nur noch der Kern erhalten. Das Endosperm zeigt bereits Anfänge der Zellwandbildung. *d* 16 Tage nach der Bestäubung hat sich ein Vorkeim, aber kein Endosperm gebildet; statt dessen finden wir zwei Gruppen von je drei Kernen, die aber wahrscheinlich nicht aus einem prim. Endospermkerne hervorgegangen sind. Der mittlere Kern der chalazwärts gelegenen Gruppe scheint ein Verschmelzungsprodukt eines oder mehrerer Polkerne mit einem männlichen Kern zu sein. *e* Sowohl die Zygote als auch der prim. Endospermkern haben sich entwickelt. Der Vorkeim zeigt aber bereits deutliche Absterbeerscheinungen. 23 Tage nach der Bestäubung. *f* Normal aussehender Embryo. Endosperm in beginnender Zellwandbildung, 27 Tage nach Bestäubung. *b—f* = Gravensteiner. Vergr. 240.



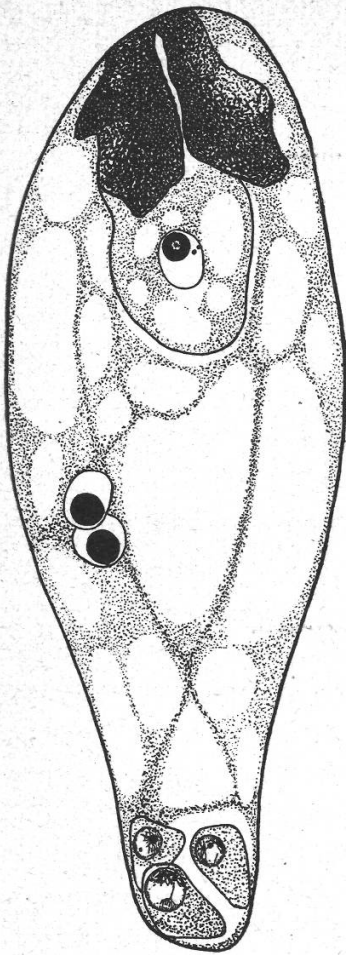


Abbildung 13. Abnormer Eiapparat. Die Eizelle ist wahrscheinlich befruchtet, die Polkerne sind aber noch nicht verschmolzen, die Antipoden noch gut erhalten. Gravensteiner 4 Tage nach Bestäubung. Vergr. 600.

Ausbleiben der Endosperm Bildung wird natürlicherweise auch in andern Fällen schliesslich eine Degeneration des Diplonten zur Folge haben.

Wie schon erwähnt, ist es aber sehr wohl möglich, dass sich der ganze Embryosack anfänglich normal weiterentwickelt, dass also sowohl die Eizelle, als auch der sekundäre Embryosackkern befruchtet werden und sich in der Folge teilen. Diese Entwicklung kann ungestört bis zur vollen Reife weitergehen. Oft aber wird sie frühzeitig unterbrochen, so dass die Bildung eines normalen Embryos unterbleibt. Wir haben die nachstehenden Entwicklungsstadien beobachtet.

Der Embryo kann in irgendeinem Stadium seiner Entwicklung stehenbleiben und allmählich absterben, während das Endosperm noch einige Zeit lebensfähig bleibt. Umgekehrt kann aber auch das Endosperm absterben und der Embryo weiterleben. In diesen Fällen wird natürlich ebenfalls ein Absterben des einen Teiles früher oder später eine Degeneration des andern Teiles verursachen. Nur selten wird es möglich sein, festzustellen, ob Embryo oder Endosperm zuerst abgestorben sind, oder ob — was auch vorkommen könnte — beide Teile zur gleichen Zeit in ihrer Entwicklung gehemmt wurden und abstarben.

In Abbildung 12e ist ein Embryo der Sorte Gravensteiner 23 Tage nach der Bestäubung dargestellt. Derselbe zeigt deutliche Degenerationserscheinungen. Er weist eine unregel-

mässige verkrüppelte Form auf, obwohl in seinem Innern noch Zellteilungen stattfinden. Auch die Endospermkerne sehen abnorm aus.

Taf. 16 c zeigt einen Teil eines Längsschnittes durch einen scheinbar tauben Samen der Sorte Schöner von Boskoop 70 Tage nach der Bestäubung. Der Embryo ist klein, missgestaltet und seine Zellen sind stark vakuolisiert. Vom Endosperm sind nur noch wenige Ueberreste erhalten, die schon weitgehend degeneriert und teilweise resorbiert sind. Die ganze Samenanlage scheint sehr schmal und der Nucellus ist in der Mitte zwischen Embryo und Chalaza nur  $140\ \mu$  breit, während er gegen die Chalaza in eine keulenförmige Verdickung von  $550\ \mu$  Breite ausläuft.

Der Embryo in Taf. 16 *f* aus einer Samenanlage von Gravensteiner 70 Tage nach der Bestäubung zeigt ebenfalls schon deutliche Degenerationserscheinungen. Radikula, Plumula und beide Kotyledonen sind bereits deutlich ausgebildet, die Plumula ist allerdings im abgebildeten Schnitte nicht getroffen. Links oben erkennt man die abnorme seitliche Ansatzstelle des etwas losgerissenen Embryos. Die unregelmässige Form desselben, sowie die stark vakuolisierten Zellen berechtigen zur Annahme, dass er nicht mehr weiter entwicklungsfähig sei. Das Endospermgewebe, welches gegen die Embryosackwand hin zellulär ist, scheint noch gesund zu sein. Der Embryosack reicht bereits bis gegen die Chalaza. Die gesamte Samenanlage ist schmäler als gleichalte mit normalen Embryonen.

Einen weiteren Fall dieser Gruppe bei der Sorte Schöner von Boskoop, 50 Tage nach der Bestäubung zeigt Taf. 16 *e*. Sowohl der Embryo als auch das Endosperm sind weitgehend degeneriert. Die Zellen des ersteren sind stark vakuolisiert, aber trotzdem tinktionskräftiger als solche gesunder Embryonen. Das Endosperm ist völlig abgestorben. Während im Embryo die meisten Zellen noch gut erkennbar sind, können in den Endospermresten weder Zellwände noch Kerne wahrgenommen werden.

Auch Tafel 16 *d* zeigt ein ähnliches Stadium bei derselben Sorte. Vergleichen wir diesen 70 Tage nach der Bestäubung fixierten Embryo mit dem gesunden in Taf. 15 *d*, so finden wir einen auffälligen Unterschied zwischen den beiden. Obwohl der erstere 20 Tage älter ist, erscheint er doch bedeutend kleiner als der normale. Seine Kotyledonen sind ungleichmässig und der ganze Habitus zeigt sofort die Abnormität an. Bei stärkerer Vergrösserung sind auch die Unterschiede in der Struktur ihrer Zellen deutlich zu erkennen. Das Endosperm ist an den Wänden des Embryosackes entlang noch ordentlich erhalten, doch sind auch hier schon deutliche Absterbeerscheinungen zu konstatieren, indem sich der Zellverband gelockert hat und allmählich in den Zustand überzugehen scheint, wie wir ihn in Taf. 16 *e* gesehen haben.

Um einen Ueberblick über die Auswirkung der Triploidie auf die Samenbildung zu erhalten, untersuchten wir im Herbst 1932 die Samen von 50 Früchten der Apfelsorte Schöner von Boskoop. Mit Lanzette und Präpariernadel lösten wir die braune Samenschale auf einer Seite los. Hierauf liess sich der ganze Nucellus mit seinem Inhalt herauslösen, wobei meist noch Reste des inneren Integumentes mitgerissen wurden. Wenn der Embryo von blossen Auge nicht einwandfrei wahrzunehmen war, untersuchten wir die meist dünnen, durchscheinenden Häute unter dem Binokular. Wir gelangten zu folgendem Ergebnis :



*Samen ohne wahrnehmbaren Embryo:*

1. Samen unter 5 mm . . . . .	13
2. Samen von 5—7 mm . . . . .	10
3. Samen gross, über 7 mm . . . . .	34

57

*Samen mit Embryo:*

Samen scheinbar leer

4. Embryo klein, weniger als 2 mm lang . . . . .	129
5. Embryo über 2 mm lang . . . . .	62

191

Samen scheinbar voll

6. Samenhaut vom Embryo nicht ganz ausgefüllt . . . . .	18
7. Samenhaut vom Embryo ausgefüllt . . . . .	44

62

*Unklare Fälle* . . . . . 10

Total von 50 Früchten . . . . . 320 Samen.

57 Samen = 18 % waren somit vollständig taub. Wir konnten in denselben weder einen Embryo noch Reste eines solchen, noch Spuren von Endosperm entdecken. Entweder liegt in diesen Fällen eine Eisterilität oder eine sehr frühe Zygotensterilität vor. Möglich wäre es aber auch, dass sich Samenanlagen ohne Eiapparat ebenfalls zu Samenschläuchen zu entwickeln vermögen.

191 Samen = 60 % waren gross, aber dünn und anscheinend ebenfalls leer. Bei näherer Untersuchung fand sich in jedem ein kleiner Embryo oder wenigstens etwas Endosperm vor. Taf. 17 *b* zeigt z. B. einen Ausschnitt aus einem solchen Samen. Wir können hier nicht mit Sicherheit feststellen, ob sich Anfänge eines Embryos darin befinden. Jedenfalls sind aber deutliche Reste von Endosperm zu erkennen. Auch der umgekehrte Fall, das Vorkommen von unvollständig entwickelten Embryonen ohne Endosperm konnte in reifen Samen öfters gefunden werden. In Taf. 17 *c* sind Nucellusgewebe, Endosperm und Embryo sehr gut zu unterscheiden. Der Embryosack vermochte nicht den ganzen Nucellus auszufüllen und der Embryo selbst blieb in seiner Entwicklung stark zurück.

