

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 56 (1946)  
  
**Artikel:** Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse von *Gagea fistulosa* (Ram.) und *Lloydia serotina* (Rchb.)  
**Autor:** Bianchi, Ricco  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-39768>

### **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:** 15.01.2026

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

# **Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse von *Gagea fistulosa* (Ram.) und *Lloydia serotina* (Rchb.)**

Von *Ricco Bianchi*.

(Aus dem Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich).

Eingegangen am 1. Oktober 1946.

## **Inhaltsübersicht.**

	Seite
I. Einleitung und Problemstellung . . . . .	523
II. Material und Methoden . . . . .	526
III. <i>Gagea fistulosa</i> . . . . .	528
1. Embryologische Untersuchungen . . . . .	528
a) Der Entwicklungsgang bis zum primären vierkernigen Embryosack . . . . .	528
b) Der sekundäre vierkernige Embryosack und die Weiterentwicklung zum reifen Embryosack . . . . .	535
c) Der reife Embryosack . . . . .	542
d) Schlußfolgerungen . . . . .	548
2. Die Fortpflanzung bei <i>Gagea fistulosa</i> . . . . .	548
a) Einleitung . . . . .	548
b) Samenanlagen und Bulbillen . . . . .	550
c) Der Pollen . . . . .	552
3. Pollenentwicklung und chromosomale Verhältnisse . . . . .	554
a) Die meiotischen Teilungen und die Entstehung des reifen Pollens . . . . .	554
b) Die Chromosomenzahl . . . . .	560
c) Diskussion und Schlußfolgerungen . . . . .	561
IV. <i>Lloydia serotina</i> . . . . .	563
1. Embryologische Untersuchungen . . . . .	563
a) Der Entwicklungsgang bis zum reifen Embryosack . . . . .	563
b) Übersicht zur Verbreitung des Fritillariatypus . . . . .	567
c) Der Befruchtungsvorgang . . . . .	568
d) Endosperm- und Embryobildung . . . . .	571
2. Cytologische Befunde an Wurzelspitzen . . . . .	579
V. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse . . . . .	580
A. <i>Gagea fistulosa</i> . . . . .	580
B. <i>Lloydia serotina</i> . . . . .	580
Literaturnachweis . . . . .	581

## **I. Einleitung und Problemstellung.**

Embryologische Untersuchungen an Vertretern der *Liliaceengattung* *Gagea* wurden verschiedentlich durchgeführt. So folgte auf die wohl klassisch zu nennenden Arbeiten von Hofmeister « Die Entstehung des Embryos der Phanerogamen » 1849 und « Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen » 1861 im Jahre 1912 eine Publikation von Němec: « Über die Befruchtung bei *Gagea* ». Seine



Untersuchungen beziehen sich auf den Fall einer dispermatischen Befruchtung bei *Gagea lutea*, und er diskutiert den Vorgang als eine Möglichkeit zur Erhöhung der Chromosomenzahl. Überdies gibt er aber auch eine recht eingehende Darstellung der normalen Befruchtungsvorgänge und spricht über dabei beobachtete Plasmaeinschlüsse innerhalb der verschmelzenden Kerne.

War es schon relativ früh bekannt, daß die Entwicklung von der angelegten bis zur reifen Eizelle, d. h. dem reifen Embryosack, bei den einzelnen Pflanzen auf sehr verschiedene Weise durchlaufen werden kann, so bedeutete die 1927 von Stenar veröffentlichte Arbeit « Über die Entwicklung des siebenkernigen Embryosackes bei *Gagea lutea* » einen Versuch, die Gattung *Gagea* einem der damals bekannten Embryosack-Entwicklungstypen zuzuweisen.

Im sog. Normaltypus, dem weitaus die meisten Pflanzen folgen, liefert eine Ur-Eizelle (Embryosackmutterzelle) in den zwei meiotischen Teilungen vier Makrosporen. Davon degenerieren drei. Aus der restlichen entwickelt sich der reife, befruchtungsfähige Embryosack, indem aus einem Kern im Laufe dreier Teilungsschritte acht Kerne gebildet werden (einsporiger achtkerniger Embryosack).

Nun wurde schon lange vor der Jahrhundertwende beobachtet, daß bei verschiedenen *Liliaceen* die Degeneration von drei Makrosporen ausfällt, also die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosacke wird (Treub und Mellink, 1880). Aus den vier Makrosporen resultiert dann in einer letzten Teilung der reife achtkernige Embryosack. Palm hat 1915 in seinen « Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen » dieses Verhalten für die *Liliaceen* als typisch erachtet und den Typus als *Liliumtypus* benannt, nachdem er schon früher unter diesem Namen bekanntgeworden war.

Um nun nochmals auf die Untersuchung von Stenar zurückzukommen, lautet seine Charakterisierung des *Gagea lutea*-Entwicklungsganges: « Eine merkwürdige Modifikation des *Liliumtypus*. » Seine « Modifikation » bestand in der Hauptsache darin, daß im reifen Embryosack von *Gagea lutea* statt acht Kerne nur deren sieben zur Ausbildung gelangen.

Seine Untersuchung und hauptsächlich die Interpretation der Präparate wurde in der Folge angefochten von Romanov (1936). Im Jahre 1938 und den folgenden war nämlich von Bambacioni und Mitarbeitern eine Abweichung dieses Typus nachgewiesen worden, die heute unter dem Namen Bambacioni-Phänomen bekannt ist (Bambacioni 1928, Bambacioni e Giombini 1930, Bambacioni-Mezzetti 1931). Es sei hier nur erwähnt, daß es sich um eine sehr eigenartige Kernverschmelzung im Embryosack handelt. Wir werden den Vorgang selbst später genau verfolgen. Romanov glaubt nun, daß

in der gesamten Gattung *Gagea* die genannte Abweichung vorhanden ist. Seine Untersuchungsobjekte waren die drei mittelasiatischen Arten *Gagea graminifolia* Vved., *Gagea ova* Stapf. und *Gagea tenera* Pasch.

In Gegensatz zu *Stenar* setzt sich auch *Westergård* (1936) mit seiner Untersuchung: «A Cytological Study of *Gagea spathacea*.» Er bestimmt die Chromosomenzahl von *Gagea spathacea* mit  $2n =$  zirka 102 und die von *Gagea minima* — anstatt der von *Stenar* mit  $n = 16$  angegebenen — mit  $n = 12$ . Er findet die Reduktionsteilung bei *Gagea spathacea* abnorm und sieht hierin auch den Grund für die lediglich vegetative Fortpflanzung dieser Art. Auf Grund seiner Chromosomenstudien schreibt er der Pflanze Bastardcharakter zu. Nach seinen Befunden entwickeln sich sowohl *Gagea lutea* wie auch *Gagea minima* über den Umweg des *Bambacioni*-Phänomens.

Nun haben aber schon ältere Untersuchungen ergeben, daß die Embryosack-Entwicklungstypen nicht in allen Fällen absolut konstant sind. Schon innerhalb einer Art treten gelegentlich Schwankungen auf. So entwickelt sich *Paris quadrifolia* nach *Ernst* (1902) sowohl nach dem *Scillatypus* wie auch nach dem *Normaltypus*. Bei *Gyrostachis gracilis* und *G. cernua* kann nach *Pace* (1914) sowohl der *Normaltypus* wie auch der *Scillatypus* oder gar der *Liliumtypus* vertreten sein. Es ließen sich für dieses Verhalten noch weitere Beispiele anführen. *Schnarf* nimmt 1927 in seiner «Embryologie der Angiospermen» an, «daß zum mindesten *Scilla*- und *Liliumtypus* in sehr naher Beziehung zum *Normaltypus* stehen». Er vermutet, «daß namentlich bei *Orchidaceen* ganz geringe Unterschiede in den Ernährungs- und Wachstumsverhältnissen es entscheiden, ob nach den meiotischen Teilungsschritten Wände zwischen den Makrosporen gebildet werden oder nicht». Es ist aber nach seiner Auffassung «gewiß nicht anzunehmen, daß die Variabilität des Entwicklungstypes innerhalb der Art auf die *Orchidaceen* beschränkt sei» (*Schnarf*, Seiten 248/249). Ob diese Auffassung während der letzten Jahre auf Grund von weiteren Untersuchungen bestätigt wurde, entzieht sich leider meiner Kenntnis; Angaben darüber konnte ich keine finden.

Im Hinblick auf die Stellung der Embryologie zur Systematik scheint mir aber gerade diese Frage einer genaueren Prüfung wert, und ich glaube, daß eine vergleichend embryologische Untersuchung von Alpenpflanzen und Tieflandpflanzen enger Verwandtschaftskreise dazu einen Beitrag liefern könnte. Ich habe es daher unternommen, zwei Pflanzen unserer Alpen auf diese Weise zu untersuchen. Vorgängig der vergleichenden Untersuchung war auch der Embryosack-Entwicklungstypus nachzuweisen, da keine der beiden Pflanzen bisher eine embryologische Bearbeitung erfahren hat.

Mein erstes Untersuchungsobjekt *Gagea fistulosa* (Ram.) ist unter den wenigen alpinen *Liliaceen* die einzige montan-alpine *Gagea*-art. Ihre



Blütezeit fällt infolge der Gebirgsverhältnisse auf die Monate Mai/Juni, was gegenüber den Tieflandarten eine Verzögerung von zwei bis drei Monaten bedeutet. Zweck meiner Untersuchungen war daher zunächst, Aufschluß zu geben darüber, ob sich das alpine Vorkommen in seiner Gesamtheit irgendwie auf das embryologische Geschehen, insbesondere auf die Anfangsstadien der Embryosackentwicklung auswirkt. Zwecks Feststellung eventueller Abweichungen vom gewöhnlichen Entwicklungsgang innerhalb der Art wurden die Untersuchungen auch streng nach Standorten getrennt durchgeführt.

Im Laufe meiner fortschreitenden Arbeiten stellten sich dann weitere Fragen, insbesondere zum Problem der Vermehrung, die jedoch hier nicht erörtert werden sollen, da sie eine ausführlichere Besprechung verlangen.

Das zweite Untersuchungsobjekt, *Lloydia serotina* (Rchb.) hat meines Wissens bis jetzt gar keine Bearbeitung erfahren. (Es ist überhaupt merkwürdig, wie wenige unserer Alpenpflanzen in dieser Hinsicht untersucht sind.) Schon bei Romanov (1936) findet sich aber der Hinweis auf diese Gattung, deren embryologische Untersuchung zu wünschen wäre, da sich möglicherweise auch hier die Erscheinung des Bamberci-Phänomens feststellen lasse. Nachdem im Laufe der Untersuchungen der Nachweis hierfür erbracht werden konnte, war das Hauptziel in der Bearbeitung von *Lloydia serotina* erreicht.

Die hergestellten Präparate erlaubten dann darüber hinaus noch eine Untersuchung der Endosperm- und Embryoentwicklung. Eine solche schien berechtigt, weil erstens relativ wenige Arbeiten dieser Art existieren und zweitens sich die Verhältnisse bei *Lloydia* als abweichend und in dieser Weise noch nirgends beschrieben erwiesen. Ich unternahm daher zum Schluß noch den Versuch, die Embryoentwicklung von *Lloydia* innerhalb eines der bei Schnarf angeführten Embryo-Entwicklungstypen einzugliedern.

In Ergänzung der embryologischen Arbeiten sollte eine Untersuchung der Chromosomenverhältnisse Aufschluß über die Chromosomenzahl beider Pflanzen geben.

## II. Material und Methoden.

Das embryologische Untersuchungsmaterial von *Gagea fistulosa* wurde gesammelt auf den Alpen in der Umgebung von Chur: Prader Alp 1600 m, Jochalp 2000 m, Calandaalp 1930 m, Großalp 1900 m, Alp Farur 1950 m, sodann an Standorten im Oberengadin: Muottas Muraigl 2440 m, Alp Margun (Val Saluver) 2500 m. Die Fruchtknoten wurden zum größten Teil fixiert in Alkohol-Essigsäure 3:1.

Zum Studium der Pollenentwicklung sind Stadien junger Blütenknospen notwendig. Um für diese Untersuchungen genügend Material

zu erhalten, habe ich im Laufe der Sommer 1944 und 1945 eine größere Anzahl Pflanzen von den angegebenen Standorten im Versuchsgarten des hiesigen Institutes eingetopft. Trotzdem dabei Erde der Standorte verwendet wurde, hielten sich die Pflanzen nicht gut. So wurden im Frühling 1945 überhaupt keine und im Frühling 1946 nur sehr wenige Blüten angelegt. Auch die Blütenanlage von in Chur eingetopften Pflanzen war nicht befriedigend. Um auf alle Fälle genügend Untersuchungsmaterial zu besitzen, habe ich daher im Spätherbst 1945 und zu Beginn des Winters 1945/46 auf zirka 1900 m Höhe nochmals Zwiebeln ausgegraben, die bereits junge Triebe angelegt hatten. Diese wurden zum Teil bei  $-10^{\circ}\text{C}$  aus etwa 10 cm Tiefe dem schneebedeckten und gefrorenen Boden entnommen. Da infolge der ausgeprägten vegetativen Vermehrung von *Gagea fistulosa* nur rund die Hälfte der austreibenden Zwiebeln Blüten ausbildet, waren zur Sicherstellung eines genügenden Untersuchungsmaterials verschiedene « winterliche Ausgrabungen » notwendig. Im Kulturraum des Institutes entwickelten sich diese Pflanzen dann in befriedigender Weise weiter, so daß ich von Mitte Januar an junge Blütenknospen fixieren konnte. Praktisch ist es von Vorteil, daß nacheinander meist mindestens drei Blüten angelegt werden. Man erhält so eine fortlaufende Reihe von Entwicklungsstadien verschiedenen Alters. Die meiotischen Teilungen scheinen normalerweise dann abzufließen, wenn die jungen Blütenanlagen etwa zur Hälfte aus der Zwiebel herausgewachsen sind. Als Fixierungsmittel kamen neben Alkohol-Essigsäure auch die Gemische nach La Cour und Flemming zur Anwendung.

Für die cytologischen Untersuchungen brauchbare Wurzelspitzen lieferten nur Pflanzen, die noch vor der Anthese standen oder diesem Altersstadium entsprachen (Fixierungsmittel wie oben).

*Lloydia serotina* wächst in der Umgebung von Chur einzig in der Gipfelregion des Parpaner Schwarzhorns auf 2690 m. Sie ist ausgesprochen kalkfeindlich, findet sich dagegen recht massenhaft auf dem sauren Radiolarit des genannten Gebietes. Das Untersuchungsmaterial stammt denn auch zum größten Teil von diesem Standort. Der kleinere Teil wurde fixiert am Albulapaß in etwa 2600 m Höhe, sodann in der Umgebung der Bovalhütte 2500 m, auf der Isla persa 2700 m und am Schafberg bei Pontresina 2500 m. *Lloydia serotina* stellt für unser Gebiet die am ausgesprochensten alpine *Liliaceen*art vor. Ich habe sie auf meinen Exkursionen nirgends unterhalb 2000 m Höhe angetroffen.

Die Fruchtknoten zur embryologischen Untersuchung wurden ausschließlich mit Alkohol-Essigsäure fixiert, Wurzelspitzen zur cytologischen Untersuchung dagegen auch mit den schon angeführten chrom- und osmiumsäurehaltigen Gemischen. Sämtliches Wurzelspitzenmaterial war leicht aus keimenden Samen zu erhalten. Die Keimung erfolgte aber bei der Mehrzahl der Samen erst nach zirka dreimonatiger Samenruhe.



Bei beiden Pflanzen führte die Nucleal-Quetschmethode nach Feulgen (Fuchsin-schwefl. Säure) bei der Herstellung cytologischer Präparate aus Wurzelspitzen zu guten Resultaten. Fruchtknoten und Blütenknospen wurden in üblicher Weise in Paraffin eingebettet und in Querschnitten von 15—30  $\mu$  geschnitten. Als Gesamtfärbung der Präparate eignete sich die Doppelfärbung Hämatoxylin-Eosin nach Delafield sehr gut. Für karyologische Details gestattete die Färbung mit Kristallviolett eine besonders schöne Differenzierung. Zur Untersuchung reifer Pollenkörner von *Gagea* ließ sich gut die Karmin-Essigsäure-Methode anwenden.

Die vorliegende Arbeit wurde am Institut für allgemeine Botanik unter Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Ernst im Sommer 1943 begonnen. Auf Antrag von Herrn Prof. Ernst erhielt ich einen Beitrag aus dem Eugen-Baumann-Fonds, mit dem ich meine Exkursionsauslagen zu einem guten Teil decken konnte. Ich möchte Herrn Prof. Ernst an dieser Stelle dafür meinen besten Dank aussprechen. Im weiteren bin ich ihm zu großem Dank verpflichtet für die Überlassung der Hilfsmittel des Institutes und insbesondere für das Benutzungsrecht seiner Privatbibliothek. Nach dem Rücktritte von Herrn Prof. Ernst als Ordinarius des Institutes hat Herr Prof. Dr. H. Wanner in freundlicher Weise die Leitung meiner Arbeit übernommen, und unter ihm wurde diese im Frühling 1946 abgeschlossen. Es ist mir eine angenehme Pflicht, auch Herrn Prof. Wanner für seine Arbeit und für das Interesse, das er meinen Untersuchungen stets entgegengebracht hat, herzlich zu danken. Endlich war mir Herr K. Frank, der technische Assistent des Institutes in zahlreichen Fragen ein nimmermüder Helfer. Auch ihm gebührt an dieser Stelle mein herzlichster Dank.

### III. *Gagea fistulosa* (Ram.).

#### 1. Embryologische Untersuchungen.

##### a) Der Entwicklungsgang bis zum primären vierkernigen Embryosack.

Der Fruchtknoten von *Gagea fistulosa* ist normalerweise dreifächerig. Es kommen aber relativ häufig zweifächerige und seltener vierfächerige Fruchtknoten vor. Die Samenanlagen sind zweireihig im einzelnen Fruchtknotenfach angeordnet. Die erste Entwicklung der Samenknospe an der Plazenta, die Differenzierung der Archespormutterzelle und Ausbildung der Embryosackmutterzelle vollziehen sich in normaler Weise.

Die Samenknospe erscheint als Wulstbildung an der Plazenta und wächst zunächst gerade nach außen, um sich dann im Funiculus um 180° zu drehen. Sie wird auf diese Art rasch und früh typisch anatrop. Stenar (1927) beschreibt die Samenanlage von *Gagea lutea* als

bitegmisch und tenuinuzellat, d. h. also mit jederseits 2 ausgebildeten Integumenten und dünnwandigem Nuzellus. Das trifft auch für *Gagea fistulosa* zu. Die äußern Integumente erreichen in der Regel ungefähr die Länge der innern. Eine Verwachsung vor dem Nuzellus wie bei diesen ist aber meist nicht zu beobachten. Die Mikropyle — sie ist zwar eben infolge der Verwachsung der innern Integumente nicht typisch vorhanden — wird also nur von der innern Hülle gebildet. Eine Übersicht der Verhältnisse gibt Abbildung 1.

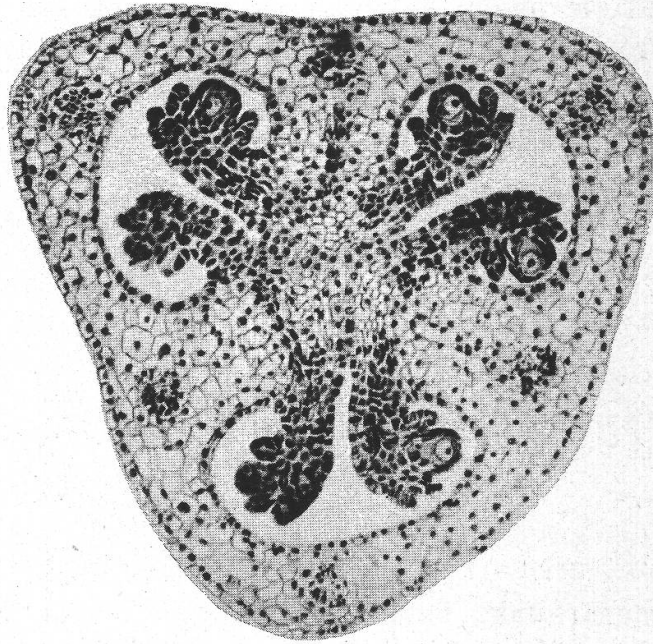


Abbildung 1.

Querschnitt durch Fruchtknoten von *Gagea fistulosa* mit gut ausgebildeten Samenanlagen und Embryosackmutterzellen. Mikrophoto, Vergrößerung 60fach.

Die Archespormutterzelle entsteht subepidermal (Abbildung 2). Deckzellen neben der Archespormutterzelle wurden nie gefunden. Auch im vorliegenden Falle wird die Archespormutterzelle als solche früh differenziert, wie dies Romanov (1936) für *Gagea ova* angibt. Dann scheint eine längere Ruhepause einzutreten, in der hauptsächlich die Integumentbildung einsetzt. Nach Abschluß dieser Entwicklungsphase bezeichnen wir die Archespormutterzelle als Embryosackmutterzelle. In meinem Untersuchungsmaterial hatten sämtliche über dem Boden befindlichen Blütenknospen in ihren Samenanlagen bereits das Stadium der Embryosackmutterzelle erreicht. Die Differenzierung der Archespormutterzelle aus dem sporogenen Gewebe erfolgt bei *Gagea fistulosa* kurze Zeit nach den meiotischen Teilungen der Pollenmutterzellen.

Die gut ausgebildete Embryosackmutterzelle fällt in Längsschnitten durch normale Samenanlagen sofort auf durch ihre Größe. Ihr Kern ist rund bis leicht eiförmig, besitzt einen großen Nucleolus und übertrifft an Volumen die ihn umgebenden Kerne des Nuzellusgewebes um ein Vielfaches (Abbildung 1).