Taf. 17 *d* zeigt einen solchen verkümmerten Embryo, welcher aus einem scheinbar leeren Samen herauspräpariert wurde. Wir fanden auch solche, die als weitere Abnormität drei Kotyledonen aufwiesen, eine Erscheinung, die wir öfters feststellen konnten. In diesen abnormen Samen fanden wir im übrigen Embryonen von ganz verschiedener Grösse, die schwankte zwischen 500  $\mu$  Länge und 350  $\mu$  Breite bis zu ungefähr  $\frac{1}{2}$  cm. Auch das Aussehen dieser verkrüppelten Embryonen war ungleich. Einzelne waren schon im Stadium der beginnenden Kotyledonenbildung zurückgeblieben, manche blieben bei fast normaler Länge sehr dünn, während andere durch ihre Kürze auffielen.

Nur 62 Samen = 19 % waren anscheinend voll. Jedoch liess sich zeigen, dass ein erheblicher Teil derselben die Samenhaut nicht ganz

auszufüllen vermag. Wir haben auch scheinbar volle Samen gefunden, in denen das Nucellusgewebe noch einen grossen Raum einnahm, während der Embryo klein, verkümmert und sehr weich war. Auch völlig abgestorbene, faule Embryonen in scheinbar gesunden, vollen Samen kommen vor. 18 solcher Samen =  $5\frac{1}{2}\%$  waren scheinbar voll, aber mit ungenügend entwickelten oder abgestorbenen Embryonen gefüllt. Nur 44 Samen =  $14\%$  enthielten anscheinend keimfähige Embryonen.

In zehn Samen konnten wir nicht mehr unterscheiden, ob eine Anlage eines Embryos vorhanden war, da diese Samenschläuche stark eingetrocknet und teilweise angefault waren. Diese Fälle, welche wahrscheinlich in die Gruppen 3 und 4 fallen würden, mussten daher ausgeschieden werden.

Unter dem Begriff « taube Samen » wurden früher alle jene Samen zusammengefasst, welche nicht ganz voll schienen, und daher als nicht keimfähig angesehen wurden. Auf Grund unserer Untersuchungen können wir diesen Begriff unterteilen und von leeren Samen sprechen, wenn weder Embryo noch Endosperm vorhanden ist, von scheinbar leeren, wenn entweder Embryo oder Endosperm, oder beide vorhanden sind. Die scheinbar vollen Samen, welche vom Embryo nicht ganz ausgefüllt werden, sind wohl hie und da noch keimfähig. Aeusserlich können wir sie kaum von den vollen Samen unterscheiden.

Als « scheinparthenokarp » bezeichnet K o b e l (1926) Früchte, welche keine keimfähigen Samen enthalten, sondern an deren Stelle solche, die aus einer Befruchtung hervorgegangen sind, sich aber nicht zu vollen Samen entwickeln konnten. In unsern Untersuchungen fanden wir 12 solche Früchte =  $24\%$ .

Es ist möglich, dass in den verhältnismässig kleinen, nicht vom Versuchsbaume stammenden Früchten, die zu den soeben angeführten Untersuchungen dienten, einzelne Samen aus ernährungsphysiologischen Gründen in ihrer Entwicklung zurückblieben. Doch kann dadurch das Bild, das sich für den Einfluss der Triploidie auf die Samenbildung ergibt, nicht wesentlich verändert sein.

Taf. 18 zeigt die Gegenüberstellung von Samen der diploiden Apfelsorte Sauergrauech und der triploiden Sorte Schöner von Boskoop. Die Samen der diploiden Sorte sind alle prall gefüllt, während diejenigen der triploiden die oben erwähnten Verschiedenheiten zeigen.

### C. Nicht zytologisch bedingte Abnormitäten.

In den vorhergehenden Abschnitten wurde versucht, die mannigfaltigen, sehr häufig vorkommenden, durch Triploidie verursachten Abnormitäten in der Entwicklung der Samenanlagen bei Apfelsorten darzustellen und die damit in Zusammenhang stehende zytologisch bedingte Ei- und Zygotensterilität zu beschreiben. Aber nicht nur bei



triploiden, sondern auch bei diploiden Apfelsorten können Abweichungen vom normalen Entwicklungsvorgang des weiblichen Geschlechtsapparates vorkommen. Sie sind aber gegenüber denjenigen bei triploiden Sorten verhältnismässig selten und können sich sowohl auf die Stadien vor, als nach der Befruchtung beziehen. Bei triploiden Sorten kommen zudem weitere Abnormitäten vor, die nicht mit dem abnormen Chromosomensatz in Beziehung stehen. Im nachstehenden seien einige der beobachteten Fälle zusammengestellt.

Bei Berner Rosenapfel fanden wir einen vierkernigen Embryosack, welcher sich nicht aus der proximalen, sondern einer mehr mikropylenwärts gelegenen Tetradenzelle entwickelt hatte. In einer andern Samenanlage aus einer offenen Blüte von Sauergrauech waren der Geschlechtsapparat und einige Nucelluszellen in seiner nächsten Umgebung völlig degeneriert. Solche Absterbeerscheinungen sahen wir auch in andern Entwicklungsstadien des Eiapparates. In solchen Fällen kann das Absterben des Eiapparates nicht als Folge eines abnormen Chromosomensatzes aufzufassen sein, da diese Erscheinung bei einer diploiden Sorte auftrat. Es muss hier eine andere Ursache — wahrscheinlich Ernährungsstörungen — vorliegen. Diese Sauergrauechblüten stammten von einem überreich blühenden Baume.

Aehnliche Erscheinungen sind auch bei triploiden Sorten zu vermuten. Hier ist es aber nicht immer möglich, festzustellen, ob das Absterben eine Folge der Triploidie, mangelhafter Ernährung oder irgendeiner andern Ursache ist. Immerhin lässt sich aus der Häufigkeit der auftretenden Sterilitätserscheinungen bei triploiden Sorten und ihrer Seltenheit bei diploiden der Schluss ziehen, dass Degenerationserscheinungen im weiblichen Geschlechtsapparat triploider Sorten in weitaus den meisten Fällen durch den abnormen Chromosomensatz verursacht werden.

Auch wenn bei diploiden und triploiden Sorten die Entwicklung des Embryosackes frühzeitig unterbrochen wird, können sich der Nucellus und die Integumente weiterentwickeln, so dass später Samenanlagen von annähernd normaler Grösse, aber ohne Eiapparat gefunden werden. Meistens findet sich in ihrer Mitte zwischen auffallend langgestreckten Nucelluszellen ein schmaler, bis in die Nähe der Chalaza reichender Hohlraum, der wohl den Ort einer abgestorbenen Embryosackanlage bezeichnet und gelegentlich Ueberreste einer solchen enthält. In andern Fällen konnte aber keine Spur der Anlage einer Keimbahn beobachtet werden, so dass die Annahme nicht unberechtigt erscheint, dass sich Nucellusgewebe und Integumente auch unabhängig von der Embryosackentwicklung weiterzubilden vermögen (Taf. 16 a).

In Fällen, in denen der weibliche Geschlechtsapparat aus irgendeinem Grunde frühzeitig in seiner Entwicklung unterbrochen wird und abstirbt, kann sich auch sekundär ein neuer Eiapparat bilden. Irgendwo

im Nucellus, meist aber in seinem distalen Teil in der Nähe der degenerierenden Anlage, werden eine oder mehrere somatische Zellen in ihrer Entwicklung bevorzugt. Sie werden grösser als die übrigen Nucelluszellen und der Zellkern nimmt ebenfalls stark an Grösse zu. In der Folge kann sich eine — in selteneren Fällen vielleicht auch mehrere — dieser bevorzugten Zellen als Archespore weiterentwickeln.

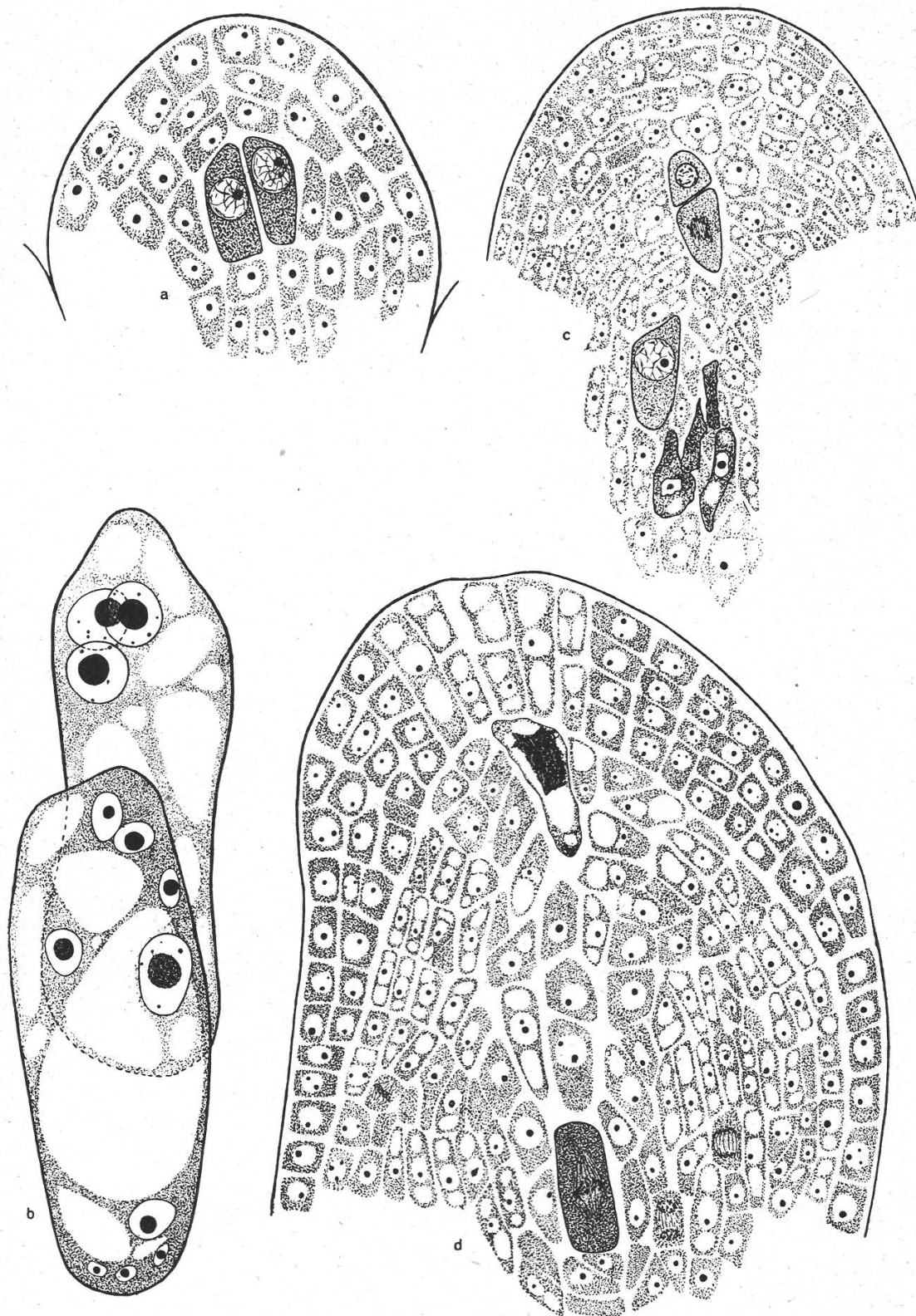
Abb. 14 d zeigt ein solches Verhalten in einer Samenanlage von Schöner von Boskoop. Der ursprünglich angelegte Geschlechtsapparat ist schon in einem frühen Stadium seiner Entwicklung unterbrochen worden und degeneriert. Als Ersatz dafür hat sich eine ungefähr in der Mitte des Nucellus gelegene somatische Zelle vergrössert und befindet sich bereits im Stadium der Reduktionsteilung. In andern Samenanlagen des gleichen Fruchtknotens finden wir den Eiapparat bereits als einkernigen Embryosack. Wir glauben daher annehmen zu dürfen, dass in dem vorliegenden Falle das erste Archespore sehr frühe abgestorben ist, was auch aus seiner Lage — direkt unter der Epidermis — zu schliessen ist, und dass die Bildung eines sekundären Eiapparates verhältnismässig schnell erfolgt.

In Abb. 14 c ist ein ähnlicher Fall aus einer Samenanlage von Sauergrauisch dargestellt. Der Geschlechtsapparat ist ungefähr im Stadium der Tetrade abgestorben. Gegen den Nucellusscheitel hin hat sich sekundär eine zweite Zelle bis zur Dyade entwickelt. Die obere Dyadenzelle befindet sich in Interkinese, während die untere schon den Uebergang zur homöotypischen Teilung erkennen lässt. Gleichzeitig finden wir aber auch ganz in der Nähe des primären Eiapparates eine Zelle, die sich durch ihre Grösse und besonders durch ihren grossen Kern deutlich von den übrigen Nucelluszellen abhebt. Das hier getroffene Stadium lässt noch nicht erkennen, ob es sich um ein Dünnfadenstadium eines Archespores oder um eine Prophase einer aussergewöhnlich grossen somatischen Zelle handelt.

Diese sekundär angelegten Archespore vermögen sich wahrscheinlich bis zu befruchtungsfähigen Eiapparaten auszubilden, um vielleicht — vorausgesetzt, dass ihre Entwicklung nicht zu spät abgeschlossen wird — noch befruchtet zu werden. Es kann aber auch vorkommen, dass die Entwicklung eines sekundär angelegten Archespores erst sehr spät beginnt oder nur sehr langsam vor sich geht, so dass eine spätere Befruchtung des Eiapparates nicht mehr möglich ist. So fanden wir einen solchen Fall bei Schöner von Boskoop. Der sekundär gebildete Embryosack befand sich im Vierkernstadium, während andere Samenanlagen des gleichen Fruchtknotens bereits befruchtet waren und teilweise mehrkernige Embryonen aufwiesen. Zu dieser Zeit — zehn Tage nach der Bestäubung — sind die Griffel schon verwelkt, so dass eine Befruchtung eines so spät gebildeten Eiapparates nicht mehr in Frage kommen kann.



Ob diese Regenerationerscheinungen auf irgendeine Reizwirkung oder auf Nekrohormone im Sinne H a b e r l a n d t s zurückgeführt werden dürfen, können wir auf Grund des vorliegenden Materials nicht beurteilen.



Wir haben schon früher erwähnt, dass gelegentlich in einer Samenanlage mehr als eine Keimbahn angelegt werden kann. Es braucht sich dabei aber nicht immer um Neubildungen zu handeln, wie wir sie soeben erwähnt haben. Es kommen vielmehr auch primär eigentliche Zwillingsbildungen vor. Sie konnten sowohl bei der diploiden Sorte Sauergrauach als auch bei den triploiden Schöner von Boskoop und Gravensteiner in verschiedenen Entwicklungsstadien nachgewiesen werden. Abb. 1 *a* zeigt eine Samenanlage von Sauergrauach. Zwei Zellen in der Gegend des Nucellusscheitels sind merklich grösser als die sie umgebenden. Ob beide oder nur eine derselben sich zum Archespore weiterbilden, kann noch nicht gesagt werden.

In Abb. 14 *a* ist eine Samenanlage von Gravensteiner dargestellt. Die beiden Archespore liegen dicht nebeneinander und sind im Prophasenstadium. Auch hier kann nicht mehr festgestellt werden, wie weit ein jedes dieser Archespore sich hätte entwickeln können. Dass eine gleichzeitige Entwicklung beider durchaus möglich ist, zeigte uns ein anderes Präparat aus einer beinahe geöffneten Blüte von Gravensteiner. Wir fanden in der gleichen Samenanlage nebeneinander zwei Embryosäcke, von denen der eine bereits im Zweikernstadium ist und völlig normal aussieht, während der andere einen abnormen Fall darstellt und drei grosse Kerne aufweist.

Abb. 14 *b* zeigt zwei nahezu fertig ausgebildete Embryosäcke aus einer Samenanlage von Schöner von Boskoop. Der eine dieser Eiapparate enthält einen scheinbar normalen achtkernigen Embryosack. Von den je vier Kernen an beiden Enden beginnt je einer als Polkern nach der Mitte abzuwandern. Die Antipodenkerne sind nur klein und weisen teilweise schon Degenerationserscheinungen auf. Im andern Embryosack sind die Polkerne bereits verschmolzen und die Antipoden — falls solche ausgebildet worden sind — resorbiert. Die drei distalen Kerne sind noch frei. Eine Befruchtung hat in keinem dieser Embryosäcke stattgefunden, obwohl die betreffende Blüte künstlich bestäubt und erst 13 Tage nachher fixiert wurde. In andern Samenanlagen des gleichen Fruchtknotens haben sich bereits mehrkernige Vorkeime entwickelt.

---

*Abbildung 14.* Nicht zytologisch bedingte Abnormitäten. *a* Zwei nebeneinander gelegene Archespore in einer Samenanlage von Gravensteiner. *b* Zwei übereinander liegende Eiapparate, von denen der eine im Stadium des achtkernigen Embryosackes steht; im andern sind nur die drei oberen Kerne und der sekundäre Embryosackkern sichtbar. Schöner von Boskoop 13 Tage nach der hier erfolglosen Bestäubung. *c* Regenerationserscheinungen bei Sauergrauach. Die primäre Anlage des Geschlechtsapparates ist degeneriert, darüber hat sich sekundär ein zweiter gebildet, der schon den Uebergang zur homöotypischen Teilung erkennen lässt. Eine weitere Zelle hat sich ebenfalls stark vergrössert. (Siehe Text.) *d* Regenerationserscheinungen bei Schöner von Boskoop. Der primär angelegte Geschlechtsapparat ist abgestorben, dafür hat sich in der Nucellusmitte eine Zelle zum Archespore entwickelt und steht bereits in heterotypischer Teilung. Vergr. *a*—*d* = 500.



In diesem Zusammenhang ist noch auf eine andere Art von Zwillingsbildung hinzuweisen. Sowohl bei diploiden als auch bei triploiden Sorten konnten wir mehrfach beobachten, dass sich innerhalb der beiden Integumente zwei Nucelli entwickelten. Selten fanden wir mehr als zwei Nucelli von denselben Integumenten umschlossen. Oft liegen die Nucelli ohne Zwischenwand dicht nebeneinander, während in andern Fällen zwischen die beiden eine aus mehreren Zellschichten bestehende Querwand des innern Integumentes eingeschaltet wird. Gleich wie bei den vorhin erwähnten Bildungen von mehr als einem Embryosack in einem Nucellus, wird auch in diesen Fällen meist eine langsamere Entwicklung solcher Samenanlagen auftreten, so dass wir auch die Embryosackanlagen solcher Zwillingsbildungen fast immer weniger weit entwickelt finden als diejenigen normaler Samenanlagen desselben Fruchtknotens.

Auch nach der Bildung des fertigen Eiapparates konnten wir mehrfach ernährungsphysiologisch bedingte Sterilitätserscheinungen feststellen. Diese zeigten ein ganz anderes Bild als die zytologisch bedingten. Unser Versuchsbaum der Sorte Sauergrauech blühte sehr reichlich, nachdem er im vorhergehenden Jahre eine grosse Ernte ergeben hatte. Von den 357 mit Pollen der interfertilen Sorte Berner Rosenapfel bestäubten Blüten betrug der Fruchtansatz am 9. Juni, 20 Tage nach der Bestäubung, 34 %, während nochmals 20 Tage später sämtliche Früchte abgefallen waren. Aber nicht nur am Versuchsast, sondern auch am ganzen Baume wurden die jungen Früchtchen bis auf vereinzelte Exemplare abgestossen. Ein gleichaltriger, benachbarter Baum derselben Sorte hatte ebenfalls während des Junifalles fast sämtliche Früchtchen abgestossen.