Ich möchte nun die typischen Stadien der meiotischen Prophase kurz beschreiben und beginne mit dem ersten, dem Leptotänstadium. In diesem Stadium werden die Chromosomen der Embryosackmutterzelle zum erstenmal als lange, extrem entspiralisierte und daher dünne Fäden im Kern sichtbar. Oft sind auch Chromomeren als kleine Knötchen deutlich festzustellen. Normalerweise finden sich die Leptotänchromosomen ungefähr gleichmäßig im Kern verteilt vor. Die Fixierung der zu dieser Zeit sehr empfindlichen Kerne hat aber oft eine Zusammenballung und Verklumpung der dünnen Fäden zur Folge, und sie legen sich dann als Knäuel, aus dem oft noch dünne Fäden herausragen, irgendwo an die Kernwand an. Dieses heute als Fixie-

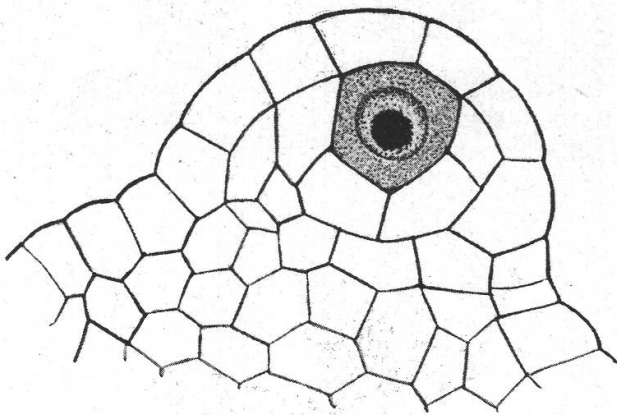


Abbildung 2.  
Längsschnitt durch junge  
Samenanlage mit Archespormutterzelle in Synapsis.  
Vergrößerung 540fach.

rungsartefakt bewertete Stadium ist in meinen Präparaten oft anzutreffen. Es wurde früher als natürliches Stadium angesehen und mit der Bezeichnung Synapsisstadium belegt. In Abbildung 2 zeigt schon die dort dargestellte Archespormutterzelle eine derartige Synapsis. Ein Nucleolus ist nicht mehr zu sehen; wahrscheinlich befindet er sich in der Mitte des Chromosomenknäuels.

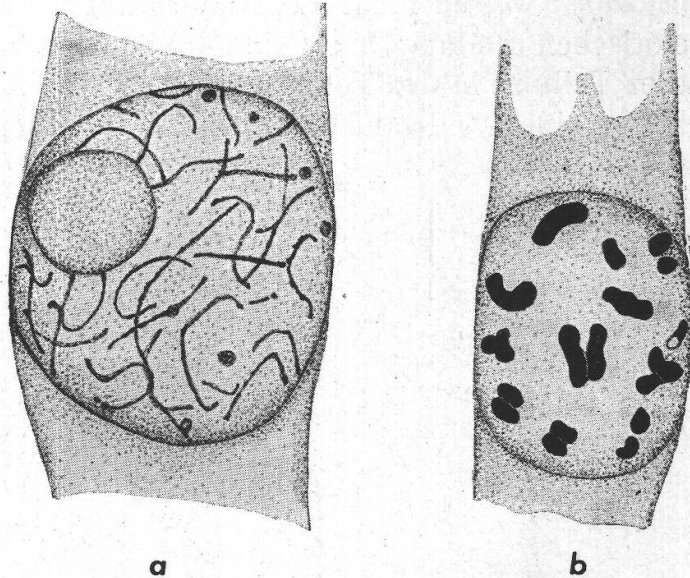
Das zweite meiotische Prophasestadium, das Zygotän, ist das der Chromosomenpaarung. Die jeweils homologen Chromosomen einer Garnitur legen sich aneinander und sind bald nur noch als ein Faden zu erkennen. In meinen Präparaten sind auch in diesen Stadien noch mehr oder weniger deutliche Chromomeren zu sehen (Abbildung 3 a). Der Nucleolus erscheint sehr groß und in der Färbung mit Kristallviolett von einem tiefdunklen, starken Blau.

In der Folge macht sich eine weitgehende Stauchung der Chromosomen geltend, zurückgehend auf die nun einsetzende Spiralisierung der Chromonemata und die Anreicherung von Matrixsubstanz: Pachytänstadium. In dem etwas späteren Diplotän sind die Gemini wieder mehr oder weniger deutlich als Bivalente zu erkennen, indem die beiden Paarlinge oft wieder etwas auseinander weichen. Bei *Gagea fistulosa* sind sie zum Teil sogar ganz getrennt (Abbildung 3b). Im Ideal-

falle sollte dieses Stadium eigentlich den Tetradenbau der Gemini zeigen, da jeder Geminus bereits den Prophase-Längsspalt für die zweite meiotische Teilung besitzt. Ich habe das in meinen Präparaten nie feststellen können.

Abbildung 3.

- a* Embryosackmutterzelle  
im Zygotänstadium.  
Vergrößerung 1575fach.  
*b* Embryosackmutterzelle  
im Diplotän/Diakinese-  
Stadium.  
Vergrößerung 2100fach.



Das Diakinesestadium als letztes der meiotischen Prophase zeigt die Chromosomen maximal verkürzt und peripher an der Kernwand angeordnet. Mit der Auflösung des Nucleolus und der Kernmembran, und mit der Einstellung der Bivalenten in die Äquatorialebene

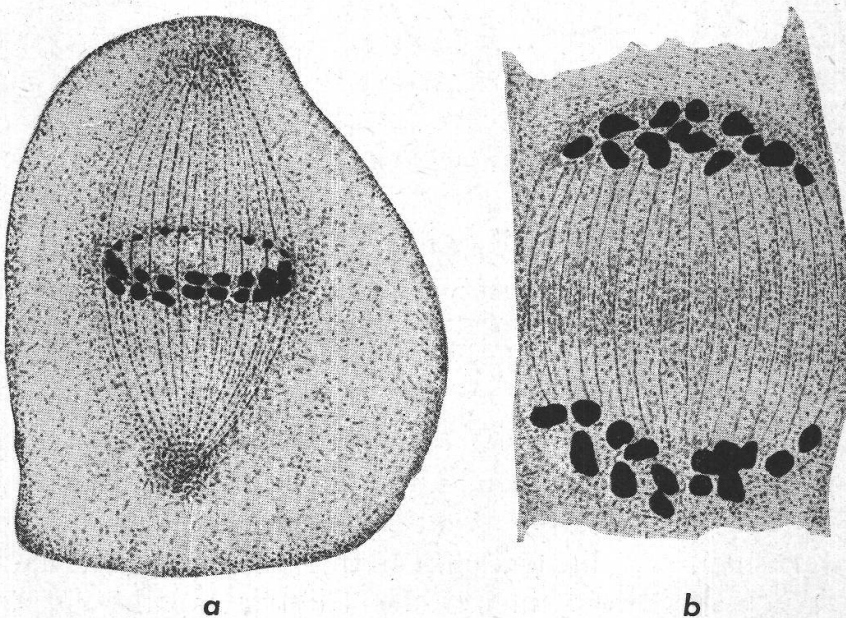


Abbildung 4.

- a* Embryosackmutterzelle in der Metaphase der ersten meiotischen Teilung. *b* Embryosackmutterzelle in der Anaphase der ersten Meioseteilung. Vergrößerung 2100fach.



wird die Metaphase eingeleitet (Abbildung 4 a). Abbildungen 3 b und 4 a sprechen dafür, daß sich hier die Trennung der Gemini schon vor der Metaphase vollzog.

Metaphase- und Anaphasestadien in den Präparaten von *Gagea* weisen nicht auf Abnormitäten im Teilungsablauf der ersten meiotischen Teilung hin (Abbildungen 4 a und 4 b). Es resultiert aus dieser Teilung in der Telophase ein zweikerniger Embryosack. Zur Ausbildung einer Zellwand zwischen den beiden Kernen kommt es dabei

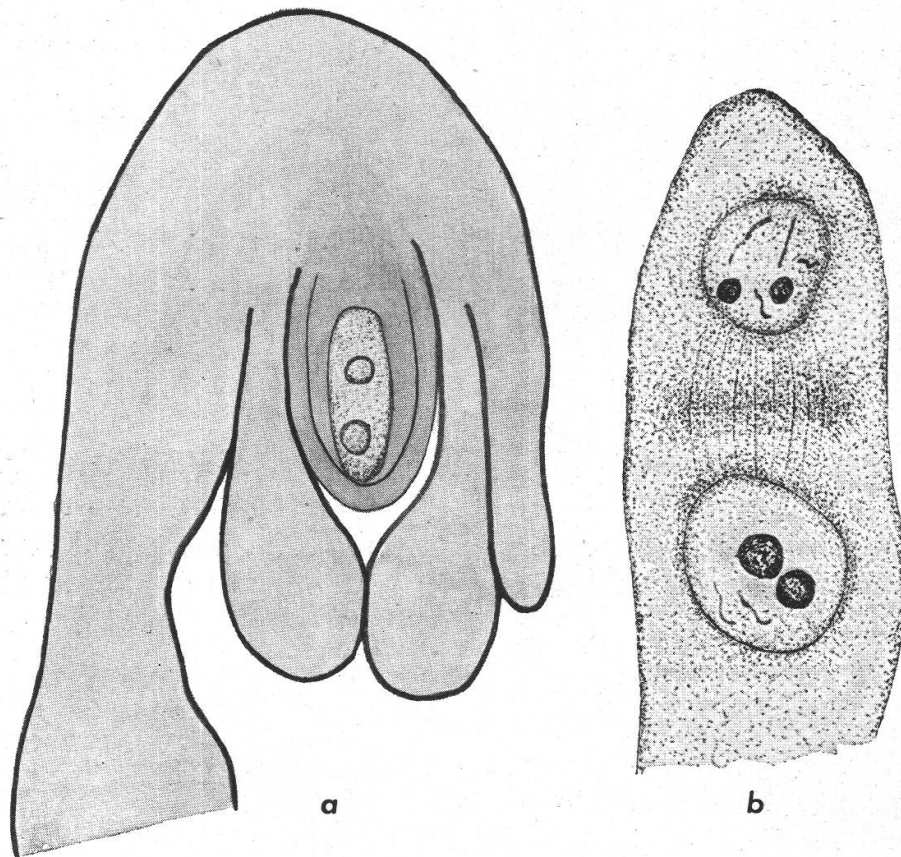


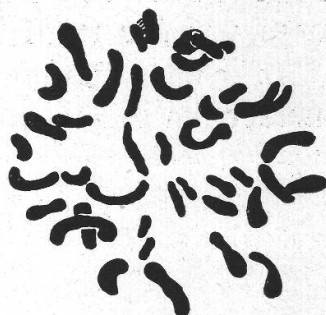
Abbildung 5.