In den zytologischen Untersuchungen liessen sich diese Störungen ebenfalls nachweisen. Während der Eiapparat meist längere Zeit normales Aussehen hatte, wies der Nucellusscheitel bald starke Verquellungserscheinungen auf. Wohl fanden wir in zahlreichen Präparaten in dem Hohlraum zwischen innerem Integument und Nucellusscheitel Pollenschläuche vorgedrungen, aber in keinem Falle sahen wir einen derselben in das verquollene Nucellusgewebe eindringen. Wir beobachteten dann auch 14 und mehr Tage nach der Bestäubung zahlreiche, infolge dieser Hemmung des Pollenschlauchwachstums unbefruchtet gebliebene Eiapparate. Diese Sterilitätserscheinung liegt hier nicht in den Geschlechtszellen begründet, sondern offenbar in mangelhaften Ernährungsbedingungen somatischer Zellen. Es ergibt sich damit eine neue, in der einleitend erwähnten Zusammenstellung von K o b e l nicht enthaltene Form der ernährungsphysiologisch bedingten Sterilität.

Vereinzelt beobachteten wir bei diploiden Sorten ein Absterben der ungeteilten Zygote bei normaler Endospermentwicklung. Wie die

Untersuchung der wenigen tauben Samen normalchromosomiger Apfelsorten zeigt, können auch junge Embryonen absterben. Ueber die Ursache dieser Absterbeerscheinungen lässt sich vorläufig kein Schluss ziehen. In Frage käme neben Ernährungseinflüssen auch faktoriell bedingte Sterilität.

Es wäre auch möglich, dass sich apogam ein Embryo bilden könnte, wie dies Kobel (1926, 1927) für die diploide Apfelsorte Transparent von Croncels und einen Sämling derselben in der Form der Ooapogamie nachgewiesen hat. In unseren Untersuchungen konnten wir keinen solchen Fall eindeutig nachweisen. Auf welche Weise die grosse Zelle in Abb. 15 *a* entstanden ist, kann nicht mehr festgestellt werden. Reste von Synergiden sind weder in der Nähe dieser Zelle, noch in der Gegend ihrer gewöhnlichen Lage wahrnehmbar. Die abnorme Lage dieser Zelle lässt aber einen Anfang von Nucellarapogamie möglich erscheinen.

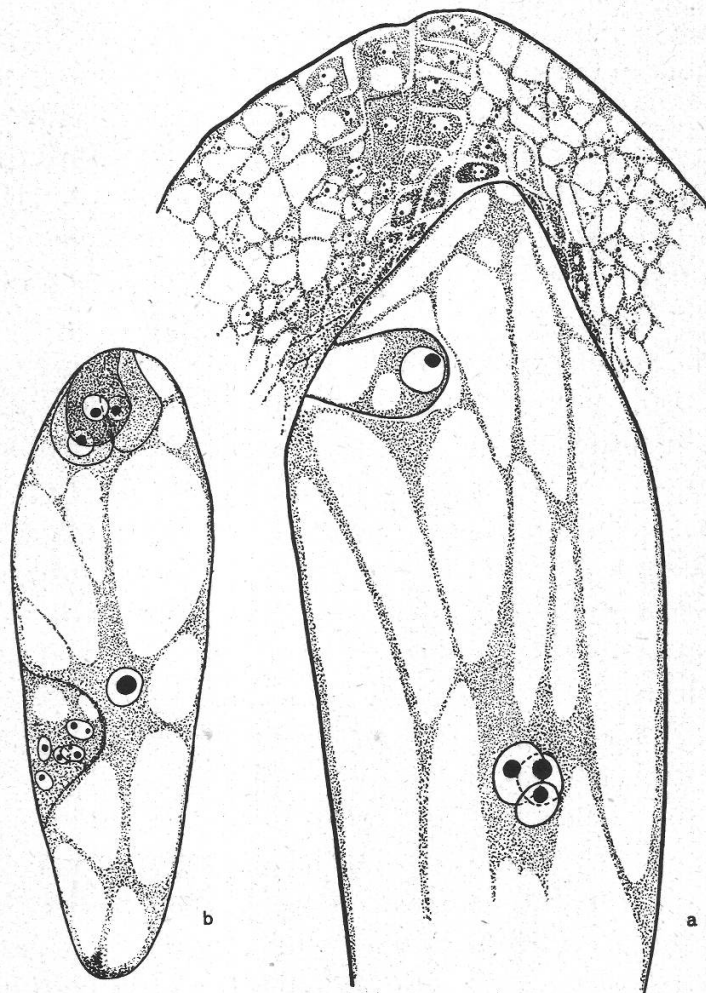


Abbildung 15. *a* Abnormer Eiapparat von Gravensteiner, 16 Tage nach der Bestäubung. (Siehe Text.) *b* Eiapparat von Sauergraeuech, 14 Tage nach der Bestäubung. Nucellarembryonie ? (Siehe Text.) Vergr. *a* und *b* = 200.



Einen weiteren abnormen Fall (Abb. 15 b) bei der diploiden Sorte Sauergrauwech wollen wir ebenfalls nicht als sichere Apogamie auffassen. Die 5 Kerne, welche zusammen in einem Plasmasack eingeschlossen sind, könnten auch aus Verlagerung und Wucherung der Antipoden entstanden sein. Jedoch lassen die Reste am untern Ende des Embryosackes eher darauf schliessen, dass die Antipoden bereits resorbiert sind. Die Annahme, dass es sich um einen Anfang von Nucellarembryonie handeln könnte, wie sie K o b e l (1931) für die Pflaumensorte Katalonischer Spilling beschrieben hat, scheint daher eher wahrscheinlich.

### Zusammenfassung.

Die Bildung des Eiapparates *diploider* Apfelsorten entspricht dem Normaltypus bei Angiospermen.

Bei *triploiden* Apfelsorten lassen sich bereits in der Reduktionsteilung Abweichungen vom normalen Entwicklungsvorgang des Eiapparates erkennen. Die Reduktionsteilung in der Archespormutterzelle der untersuchten triploiden Sorten gleicht derjenigen in den Mikrosporen-mutterzellen; sie ist abnorm. In der Diakinese, Metaphase und Anaphase werden neben gepaarten Chromosomen auch ein-, drei- und mehrwertige gefunden. Diese Unregelmässigkeiten verursachen in der heterotypischen Teilung eine ungleichzeitige Abwanderung der Chromosomen nach den beiden Polen, wie bereits R y b i n (1927) nachwies.

Als Folge dieser Störung entstehen Dyadenkerne mit abnormen Chromosomenzahlen. Oft werden auch Nebenkerne gebildet.

Die fertige Tetrade besteht meist aus vier Zellen, von denen in der Regel die drei gegen den Nucellusscheitel gelegenen degenerieren, während die vierte den einkernigen Embryosack darstellt. Ausnahmsweise kann sich auch eine andere Tetradenzelle zum Embryosack weiterentwickeln. Es können gelegentlich mehr als vier Tetradenzellen gebildet werden. Der einkernige Embryosack weist oft Nebenkerne auf.

In allen weiteren Stadien bis zum reifen Embryosack können Nebenkerne vorkommen, die während der Weiterentwicklung des Eiapparates anscheinend oft resorbiert werden.

Die erwähnten Abnormitäten können in den verschiedensten Entwicklungsstadien zum Absterben des weiblichen Geschlechtsapparates führen. Hin und wieder wurden auch völlig atypische « amorphe » Embryosackbildungen gefunden. Es konnte also bei triploiden Apfelsorten, im Gegensatz zu der Annahme von E l s s m a n n u n d v. V e h (1931), weibliche Gametensterilität in zahlreichen Fällen nachgewiesen werden.

Aus der abnormen Reduktionsteilung triploider Sorten muss geschlossen werden, dass auch die befruchtungsfähigen Eiapparate in ihrer Eizelle und im sekundären Embryosackkern abnorme Chromosomenzahlen besitzen. Dadurch werden nach der Befruchtung weitere Entwicklungshemmungen bedingt.

Gelegentlich vermochten sich die befruchtete Eizelle und der primäre Endospermkern nicht zu teilen.

In andern Samenanlagen konnte bald eine Entwicklung der befruchteten Eizelle ohne Endospermbildung, bald eine Bildung von Endosperm ohne Teilung der Eizelle festgestellt werden. Diese beiden abnormen Entwicklungen führen schliesslich zum Absterben des Embryos, bzw. des Endosperms.

Auch wenn sich im Anfang Vorkeim und Endosperm mehr oder weniger normal entwickeln, können später auf verschiedenen Stadien Absterbeerscheinungen auftreten, wobei manchmal das transitorische Endosperm den Embryo, manchmal umgekehrt der Embryo das transitorische Endosperm überlebt.

In den reifen Früchten kommen sowohl völlig leere als auch scheinbar leere, halbgefüllte und volle Samen vor. Die meist als leer angesehenen « tauben » Samen enthalten in vielen Fällen kleine, in ihrer Entwicklung frühzeitig gestörte Embryonen. In den nur teilweise gefüllten Samenschläuchen finden sich gewöhnlich kleine, in ihrer Entwicklung zurückgebliebene Embryonen. Aber auch nicht alle vollen Samen enthalten normal entwickelte Embryonen. Vielfach sind dieselben klein und abnorm und in grösseren Mengen von Endosperm- und Nucellusgewebe eingebettet.

Bei diploiden Sorten konnten ebenfalls verschiedentlich Abweichungen von der normalen Eiapparatbildung beobachtet werden. Sie sind wahrscheinlich auf Ernährungsstörungen zurückzuführen.