*a* Vollständige anatrophe Samenanlage mit zweikernigem Embryosack, leicht schematisiert. Vergrößerung 150fach. *b* Zweikerniger Embryosack mit Phragmoplastenanlage. Vergrößerung 775fach.

nicht. Die beiden Tochterkerne machen, bevor sie sich zur zweiten meiotischen Teilung anschicken, ein kurzes Ruhestadium durch (Abbildung 5). Dieses Verhalten steht im Gegensatz zu der Meiose der Pollenmutterzellen, wo die beiden Teilungen unmittelbar nacheinander ablaufen. Auch die zweite meiotische Teilung scheint normal zu verlaufen. Eine Metaphase-Chromosomenplatte aus einer solchen Teilung ließ sich soweit analysieren, daß mit Sicherheit gesagt werden kann, daß die  $n$ -Chromosomenzahl der Platte mindestens 39, auf keinen Fall aber mehr als 48 beträgt. Dieser Befund paßt nun nicht gut in das Schema

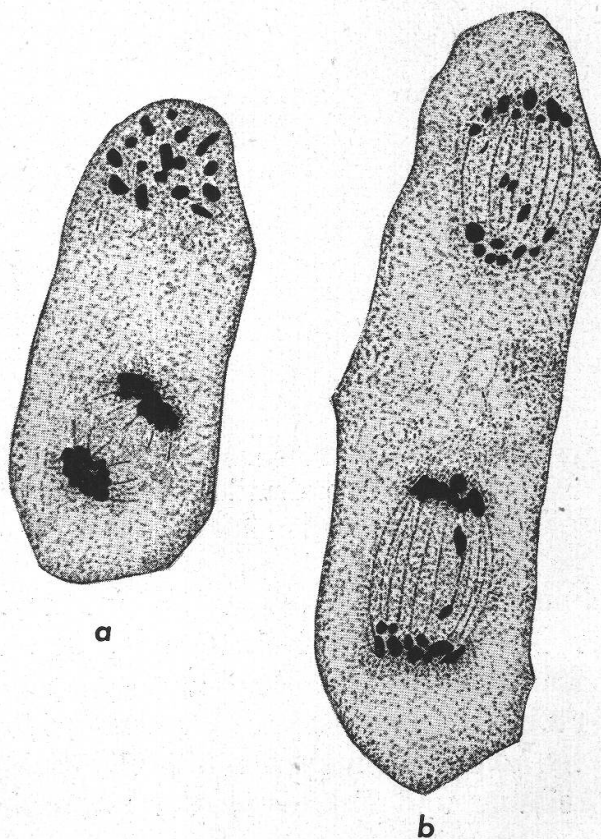
der *Liliaceen*, da bekanntlich die Chromosomengrundzahl in dieser Familie 12 beträgt. Auf eine Diskussion des Resultates sei aber hier verzichtet, wir werden später darauf zurückkommen. Die erwähnte Platte wurde in Abbildung 6 dargestellt.

Abbildung 6.  
Metaphaseplatte der zweiten meiotischen Teilung  
der Embryosackmutterzelle mit  $n =$  mindestens 39  
Chromosomen. Vergrößerung 2100fach.



Nach der Durchführung der beiden Teilungen ist das Stadium des primären vierkernigen Embryosackes erreicht. Bei keiner der Kernteilungen werden Zellwände gebildet, und *Gagea fistulosa* stellt sich damit in die Reihe der übrigen *Liliaceen*. Zwar lassen einzelne

Abbildung 7.  
*a* Metaphase und Anaphase der  
zweiten meiotischen Teilung im  
Embryosack. *b* Anaphasen der  
zweiten meiotischen Teilung im  
Embryosack. Vergrößerung  
900fach.



Bilder in späten Anaphasen auf Phragmoplastenanlagen schließen. Solche werden aber, wenn angelegt, wieder zurückgebildet, sodaß aus den zwei Teilungen ein Embryosack mit vier freien, haploiden Kernen (Makrosporen) entsteht. Es wurde eingangs erwähnt, daß der *Lylium* typus



charakterisiert ist dadurch, daß sämtliche vier Makrosporen sich weiter entwickeln zum reifen achtkernigen Embryosack. Darauf gestützt ist daher der *Liliaceen*-Embryosack als viersporig und achtkernig zu bezeichnen, im Gegensatz zum einsporig-achtkernigen des Normaltypus, der nach der Degeneration von drei Makrosporen von der restlichen Makrospore seinen Ausgang nimmt.

In meinen Präparaten liegen die vier Kerne zunächst linear hintereinander, im schlauchförmigen Embryosack gleichmäßig verteilt (Abbildung 8 a). Sehr bald aber macht sich eine Umlagerung der Kerne geltend,

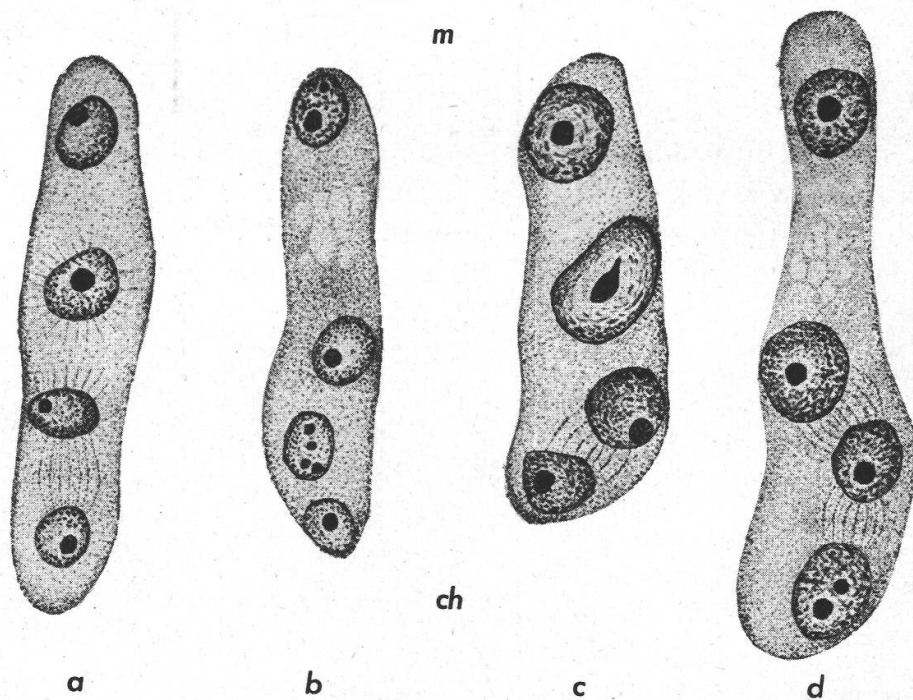


Abbildung 8.

Stadien des primären vierkernigen Embryosackes. *a* Lineare Anordnung der Kerne, deutliche achromatische Fasern. *b*, *c*, *d* 1 + 3-Stellung der Kerne. *m* = mikropylar, *ch* = chalazal. Vergrößerung 540fach.

und man findet dann mikropylar im Embryosack einen, chalazal dagegen eine Gruppe von drei einander stark genäherten Kernen (Abbildung 8). Es ist dies das typische 1 + 3-Stadium des primären vierkernigen Embryosackes. Simoni (1937) macht bei *Tulipa Gesneriana* die entsprechende Beobachtung, und er gibt folgende Beschreibung und Erklärung der genannten Kernumlagerung:

« Con lo scomparire delle fibrille cinoplasmatiche e dei fragmoplasti dei vacuoli compaiono per la prima volta nel sacco. Essi si formano dapprincipio irregolarmente sparsi in tutto il sacco embrionale (tav. 3, figura 7). Interessante è a questo punto il fatto, che mentre i vacuoli che si erano formati nella parte inferiore del sacco, non mostrano nessun

aumento di volume, quelli della parte superiore s'ingrossano sempre più, confluendo in un unico vacuolo, che lascia un solo nucleo al micropilo e spinge gli altri nella parte calazale del sacco. »

Das heißt also, daß er hier die Vacuolenbildung für die Wanderung der Kerne verantwortlich macht. In meinen Präparaten sind nun niemals derartige Vacuolen zu sehen. Es ist somit durchaus unklar, auf welche Weise die Kernverlagerung durchgeführt wird. Tatsache ist, daß sie immer und mit großer Regelmäßigkeit erfolgt. Die Kerne scheinen dann auch einige Zeit in dieser Lage zu ruhen, denn in Längsschnitten durch Samenanlagen mittlerer Größe ist dieses 1 + 3-Stadium sehr oft zu beobachten.

b) Der sekundäre vierkernige Embryosack und die Weiterentwicklung zum reifen Embryosack.

Während der mikropylare Kern des 1 + 3-Stadiums sich zu einer normalen Teilung anschickt, nehmen am Chalazaende des Embryosackes

m



Abbildung 9.

Primärer vierkerniger Embryosack, in 1+3-Stellung. Chalazale Kerne einander stark genähert, Kernmembranen z. T. in Auflösung. Mikrophoto. Vergrößerung 610fach.

ch

auch bei *Gagea fistulosa* die heute unter dem Namen *Bambacioni-Phänomen* bekannten Kernvorgänge ihren Anfang. Die drei haploiden Kerne der Chalaza zeigen nach Abschluß der Interphase sehr schöne Prophase-Chromosomen, und ihre Membranen sind in Auflösung. Dabei nähern sich die drei Kerne einander noch stärker, und in der nun folgen-



den Metaphase ordnen sich sämtliche Chromosomen in einer einzigen Äquatorialplatte (Fusionsplatte) an (Abbildungen 9, 10). Diese, gebildet aus drei haploiden Chromosomengarnituren, ist triploid, wogegen sich am mikropylaren Pol natürlich nur eine einzige haploide Chromosomengarnitur vorfindet.

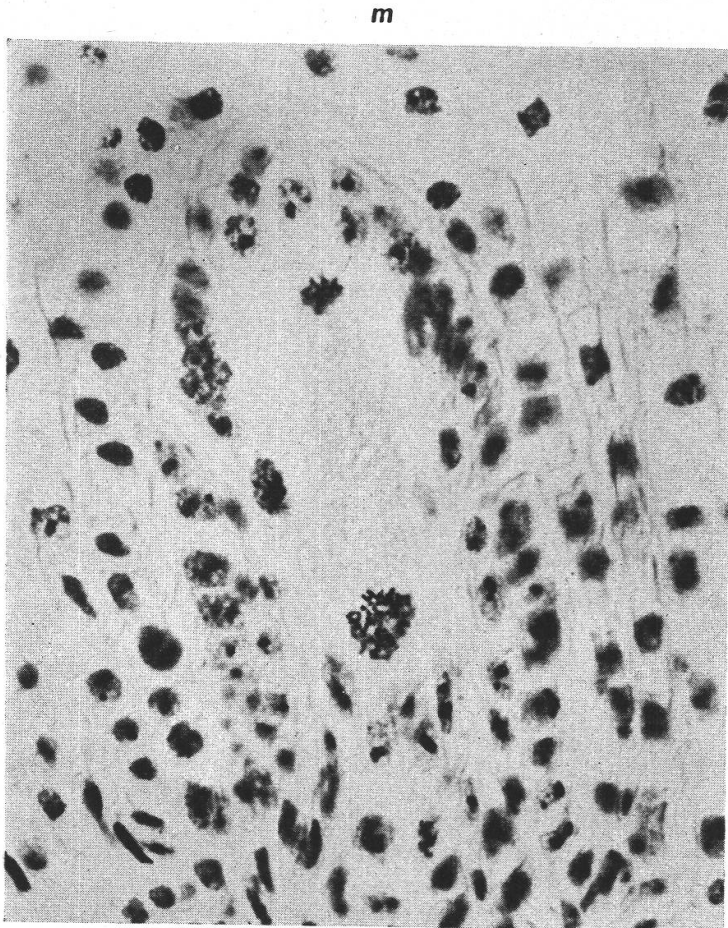


Abbildung 10.  
«Verschmelzungsstadium»  
im primären vierkernigen  
Embryosack. Mikropylar  
der haploide, chalazal der  
triploide Chromosomen-  
knäuel. Mikrophoto,  
Vergrößerung 610fach.

ch

Bambacioni (1927) stellt den Vorgang für *Fritillaria persica* so dar, daß zunächst jeder der drei Fusionskerne für sich allein eine Spindel anlegt. Erst in einem etwas späteren Stadium erfolgt nach ihren Abbildungen die Vereinigung zur Fusionsspindel, nachdem zuerst noch deutlich drei Gruppen von Chromosomen, entsprechend den drei Kernen, unterschieden werden können. Ich habe solche Stadien bei *Gagea fistulosa* nie beobachten können. Das mag ein Zufall sein. Vielleicht läuft bei *Gagea fistulosa* der eigentliche Fusionsvorgang auch etwas schneller ab.

Die Analyse von Fusionsplatten in meinen Präparaten gestaltete sich infolge der hohen Chromosomenzahl schwierig. Immerhin ergab die Untersuchung einer solchen Platte eine Chromosomenzahl von zirka 90. Diese Zahl würde sich noch beträchtlich erhöhen, wenn man, was mir sehr wahrscheinlich scheint, die verschiedenen sehr großen Chromosomen

als mehrwertige, aus einigen Einzelchromosomen « verklebte » Individuen auffaßt (Abbildung 11 a). Die Analyse einer haploiden mikropylaren Platte ergab zirka 37 Chromosomen (Abbildung 11 b). Was in allen derartigen Platten auffällt, ist die sehr unterschiedliche Größe und Form der Chromosomen. Eine sichere Bestimmung der Chromosomenzahl war in diesen embryologischen Präparaten nicht möglich. Wir werden daher an anderer Stelle nochmals auf diese Frage zurückkommen müssen.

In der Telophase der Mitose liefert nun die triploide Fusionsspindel nur zwei Kerne, und da der gleichzeitig sich teilende mikropylare Kern



Abbildung 11.  
a Chalazale 3n-Fusionsplatte mit ca. 90 Chromosomen. b Mikropylare 1n-Fusionsplatte mit ca. 37 Chromosomen.  
Vergrößerung 2100fach.

ebenfalls zwei Kerne liefert, entsteht nach dem dritten Teilungsschritt erneut ein vierkerniger Embryosack. Das ist nun der sog. sekundäre vierkernige Embryosack. Er unterscheidet sich vom primären schon rein äußerlich typisch in bezug auf Form und Lage der Kerne (Abbildung 12). Die zwei mikropylaren Kerne sehen einander meist recht ähnlich, während man am chalazalen Pol in der Regel einen kleinen untern von einem größeren oberen unschwer unterscheiden kann. Innerhalb des Untersuchungsmaterials sind aber die Kerne in Form und Größe sehr variabel, an der Chalaza oft eckig und kleiner als an der Mikropyle. Nach Bambacionis Untersuchungen an *Fritillaria* sind beide chalazalen Kerne triploid. Das heißt also, daß sich die Chromosomen der Fusionsgarnitur normal längs teilen und an den zwei Spindelpolen anordnen. Somit besteht der primäre vierkernige Embryosack aus vier haploiden Kernen, der sekundäre dagegen aus zwei haploiden mikropylaren und zwei triploiden chalazalen Kernen.

Dieser Befund deckt sich nicht mit den von Simoni (1937) bei *Tulipa* beobachteten Verhältnissen. Er weist nämlich an einem Präparat eindeutig nach, daß seine 3n-Fusionsplatte mit 36 Chromosomen einen



untern haploiden Kern mit 12 Chromosomen und einen obern diploiden mit 24 Chromosomen liefert. In der letzten Teilung entstehen aus dem haploiden in normaler Weise wieder zwei haploide Kerne. Der diploide dagegen, in Abweichung von der normalen Mitose, macht eine Art Meiose durch und liefert ebenfalls zwei haploide Kerne, so daß also der reife Embryosack aus nur haploiden Kernen besteht. Simoni betont nun allerdings ausdrücklich, daß er nicht feststellen konnte, ob dieses Verhalten Regel oder Ausnahme vorstelle, da ihm für diese Beobachtung nur ein Präparat zur Verfügung stand.

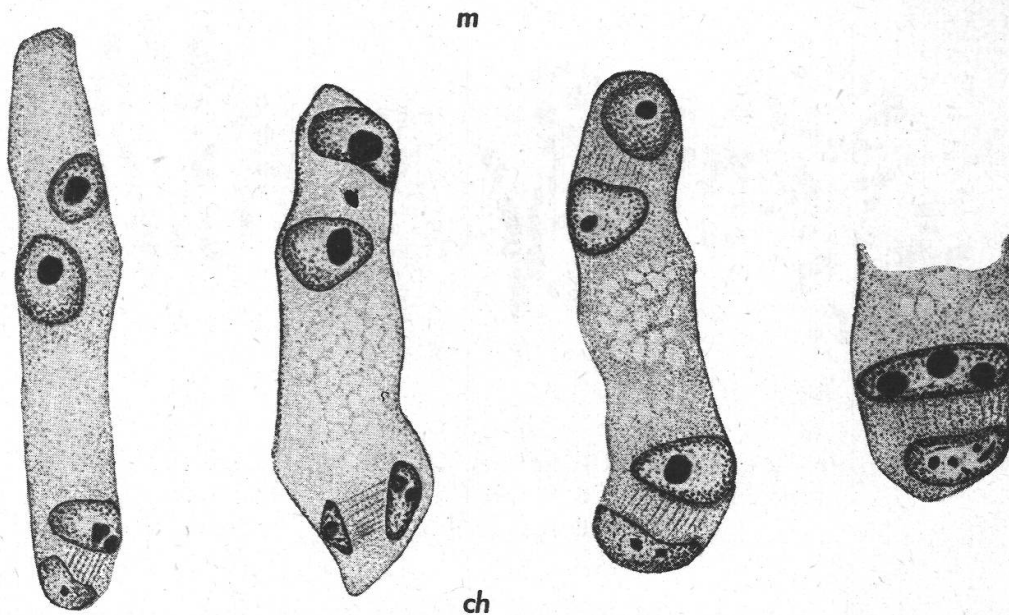


Abbildung 12.

Sekundäre vierkernige Embryosäcke. Die beiden mikropylaren Kerne sind haploid, die beiden chalazalen triploid. Letztere besitzen maximal 3 Nucleolen und sind in Form und Größe sehr variabel. Vergrößerung 540fach.

Meine Präparate sprechen für den Befund *Bambacionis* (Abbildung 13). Auch Romanov (1936) schließt sich mit weiteren Untersuchern, ohne eine andere Möglichkeit der Teilung zu erwähnen, *Bambacionian*. So darf man heute wohl annehmen, daß das von Simoni beobachtete Verhalten einem Ausnahmefall und die Befunde von *Bambacioni* dem gewöhnlichen Teilungsablauf entsprechen.

Bedeutsam ist die Erscheinung aber hauptsächlich deshalb, weil je nach dem einen oder andern Entwicklungsgang verschiedenes Endosperm entsteht. Im Falle Simonis vereinigen sich zwei haploide Polkerne zunächst zu einem diploiden, und aus der Befruchtung mit einem haploiden Spermakern resultiert triploides Endosperm. Nach *Bambacioni* aber wird durch die Pollenkernverschmelzung eines  $3n$ -Kernes mit einem  $1n$ -Kern ein tetraploider Polkern gebildet, und die

Befruchtung mit einem 1n-Spermakern führt dann zu pentaploidem Endosperm.

Interessant ist, daß Romanov Kernbeschreibungen seiner mittelasiatischen *Gagea*-arten gibt, die sich mit den Beobachtungen an unserer alpinen Spezies vollständig decken. So, daß die Kerne in Form und

m

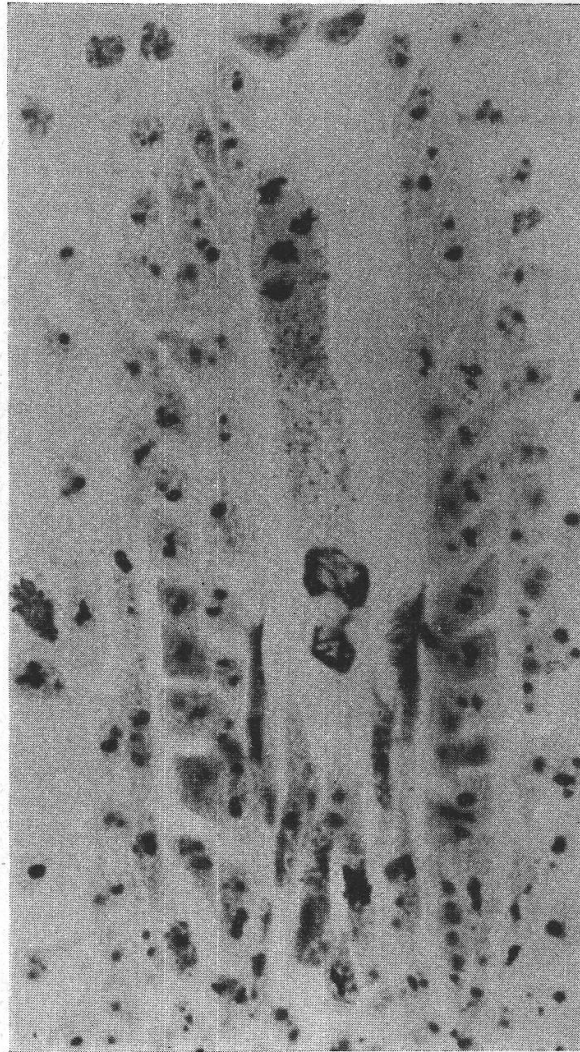


Abbildung 13.

Sekundärer vierkerniger Embryosack in Teilung. Die haploiden mikropylaren Anaphasestadien sind deutlich kleiner als die chalazalen triploiden. Mikrophoto, Vergrößerung 610fach.

ch

Größe sehr variabel sind, daß oft chalazale eckige Kerne vorkommen, die trotz der Triploidie mitunter kleiner sind als die haploiden mikropylaren.

Im sekundären vierkernigen Embryosack zeigt der untere der chalazal liegenden Kerne oft schon sehr früh typische Degenerationserscheinungen. Er nimmt an Größe ab und färbt sich dunkel. Das kann so weit gehen, bis er nur mehr als schwarzes, tropfenförmiges Klümpchen im Präparat erscheint. Es ist klar, daß sich ein solcher Kern nicht mehr normal zu teilen vermag. Dann entsteht nach dem letzten Teilungsschritt



ein Embryosack, bestehend aus sechs normalen und dem erwähnten siebenten degenerierten Kern, so wie er 1927 von Stenar für *Gagea lutea* beschrieben wurde. In verschiedenen Fällen kann man dagegen recht gut ausgebildete achtkernige Embryosäcke beobachten. Das kann