Sowohl bei diploiden als auch bei triploiden Apfelsorten kann gelegentlich in einer Samenanlage gleichzeitig mehr als ein Archospor angelegt werden. Auch die Bildung von zwei fertigen Eiapparaten in einer Samenanlage wurde beobachtet.

Wird ein Eiapparat in seiner Entwicklung aus irgendeinem Grunde frühzeitig unterbrochen, so entwickelt sich oft irgendeine andere Nucelluszelle sekundär zum Archospor.

#### Nachtrag :

Nach Abschluss der vorliegenden Arbeit ist eine neue Publikation von *R. v. Veh* über « Ergebnisse einer entwicklungsgeschichtlich-zytologischen Untersuchung der Samenanlagen der Apfelsorte „Schöner von Boskoop“ » erschienen. (Züchter 5. Heft 4, 77—85, 1933.) *v. Veh* hält an seiner früheren Behauptung fest, dass in der Reduktionsteilung der triploiden Apfelsorte « Schöner von Boskoop » keine Störungen nachzuweisen seien und deshalb auch keine zytologisch bedingten Abnormitäten in der weiteren Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates und der Bildung des Embryos vorkämen.

Auch diese Arbeit bezieht sich einzig auf die triploide Sorte « Schöner von Boskoop » und *v. Veh* unterlässt es, die Bildung des Embryosackes und die Entwicklung des Embryos mit dem normalen Ablauf der Ei- und Samenbildung bei einer diploiden Sorte zu vergleichen. Er ist deshalb nicht in der Lage, die auch von ihm selbst beobachteten Abweichungen vom normalen Entwicklungsvorgang richtig zu interpretieren.



### Erklärung der Abbildungen.

*Tafel 14.* *a* Einkerniger Embryosack mit Tetradenresten bei Berner Rosenapfel. *b* Heterotypische Teilung bei Schöner von Boskoop. Es sind drei Platten von Chromosomen zu erkennen (vgl. Abbildung 5 *c*). *c* Zweikerniger Vorkeim bei Sauergrauach, befruchtet mit Berner Rosenapfel. Die Verquellungen am Nucellusscheitel sind gut erkennbar. *d* Sechskerniger Vorkeim derselben Sorte 14 Tage nach der Bestäubung. Im Raum zwischen Mikropyle und Nucellus ist der leere Pollenschlauch zu erkennen. Vergr. *a, c, d*, = 320, *b* = 470.

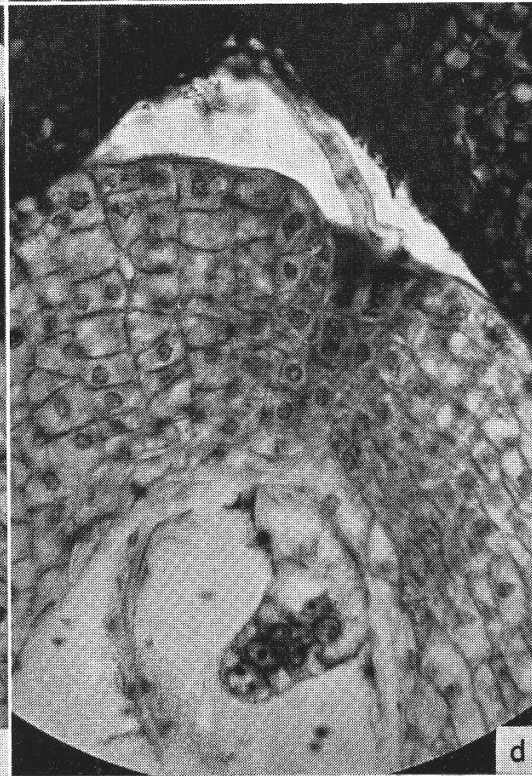
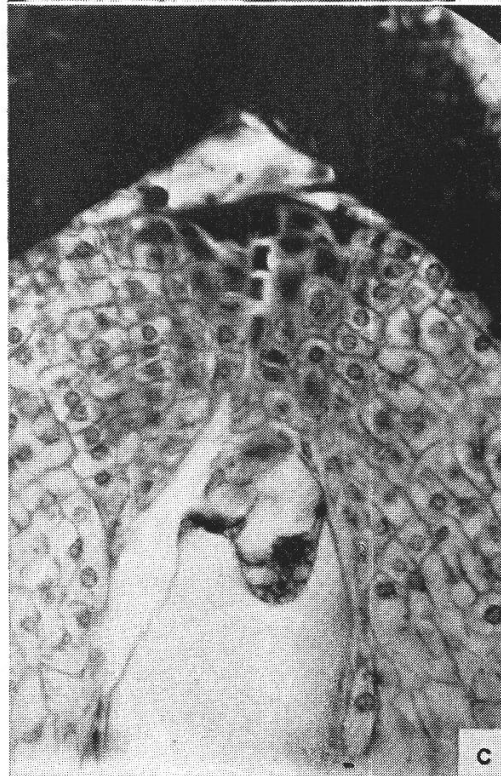
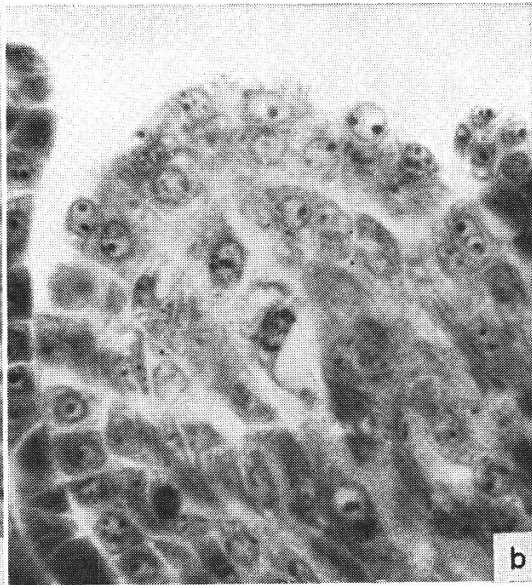
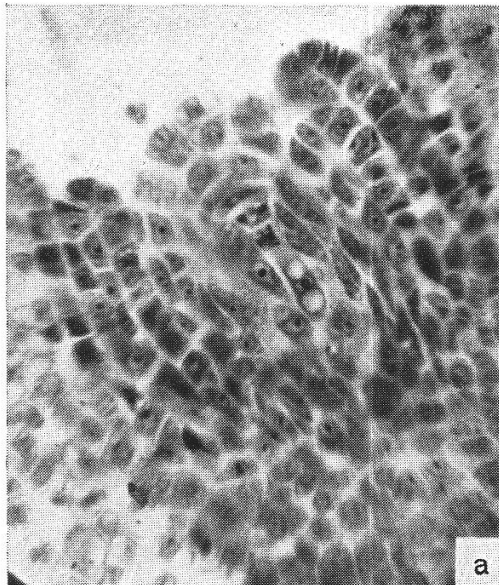
*Tafel 15.* Mehr oder weniger normale Embryoentwicklung triploider Apfelsorten. *a* Kleiner Embryo mit Köpfchen, 34 Tage nach der Bestäubung. Der Embryosack durchzieht fast den ganzen Nucellus und ist von Endospermgewebe ausgefüllt. In der Nähe des Embryos ist dasselbe obliteriert. *b* Gleichalter Embryo. Die Anlagen der Kotyledonen sind bereits wahrzunehmen. *c* 42 Tage nach der Bestäubung fixierter Embryo bei stärkerer Vergrößerung. Die lockere Struktur im Suspensor ist sichtbar. *d* Junger Embryo mit Suspensor, Radicula, Plumula und Kotyledonen, 50 Tage nach der Bestäubung. *a—d* = Gravensteiner. Vergr. *a* und *b* = 90, *c* = 240, *d* = 30.

*Tafel 16.* Abnorme Samenbildung triploider Apfelsorten. *a* Völlig taube Samenanlage, 42 Tage nach Bestäubung. *b* Degenerierter Embryo, Endosperm wurde nicht gebildet. 35 Tage nach Bestäubung. *c* Verkrüppelter Embryo mit sehr wenig abgestorbenem Endosperm, 70 Tage nach der Bestäubung. *d* Gleichalter Embryo wie in *c*, ebenfalls degeneriert. *e* Degenerierter Embryo mit viel abgestorbenem Endospermgewebe, 50 Tage nach Bestäubung. *f* Zurückgebliebener Embryo inmitten eines mit gut erhaltenem Endospermgewebe ausgefüllten Embryosackes, 70 Tage nach Bestäubung. *a* = Gravensteiner, *b—f* = Schöner von Boskoop. Vergr. *a* = 50, *b* und *e* = 90, *c, d, f* = 75.