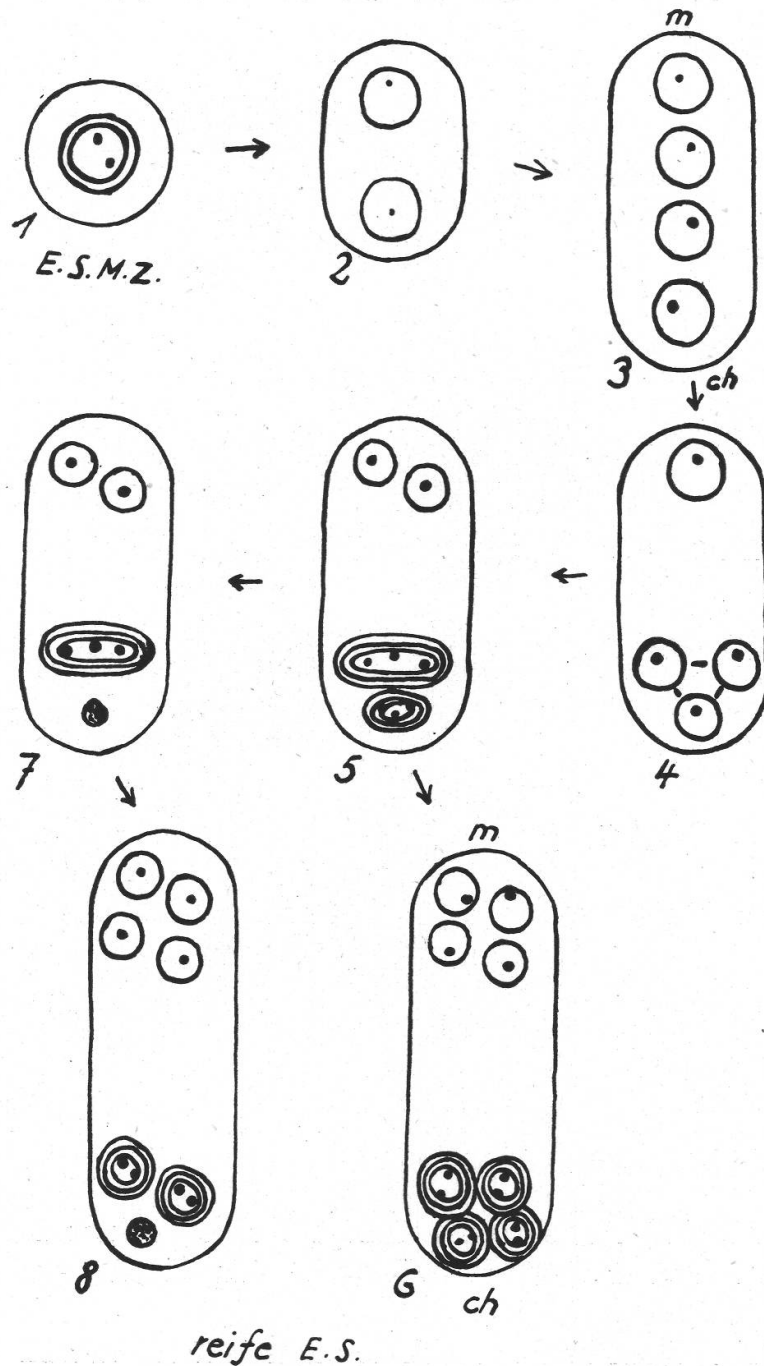


Abbildung 14.  
Schema des Fritillaria-  
typus der Embryosack-  
entwicklung mit den  
beiden Ausbildungs-  
möglichkeiten des sie-  
ben- oder achtkernigen  
Embryosackes.  
○ = haploid,  
⊙ = diploid,  
⊗ = triploid.

nur erklärt werden, wenn man annimmt, daß auch der unterste chalazale Kern sich teilt. Ich halte es für wahrscheinlich, daß bei *Gagea fistulosa* beide Entwicklungswege auftreten können. Die Degeneration des genannten Kernes kann weiter oder weniger weit gehen, so daß ein sieben-

oder ein achtkerniger reifer Embryosack entsteht (vgl. schematische Darstellung Abbildung 14).

Der hier beschriebene Entwicklungsgang nach dem *Bambacioni-Phänomen* figuriert nun in der Literatur noch unter verschiedenen Bezeichnungen. Es mag daher angebracht erscheinen, an dieser Stelle noch eine knappe Darlegung der Nomenklaturenverhältnisse zu geben.

Die ersten Beobachtungen des merkwürdigen Vorganges gehen zurück auf *Carano*, der 1925 und 1926 die Embryosackentwicklung von *Euphorbia dulcis* beschrieb. Er hat dabei die typischen Stadien des Phänomens erstmals gesehen. Der Entwicklungsgang war ihm dabei allerdings noch nicht klar, und seine Beschreibung ist unvollkommen. Er fand aber die typische 1 + 3-Stellung des primären vierkernigen Embryosackes, stellte die Auflösung der drei chalazalen Kerne fest und gab auch bereits an, daß aus diesen drei Kernen auf irgendeine Weise zwei — und zwar beträchtlich größere — gebildet würden. Seine Beobachtungen wurden aber zunächst skeptisch aufgenommen, indem *Schnarf* 1927 noch glaubt, eine «Nachuntersuchung werde wahrscheinlich ergeben, daß eine gewöhnlicher *Lilium* typus vorliege». Er spricht lediglich von «falschen Kernstellungen», meint dann allerdings, eine Aufklärung dieses interessanten Falles sei dringend erwünscht. Diese folgte dann, als *Bambacioni* 1928 an *Fritillaria persica* und *Lilium candidum*, weiter *Bambacioni* und *Giombini* 1930 für *Tulipa Gesneriana* die Entwicklungsgeschichte klarlegten, in der Hauptsache so, wie sie hier für *Gagea fistulosa* beschrieben wurde.

Der Entwicklungstypus wurde längere Zeit als *Fritillaria-Untertypus* des *Palm*schen *Lilium* typus bezeichnet, nach dem ersten Untersuchungsobjekt *Bambacionis*. Nach *Schnarf* handelt es sich aber um eine Modifikation des viersporig 16kernigen *Peperomiatypus*, in dem ebenfalls vier Teilungsschritte ablaufen. In der älteren Literatur findet sich gelegentlich auch noch die Bezeichnung *Euphorbiatypus*, zurückgehend auf *Carano* und sein Untersuchungsobjekt *Euphorbia dulcis*.

In der neuesten mir bekannten, zusammenfassend embryologischen Arbeit (*Maheshwari* 1937) spricht sich deren Verfasser dafür aus, den *Fritillaria-Untertypus* als selbständigen Entwicklungstypus aufzufassen. Das scheint um so mehr berechtigt, als sich nach den heutigen Kenntnissen immerhin rund 30 Arten auf diese Weise entwickeln. Ein großer Teil davon sind *Liliaceen*. Damit ist auch gesagt, daß gerade der eigentliche *Lilium* typus für viele *Liliaceen* nicht typisch ist, und es ist angebracht, diese irreführende Bezeichnung zu ändern. Sie ist konsequenterweise umzuwandeln in *Adoxatypus*, nach dem ersten Untersuchungsobjekt dieser Gruppe, *Adoxa moschatellina* *Joensson* 1879/80.



c) Der reife Embryosack.

M a h e s h w a r i (1937) betrachtet den achtkernigen Embryosack als das typische Endglied im Entwicklungsablauf des *Fritillaria*-typus. Sich auf die Untersuchungen von R o m a n o v stützend, neigt er dazu, die siebenkernige Ausbildung und eine bei *Gagea ova* bisweilen auftretende sechskernige Form bereits als Untertypen aufzufassen.

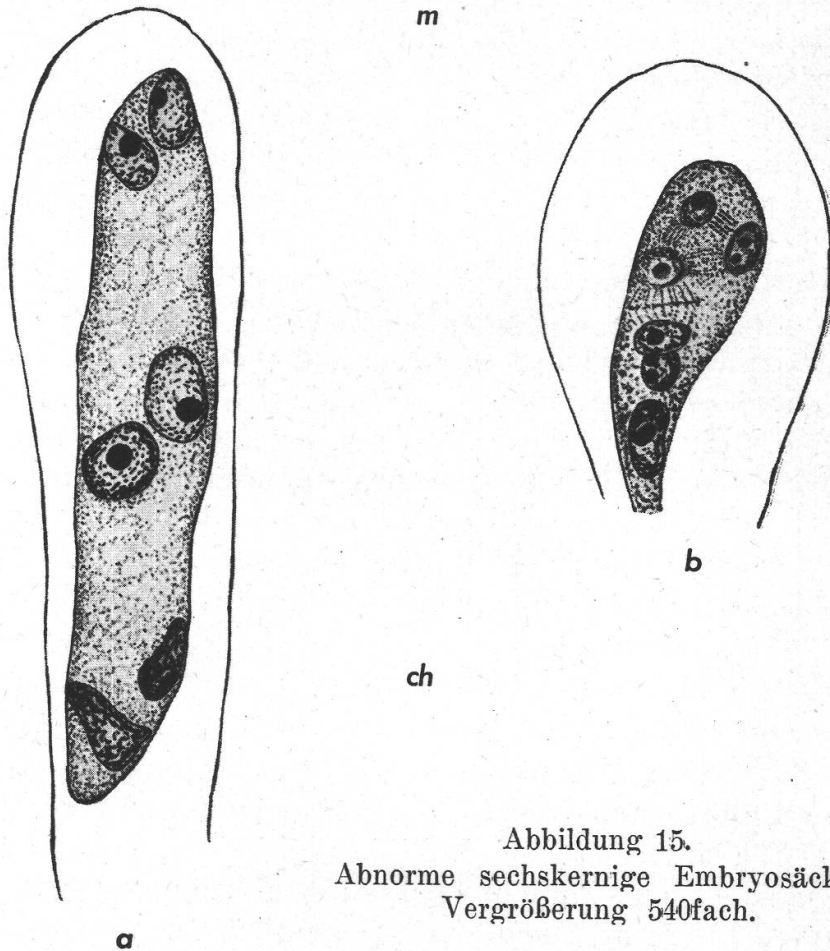
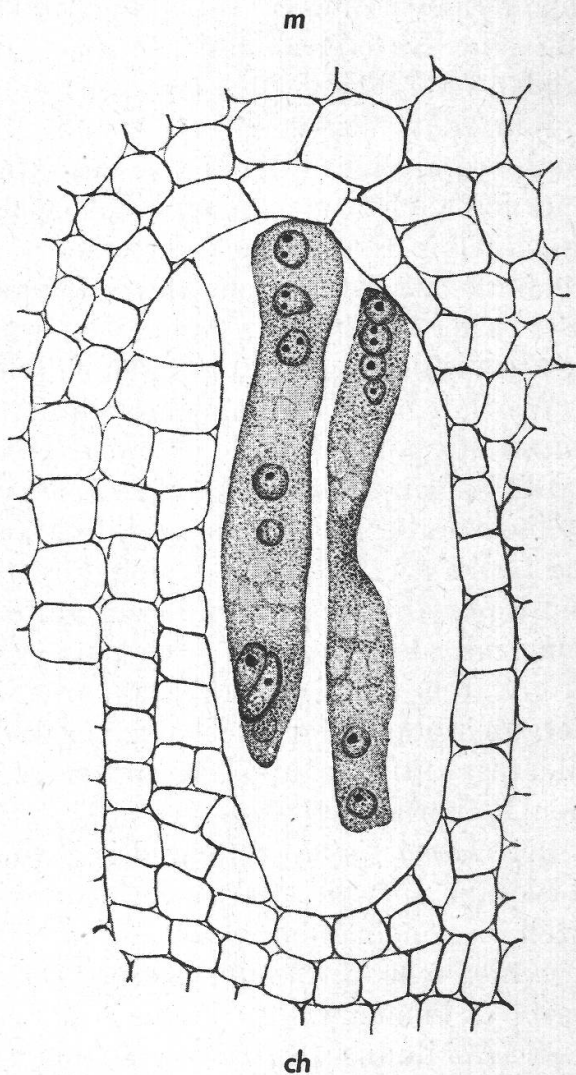


Abbildung 15.  
Abnorme sechskernige Embryosäcke.  
Vergrößerung 540fach.