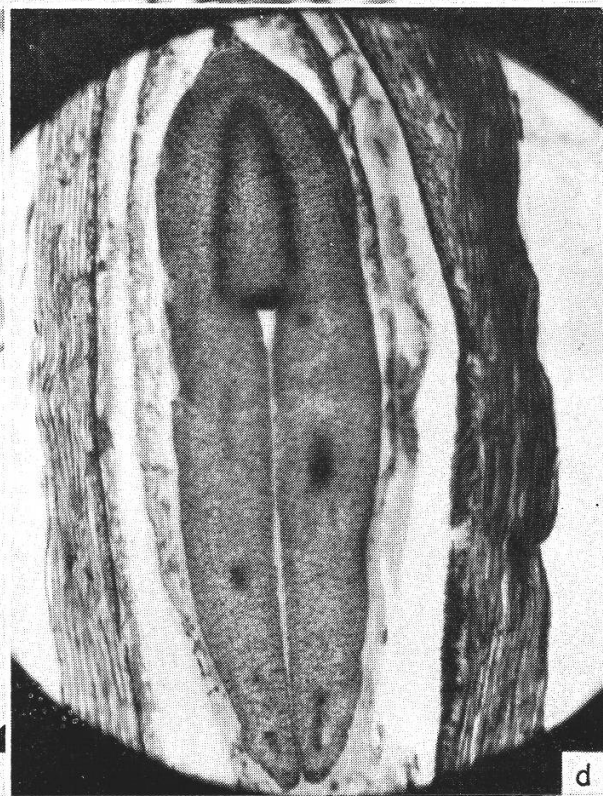
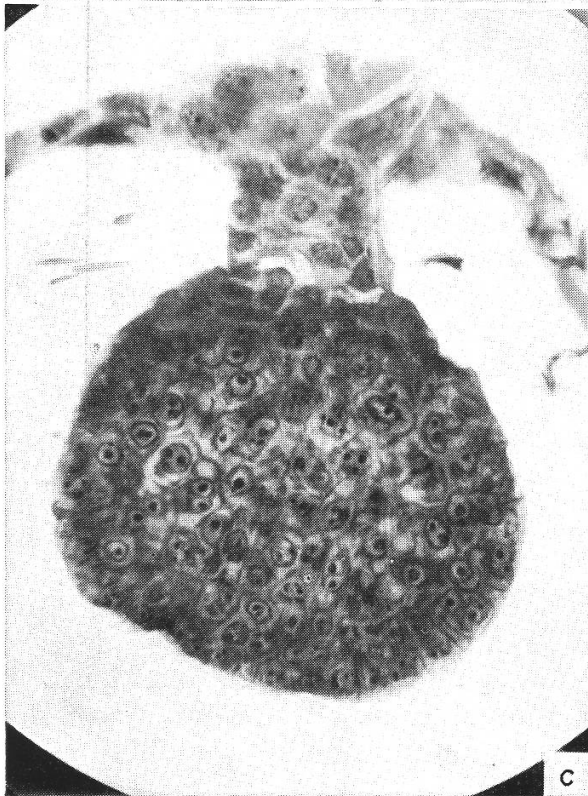
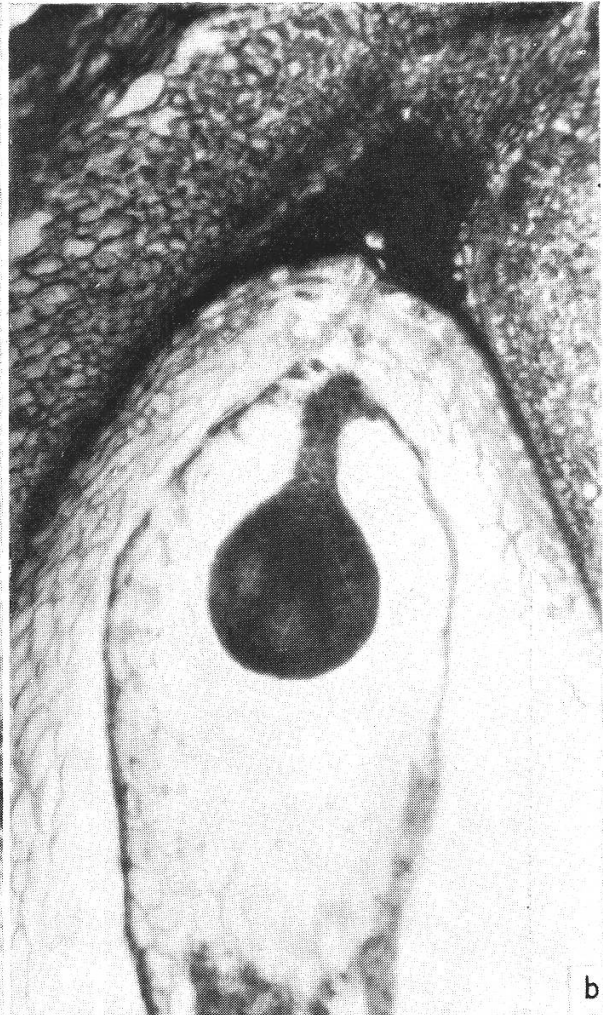
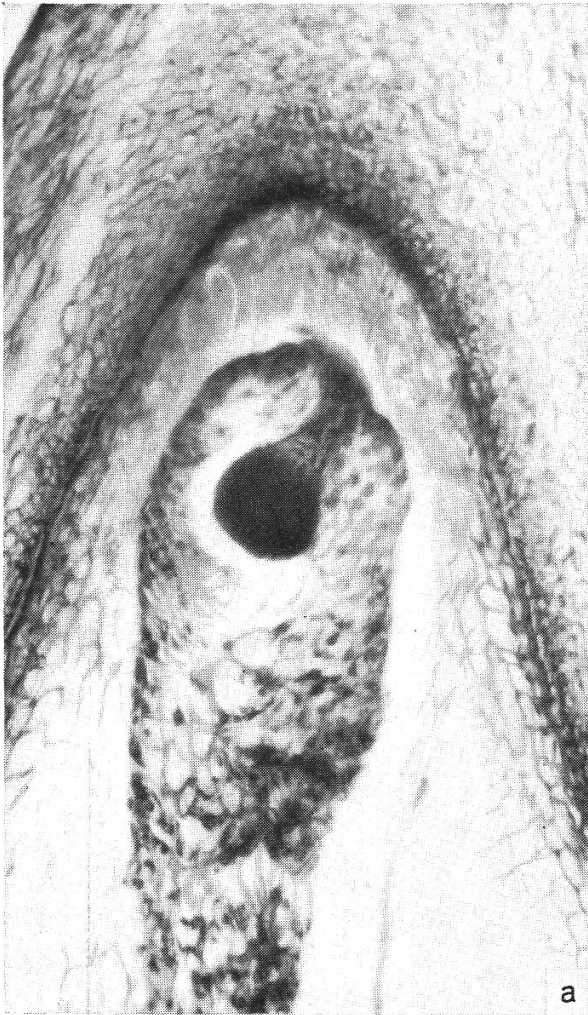
*Tafel 17.* Inhalt von reifen, scheinbar tauben Samen der triploiden Sorte Schöner von Boskoop. *a—c* Aus tauben Samen herauspräparierte Nucellushäute. *a* Weder Embryo noch Endosperm vorhanden. (Vgl. Tafel III *a*.) *b* Kein Embryo, nur wenig Endosperm vorhanden. *c* Im Embryosack liegt neben dem Endospermgewebe ein zurückgebliebener aber lebender Embryo. *d* Aus einem reifen «tauben» Samen herauspräparierter klein gebliebener Embryo. Vergr. 12. (Siehe Text.)