Ich habe schon erwähnt, daß auch bei *Gagea fistulosa* reife Embryosäcke in sieben- und achtkerniger Form ausgebildet werden. Die Verteilung der beiden Formen innerhalb meines Untersuchungsmaterials dürfte etwa einem 1 : 1-Verhältnis entsprechen. Da sich nach meinem Dafürhalten beide Ausbildungstypen eindeutig auf die mehr oder minder weit fortgeschrittene Degeneration des untersten chalazalen Kernes im sekundären vierkernigen Embryosack zurückführen lassen, scheint mir diese Aufspaltung in Untertypen nicht vorteilhaft. Was ja den Entwicklungsgang vor allem charakterisiert, ist die triploide Fusionsspindel. Steht dieses Entwicklungsmerkmal fest, so scheint mir die sieben- oder achtkernige Ausbildung des reifen Embryosackes von untergeordneter Bedeutung.

R o m a n o v hat nun in einigen Fällen auch sechskernige und sogar fünfkernige Embryosäcke gefunden, die sich von den gewöhnlichen Formen auch noch durch abnorme Kernlagerung auszeichnen. Die sechskernige Ausbildung erklärt er damit, daß am chalazalen Pol des sekundären vierkernigen Embryosackes überhaupt keine Mitosen mehr ablaufen. Im fünfkernigen Sack müßte entsprechend dazu auch noch eine solche am mikropylaren Pol ausfallen. Er hält es für möglich, daß diese Verhältnisse Ausdruck einer Reduktionsentwicklung sind und daß ein

Abbildung 16.  
Nuzellusanlage mit 2 ausgebildeten Embryosäcken. Das Nuzellusgewebe scheint mikropylar aufgelöst, und die Embryosäcke grenzen direkt an das Integumentgewebe. Vergr. 405fach.



sechskerniger Embryosack für *Gagea* eine weitere Stufe vorstellen müßte, die in diesem Zuge absteigender Entwicklung wohl noch erreicht werden könnte, wenn sie in einzelnen Arten nicht schon erreicht sei.

Nun spricht ja das häufige Vorkommen derartiger Abnormitäten sicher für eine Reduktionsentwicklung. Wieweit wir aber berechtigt sind, die einzelnen Abweichungen bereits als Reduktionsstadien aufzufassen, läßt sich meines Erachtens auf Grund einer einfachen embryologischen Untersuchung nicht sagen. Ich füge noch bei, daß ich bei *Gagea fistulosa*



in einem recht umfangreichen Material keinen fünfkernigen Embryosack finden konnte und daß auch eindeutige sechskernige Säcke sehr selten waren.

R o m a n o v gibt eine Zusammenstellung sämtlicher Abweichungen vom typisch ausgebildeten reifen Embryosack seiner *Gagea*-arten. Er unterscheidet Typen von außergewöhnlicher Kernanlage und Kernform in verschiedener Ausbildung. Auf eine derartige Zusammenstellung sei hier verzichtet. Ich beschränke mich auf die Wiedergabe zweier sechskerniger Embryosäcke (Abbildung 15). Ferner wurde als weitere Abweichung eine Nuzellusanlage mit zwei gut ausgebildeten Embryosäcken gefunden (Abbildung 16). Das Auftreten dieser Form wird so zu erklären sein, daß schon im frühesten Entwicklungsstadium statt einer Archespormutterzelle deren zwei ausdifferenziert wurden. In zwei Fällen konnte ich auch Samenanlagen beobachten, die zwei Nuzelli mit deutlich ausgebildeten Embryosackmutterzellen aufwiesen (Abbildung 17). Es sei betont, daß ich diesen Abweichungen keine weitere Bedeutung beimesse; sicher handelt es sich um Abnormitäten, wie sie in jedem Embryosack-Entwicklungsgang auftreten können.

Was mir nun aber im Vergleich des reifen Embryosackes von *Gagea fistulosa* etwa mit dem von *Gagea lutea* auffällt, ist folgendes :

Der sieben- und achtkernige Embryosack von *Gagea fistulosa* zeigt in keinem Falle normal ausgebildete Zellen, sondern immer nur Kerne. Bei S t e n a r (1927) findet sich für *Gagea lutea* die Abbildung eines reifen Embryosackes, die in bezug auf dieses Merkmal durchaus übereinstimmt mit dem N o r m a l t y p u s (Abbildung 5 b, Seite 352). Am mikropylaren Pol liegt ein Eiapparat, bestehend aus Eizelle und zwei Synergidenzellen, und am chalazalen Pol ist ein entsprechend zellig ausgebildeter Antipodenapparat zu sehen. Einzige nackte Kerne sind die beiden Polkerne.

Bei *Gagea fistulosa* geht das Stadium freier Kerne auch im reifen Embryosack so weit, daß es oft schwer fällt, Synergiden, Polkerne und « Eizelle » voneinander abzugrenzen. Als Kriterium bleibt lediglich die unterschiedliche Größe der Kerne. Da aber gerade diese sehr variabel ist, gibt es immer wieder Fälle, in denen ein sicherer Entscheid unmöglich ist (Abbildung 18). Dieses Fehlen von Zellwänden ist um so bemerkenswerter, als Phragmoplasten, auf die ja die Ausbildung von Zellmembranen zurückgeht, in vielen Fällen sehr schön ausgebildet sind (Abbildungen 18 b, c). Es scheint also geradezu, daß der Versuch zur Abgrenzung von Zellwänden immer gemacht, daß der Prozeß aber in den Anfängen stecken bleibt und später rückläufig wird. R o m a n o v gibt in diesem Zusammenhang in bezug auf die mikropylaren Kerne an :

«In der Telophase des vierten Teilungsschrittes bilden sich zunächst Phragmoplasten zwischen den Tochterkernen, später aber ist jedes Paar der gebildeten Kerne mit Phragmoplastenfäden verbunden. In dieser

Zeit ist es fast unmöglich, zu entscheiden, welche Kerne als Schwesterkerne anzusehen sind. Gerade in diesem Moment befindet sich der Embryosack von *Gagea* im Stadium freier Kerne, da in den erwähnten Phragmoplasten später anscheinend Zellplatten gebildet werden, die den Zellwänden des Eiapparates Ursprung geben usw.»; dann: « Im chalazalen Ende des Embryosackes geht in der Telophase des vierten Tei-

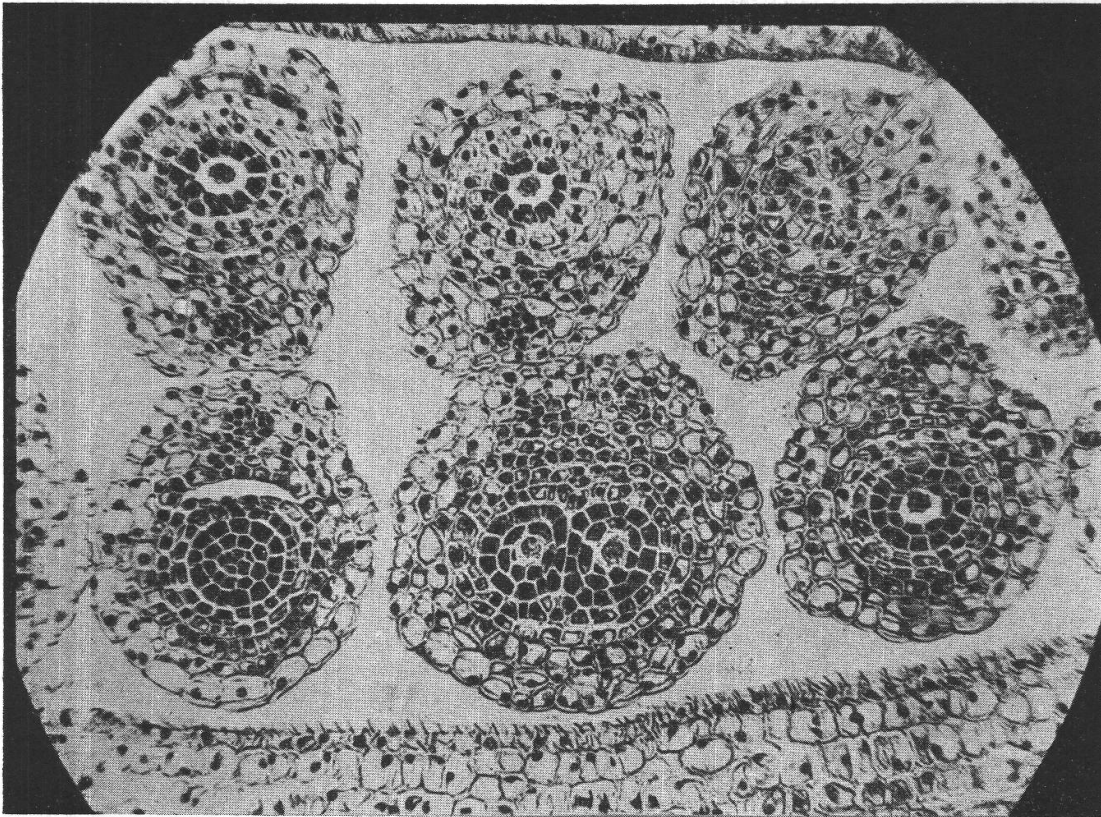


Abbildung 17.

Längsschnitt durch Fruchtknoten mit Samenanlagen. Eine der quer geschnittenen Samenanlagen mit doppelt ausgebildetem Nuzellus und 2 Embryosackmutterzellen. Mikrophoto, Vergrößerung 110fach.

lungsschrittes auch eine Bildung von Zellplatten vor sich, die dann Scheidewände liefern.» In einer seiner Abbildungen finden sich tatsächlich mikropylar Andeutungen von Zellwänden, und chalazal sind solche recht deutlich zu sehen (Abbildung 18, *Gagea ova*).

Simoni (1937) macht hingegen bei *Tulipa Gesneriana* Beobachtungen, die sich mit den meinigen an *Gagea* decken. Er findet wohl oft sehr schön ausgebildete Phragmoplasten, niemals aber Zellen im reifen Embryosack.

Ich glaube nicht, fehl zu gehen, wenn ich diesen Befund als Degenerationserscheinung bewerte. Es sei erwähnt, daß sich auch Bambacioni (1931) über *Tulipa Gesneriana* in diesem Sinne äußerte, indem



sich unter Tausenden untersuchter Embryosäcke nur selten normale achtkernige Formen fänden. Die meisten degenerierten, bevor sie das Stadium der Reife erreicht hätten. Nun hat Simoni allerdings an der gleichen Pflanze mit bedeutend besserem Material gearbeitet. Die Tendenz zur Degeneration innerhalb der Art bleibt aber auch hier trotzdem bestehen.