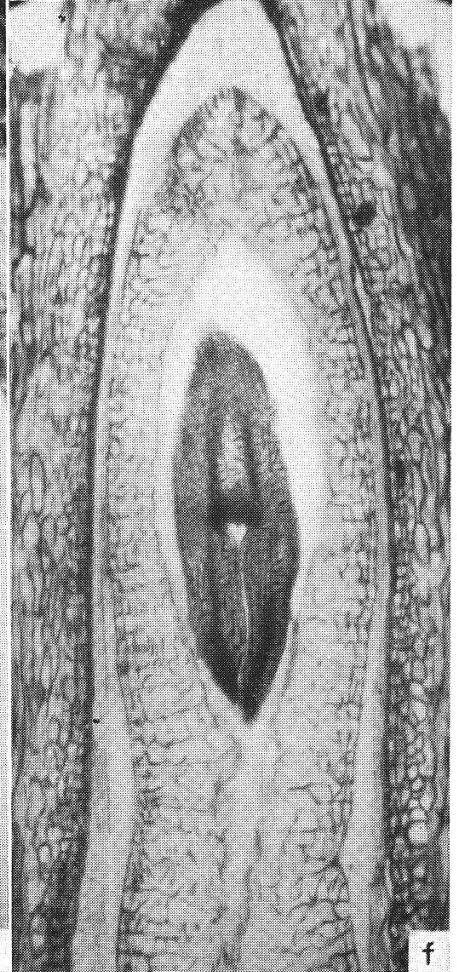
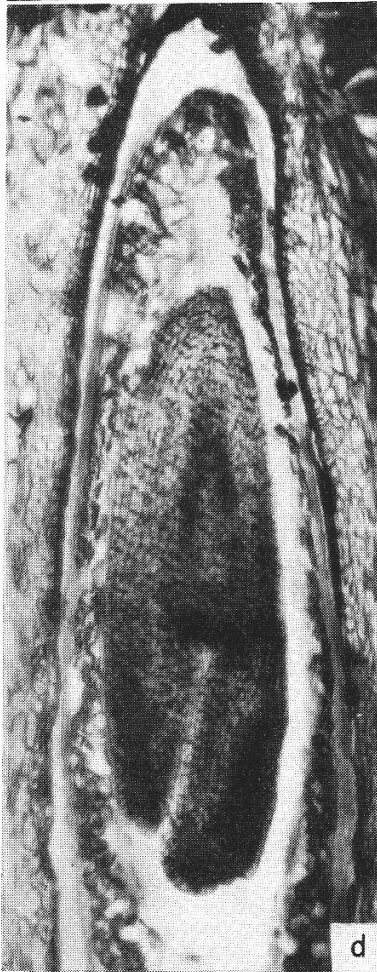
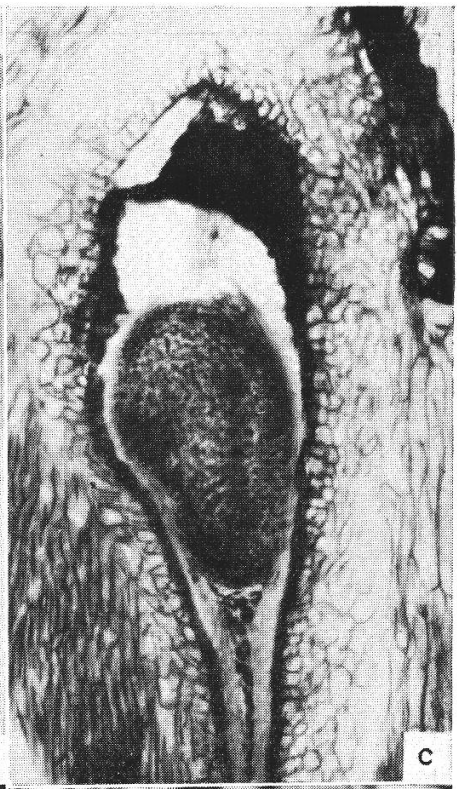
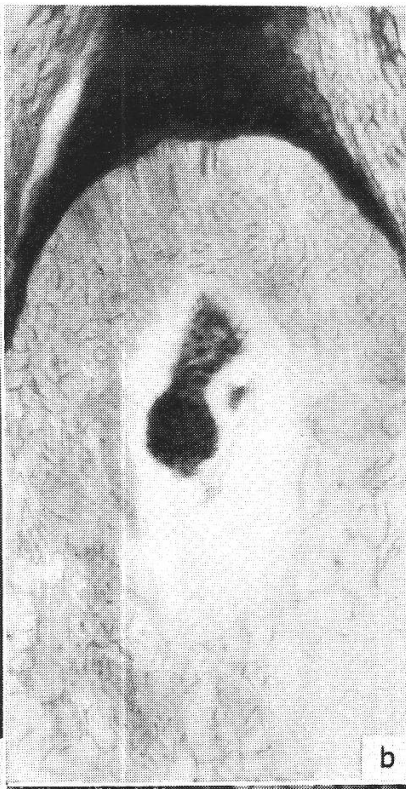
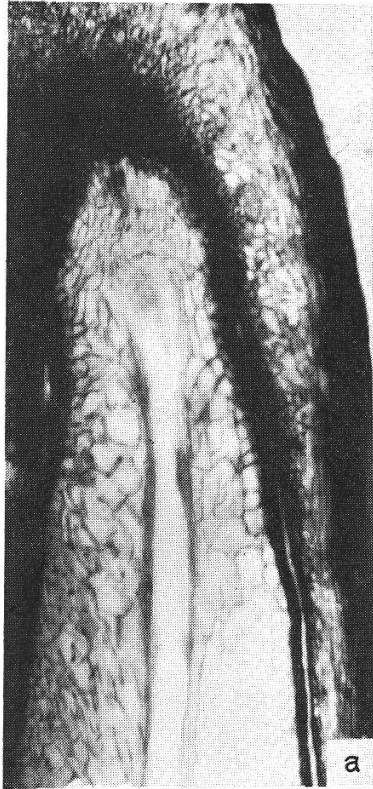
*Tafel 18.* Samen und dazugehörige Embryonen von je 5 Früchten einer diploiden und einer triploiden Apfelsorte. Links von Sauergrauach. Alle Samen sind prall gefüllt, ihre Embryonen normal. Rechts von Schöner von Boskoop. 10 Samen = 30% scheinbar voll, die andern «taub». Embryonen: erste Reihe normal, zweite Reihe: die obersten beiden Embryonen nicht voll ausgebildet, die Samen enthielten noch viele Nucellus- und Endospermgewebe, dritter Embryo krank, vierter normal, unterster klein mit dünnen Kotyledonen. 3.—4. Reihe: kleine Embryonen aus «tauben» Samen. 4.—5. Reihe: Nucellushäute aus «tauben» Samen ohne oder mit sehr kleinen oder abgestorbenen Embryonen. 7.—8. Reihe: kleine «taube» Samen ohne Endosperm- und Embryoreste (vgl. Text).

# Tafel 14

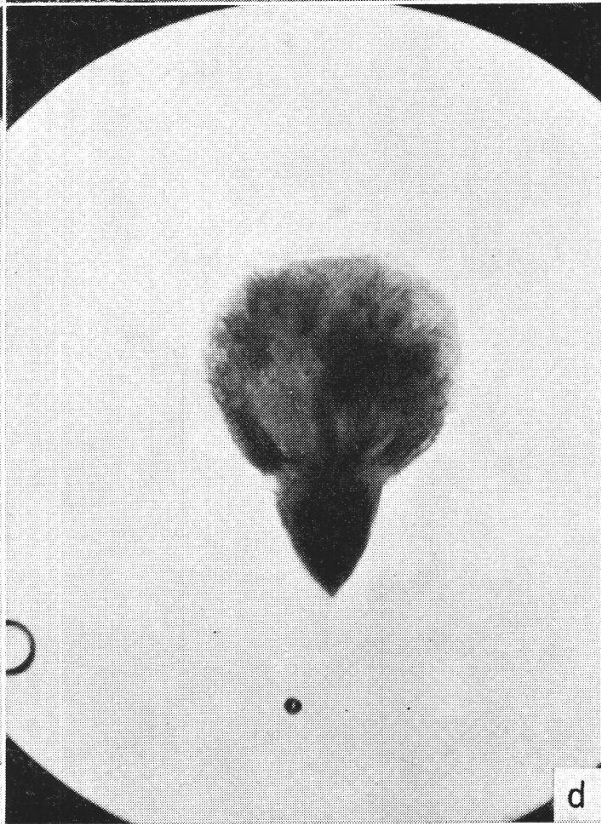
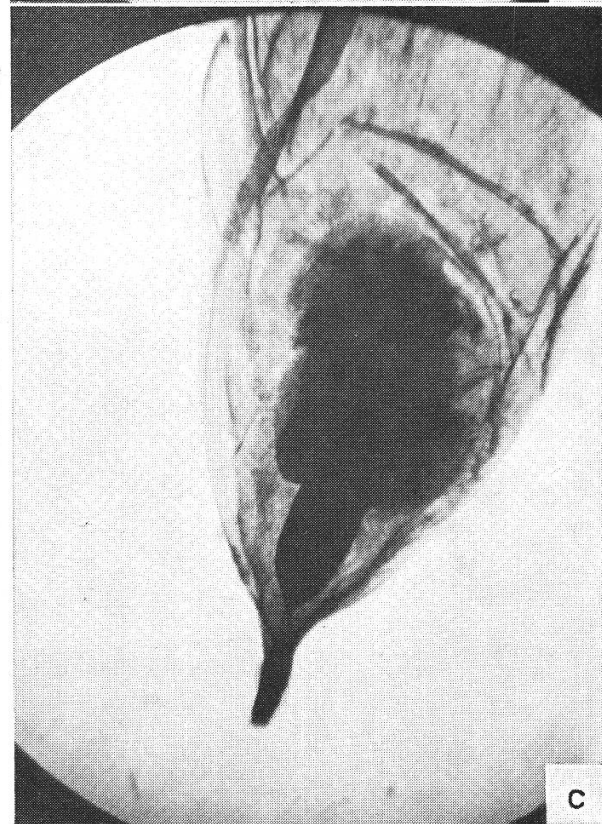
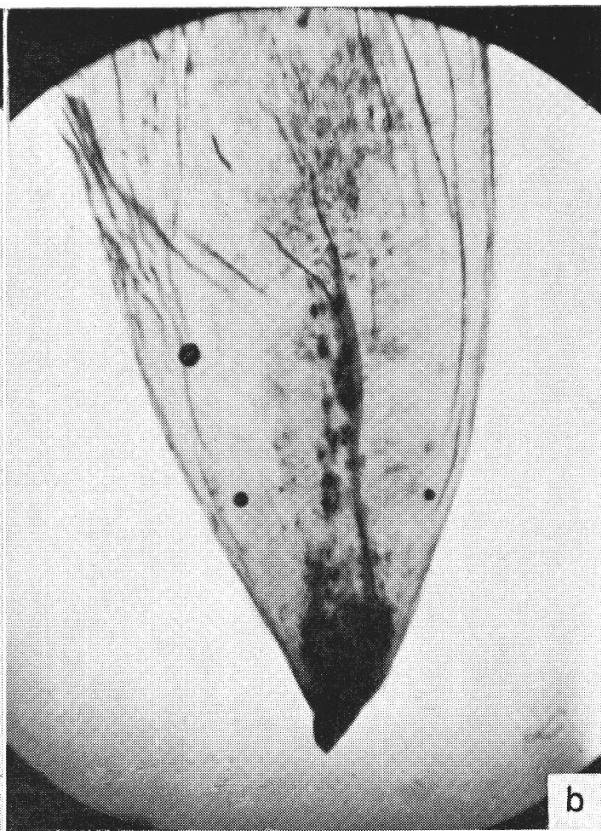
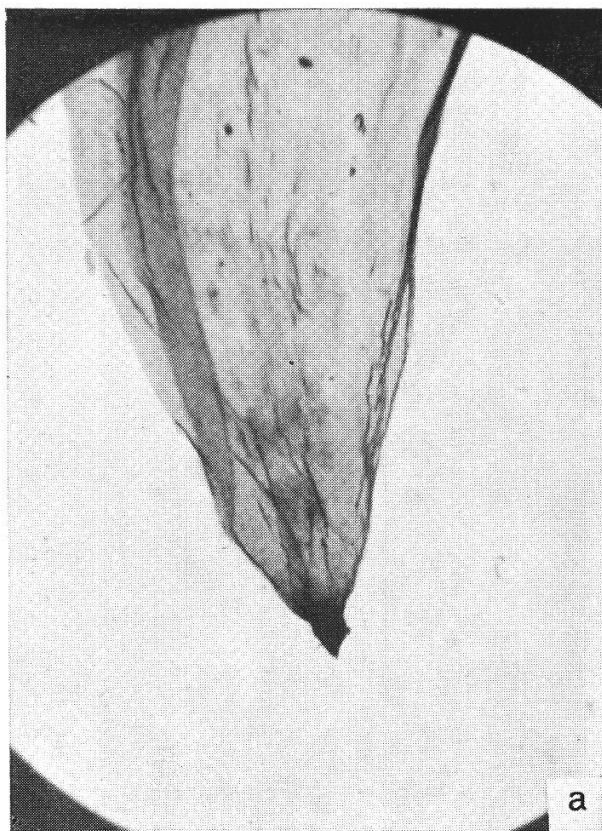


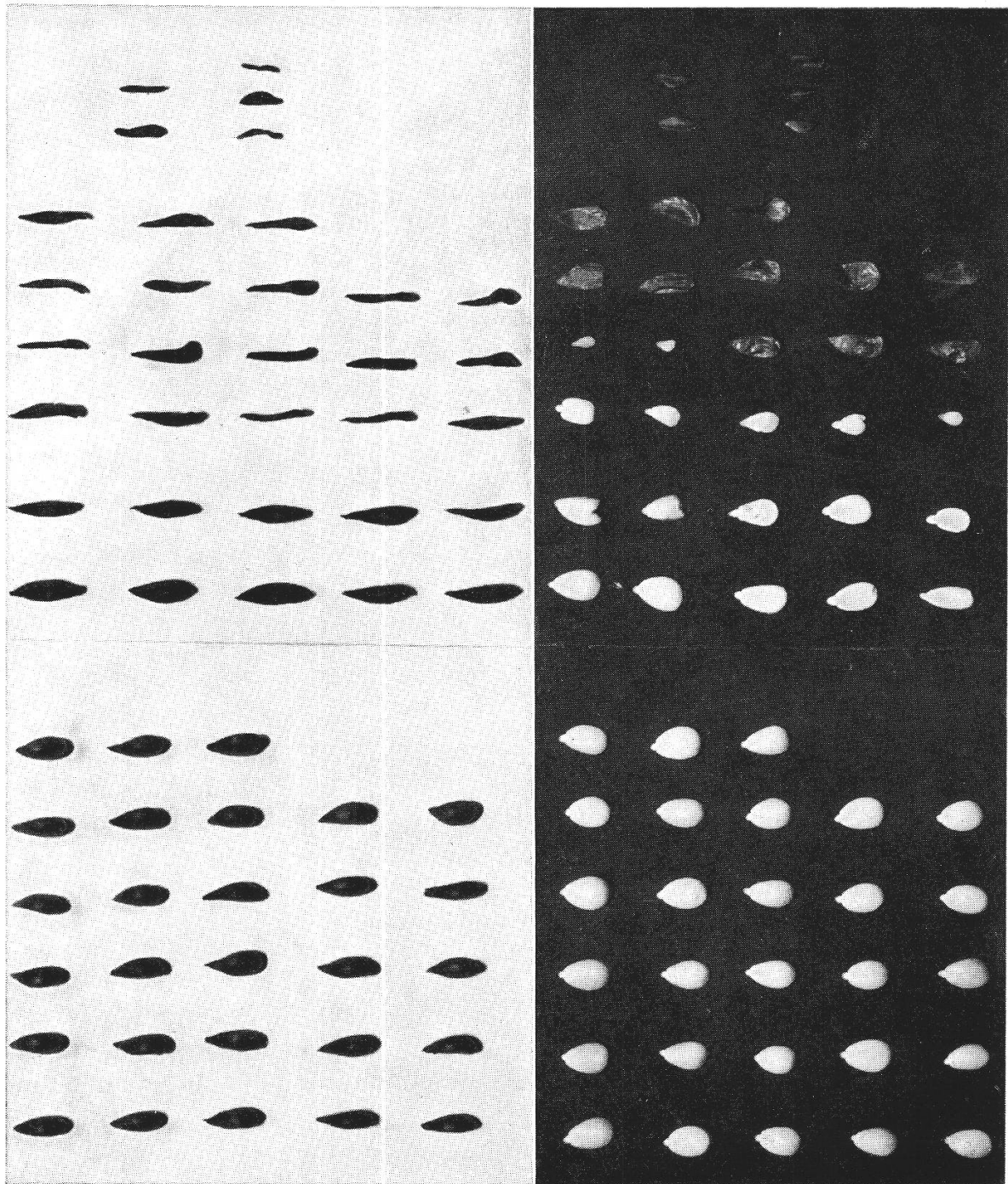














Leere Seite  
Blank page  
Page vide

### Literaturverzeichnis.

- Auchter, E. C., 1921: Apple pollen and pollination studies in Maryland. Amer. Soc. Hort. Sci. Proc. 18, 51—80.
- Booth, N. O., 1906: Some phase of pollination. Amer. Soc. Hort. Sci. Proc. 20—26, 4.
- Close, C. P., 1902: Pollination in apples. 14 Th. Ann. Rpt. Delaw. Agr. Expt. Sta.
- Crane, M. B., 1929: Polyploidy an sterility in cultivated fruits. Conference on polyploidie, John Innes Horticultural Institution. 38—41. Healdy Brothers.
- Crane, M. B. and Lawrence, W. J. C., 1929: Genetical and cytological aspects of incompatibility and sterility in cultivated fruits. J. of Pomol. a. Hort. Sci. 7. 276—301.
- 1930: Fertility and vigour of apples in relation to chromosome numbere. J. Genet. 22. Nr. 2.
- 1931: Sterility and incompatibility in diploid and polyploid fruits. J. Genet. 24, 97—107.
- Dahl, C. G. och Johansson, E., 1924: Redogörelse försök och iakttagelser pa fruktodlingens omrode vid Alnards trädgardar under aret 1923. Sveriges Pomolog. Förening Arsskr. 24, 50—57.
- Darlington, C. D., 1927: The behavior of polyploids. Nature 58.
- Darlington, C. D. and Moffet, A. A., 1930: Primary and secondary chromosome-balance in Pyrus. J. Genet. 22, 129—151.
- Elssmann, E. und v. Veh, R., 1931: Beiträge zur Frage nach den Befruchtungsverhältnissen der für Deutschland wirtschaftlich wertvollsten Kern-, Stein- und Beerenobstarten. I. Nachweis der Reduktionsteilung im weiblichen Archespor von Malus (bei der Sorte «Schöner von Boskoop»). Gartenbauwissenschaft 1931. 6. Heft 1. 54 pp.
- Ewert, R., 1906: Blütenbiologie und Tragbarkeit unserer Obstbäume. Landw. Jahrbücher 259—287.
- Florin, R., 1927: Pollen production and incompatibilities in apples and pears. Mem. Hort. Soc. New York 3. 87—118.
- Heilborn, Otto, 1928: Zytologische Studien über Pollensterilität von Apfelsorten. Svensk. Bot. Tidskrift 22, 185—199.
- Howlett, F. S., 1927: Apple pollination studies in Ohio. Ohio Sta. Bul. 404, 1—84.
- Kobel, F., 1924: Die Keimfähigkeit des Pollens einiger wichtiger Apfel- und Birnsorten und die Frage der gegenseitigen Befruchtungsfähigkeit dieser Sorten. Landw. Jahrb. d. Schw. 461—473.
- 1926 a: Die zytologischen Ursachen der partiellen Pollensterilität bei Apfel- und Birnsorten. Arch. d. Jul. Klaus-Stift. Zürich 2. 39—57.
- 1926 b: Ursachen und Folgen der teilweisen Pollensterilität verschiedener Apfel- und Birnsorten. Landw. Jahrb. d. Schweiz, 441—461.
- 1926 c: Untersuchungen über die Keimfähigkeit des Pollens unserer wichtigsten Stein- und Kernobstarten, mit einem Ueberblick über die Befruchtungsverhältnisse derselben. Landw. Jahrb. d. Schweiz, 550—589.
- 1926 d: Zytologische Abnormitäten bei Apfel- und Birnsorten und ihre Folgen. Verh. Schweiz. naturf. Ges. Freiburg, 2. Teil, 205—206.
- 1927: Zytologische Untersuchungen an Prumoideen und Pomoideen. Archiv d. Julius Klaus-Stiftung, Zürich 3, 1—84.
- 1930: Die verschiedenen Formen der Sterilität bei unseren Obstgewächsen. Vierteljahrsschrift, d. Naturf. Ges. Zürich 75, 56—160.
- 1931: Lehrbuch des Obstbaus auf physiologischer Grundlage. Berlin, Jul. Springer. 274 pp.



- Müller-Thurgau, H., 1903: Folgen der Bestäubung bei Obst- und Rebenblüten. 8. Bericht der Züch. Bot. Ges. 1901—1903.
- 1905: Die Befruchtungsverhältnisse bei den Obstbäumen. Landw. Jahrb. d. Schweiz.
- 1907: Weitere Untersuchungen über die Befruchtungsverhältnisse bei den Obstbäumen. Landw. Jahrb. d. Schweiz.
- Nebel, B., 1929: Zur Cytologie von Malus und Vitis. Gartenbauwissenschaft 1, 549—592.
- Osterwalder, A., 1910: Blütenbiologie, Embryologie und Entwicklung der Frucht unserer Kernobstbäume. Landw. Jahrbücher 39, 917—998.
- Rybin, V. A., 1927: On the number of chromosomes observed in the somatic and reduction division of the cultivated apple in connection with pollen sterility of its varieties. Bull. of Applied Botany and Plant Breeding 17, 101—120.
- Shoemaker, S. H., 1926: Pollen development in the apple with special reference to chromosome behaviour. Bot. Gazette, 81, 148—172.
- Steinegger, P., 1932: Zytologisch bedingte Ei- und Zygotensterilität bei triploiden Apfelsorten. (Vorl. Mitteilung.) Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. 41, 1. 119—122.
- Waite, M. B., 1894: The pollination of pear flower. U. S. Dept. Agric. Div. Veget. Pathol. Bul. 5.
- 1898: The pollination of pomaceous fruits. Yearbook of the Dept. of Agric.
- Ziegler, A. und Branscheidt, P., 1927: Pollenphysiologische Untersuchungen an Kern- und Steinobstsorten in Bayern und ihre Bedeutung für den Obstbau. Berlin, Parey, 104 S.
-