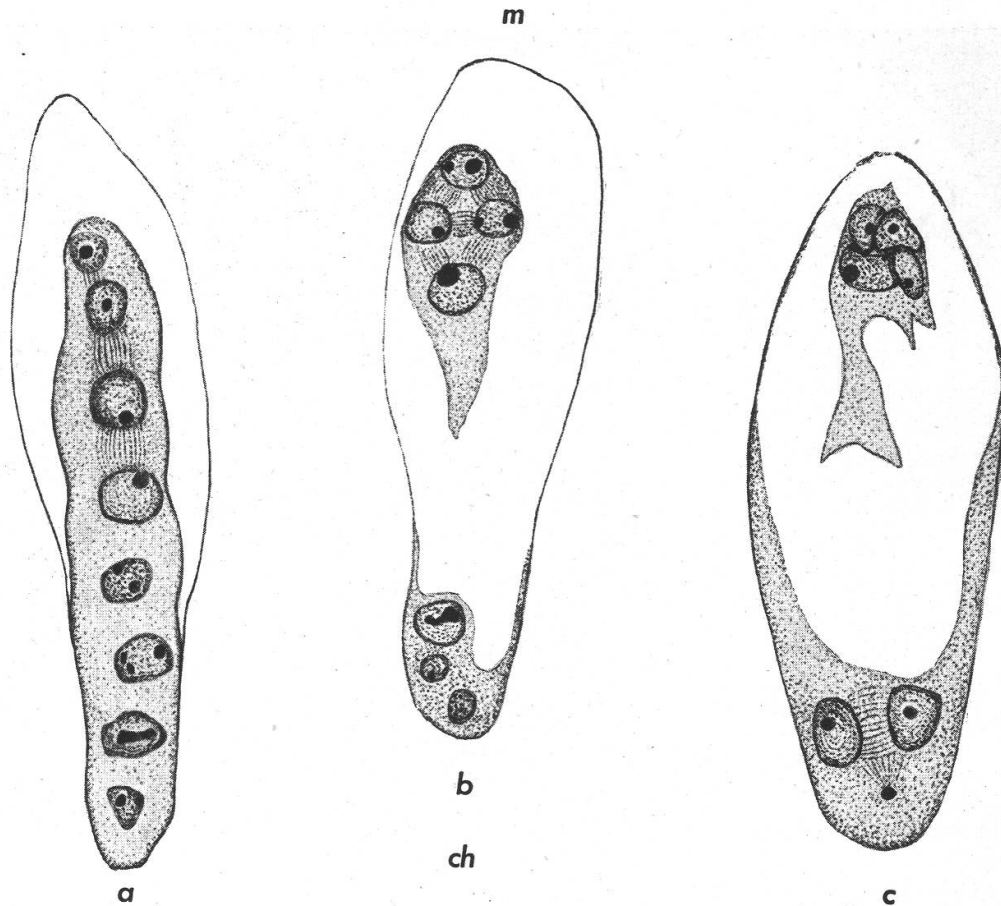


Abbildung 18 (a, b, c).

Reife Embryosäcke. *a* achtkerniger Embryosack. Die merkwürdig lineare Anordnung der Kerne muß als abnorm angesehen werden. *b* siebenkerniger Embryosack. Mikropylar sehr deutliche Phragmoplasten; ein Unterschied zwischen Eikern und Synergiden ist nicht ersichtlich. *c* siebenkerniger Embryosack. Der unterste chalazale Kern ist nur noch als dunkles Plasma-klümpchen zu erkennen.

Um nun an dieser Stelle auch noch auf die in der Einleitung angeführte Frage nach eventuellen Standortvarianten oder Abweichungen der Embryosackentwicklung auf Grund der alpinen Verhältnisse zu sprechen zu kommen, sei folgendes zusammengefaßt:

Abweichungen vom *Fritillariatypus* der Tiefland-*Gagea*-Arten konnten mit Ausnahme der eben erwähnten freien Kerne im reifen Embryosack keine festgestellt werden. Da aber ja auch der reife Embryo-

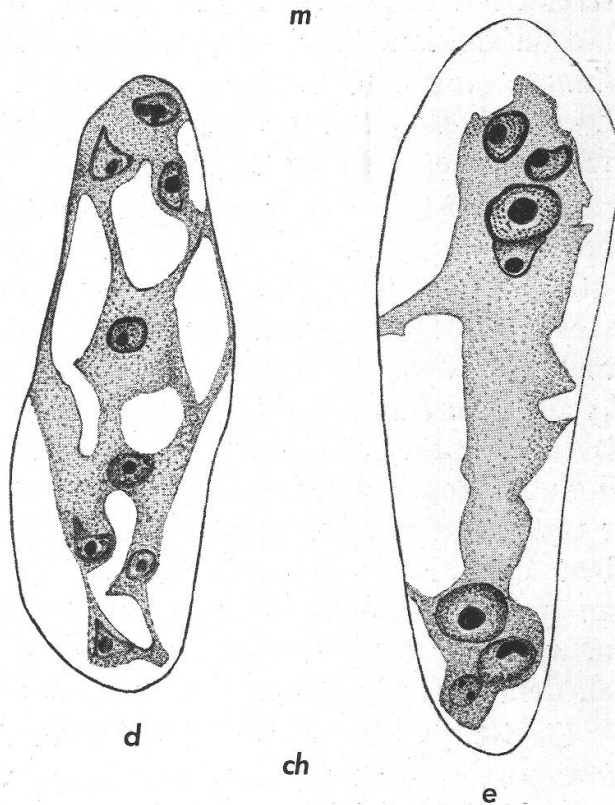
sack von *Tulipa* die genannten Merkmale zeigt, fällt diese Abweichung als « alpine Variante » dahin. Ich halte es zudem für wahrscheinlich, daß im reifen Embryosacke weiterer *Gagea*-arten die Ausbildung vollständiger Zellen ausfällt.

Der Vergleich von Pflanzen verschiedener Standorte untereinander ergab ebenfalls einen negativen Befund. Das Untersuchungsmaterial

Abbildung 18 (*d*, *e*).

*d* achtkerniger Embryosack mit nach dem Zentrum hin orientierten Polkernen.

*e* siebenkerniger Embryosack, Synergiden als kleinste Kerne deutlich zu erkennen.  
Vergrößerung 405fach.



stammte aus Höhenlagen von 1600 m bis 2500 m ü. M. Es war mir in keinem Falle möglich, Standortabweichungen eindeutiger Natur festzustellen. Insbesondere ein Befund, wie ihn S c h n a r f für viele *Orchidaceen* annimmt, daß je nach Standortverhältnissen ein verschiedener Entwicklungsablauf eingeleitet wird, konnte in entsprechender Weise für *Gagea fistulosa* nirgends gemacht werden. In keinem Falle fand ich in den Präparaten Bilder, die sicher für eine Abweichung vom *Fritillariatypus* innerhalb der Art sprechen würden.

Ohne aus diesem Befund an einer Art grundsätzliche, allgemeine Konsequenzen ziehen zu wollen, scheint er mir doch dafür zu sprechen, daß ein Embryosack-Entwicklungstypus starrer fixiert ist, als dies die ältern Embryologen annahmen. Sollten weitere Untersuchungen zu dieser Frage ähnliche Ergebnisse liefern, so ist es klar, daß der Embryosack-Entwicklungstyp als systematisches Merkmal dadurch einen höheren Wert erhält.



#### d) Schlußfolgerungen.

R o m a n o v versucht, nachdem er die Embryosackentwicklung von vier Arten der Gattung *Gagea* nach dem *Fritillariatypus* annimmt, seine Resultate systematisch auszuwerten. Er kommt zum Schluß, daß der *Fritillariatypus* für die ganze Gattung *Gagea* charakteristisch sei. Damit zeichne sich die Gattung unter allen *Liliaceen*-vertretern der Gruppe *Alliae* (Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1889) aus, und es gehe kaum an, *Gagea* als abgeleitete *Allium*-Gattung aufzufassen, wie dies Stenar (1935) tut. Viel eher nähere sich *Gagea* der Gruppe *Tulipae*, wo der *Fritillariatypus* vorzuherrschen scheine.

Nun wird ja der systematische Wert eines Embryosack-Entwicklungstypus auch von Seite der Systematiker nicht bestritten; und wenn es stimmt, daß der *Fritillariatypus* für die Gattung *Gagea* charakteristisch ist, so sind wir zu diesem Schlusse R o m a n o v s sicher berechtigt. Nach der neuesten mir bekannten russischen Literatur umfaßt aber die Gattung *Gagea* immerhin über 70 Arten. Davon ist meines Wissens der *Fritillariatypus* für sechs Arten nachgewiesen. So sollten meines Erachtens doch noch weitere Untersuchungen innerhalb der Gattung abgewartet werden, denn auch in der Gattung *Lilium* ist ja neben dem *Fritillariatypus* der *Adoxatypus* vertreten. Eine systematische Umstellung der Gruppen müßte dann vollzogen werden, wenn für die Mehrzahl der Arten eine embryologische Entwicklung nach dem *Fritillariatypus* angenommen werden darf.

Es ist ja sicher die schönste Aufgabe der Embryologen, « aus Embryologie Systematik zu machen », wie sich M a u r i t z o n (1939) ausdrückt. Die Erfahrungen lehren aber, daß es gerade auf diesem Gebiete gilt, vorsichtig und auf Grund sorgfältiger Studien eines umfangreichen Materials zu entscheiden.

### 2. Die Fortpflanzung bei *Gagea fistulosa*.

#### a) Einleitung.

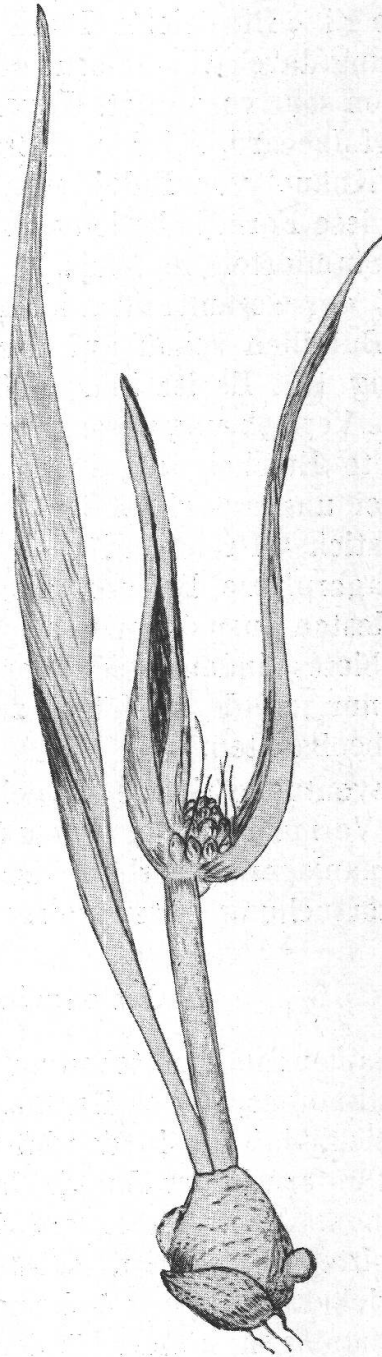
Es ist sehr auffallend, daß man beim Durchmustern reifer Embryosäcke von *Gagea fistulosa* nur äußerst selten eindeutige Befruchtungsstadien zu sehen bekommt. So konnte ich bei der Untersuchung meines gesamten Materials ein einziges Mal einen Pollenschlauch und männliche Kerne feststellen. Eine genauere Interpretation war aber unmöglich, indem sowohl die Kerne des Eiapparates wie auch die allfälligen Spermakerne nur als dunkle Plasmaklumpchen im Präparat zu erkennen sind.

Da sich die unbefruchtete Eizelle bei *Gagea* nie entwickelt, ergibt sich daraus, daß nur sehr selten Samen gebildet werden. Dieses Fehlen ausgebildeter Samen wurde bei verschiedenen *Gagea*-arten schon vor

ungefähr achtzig Jahren konstatiert. Th. Irmisch (1863) schreibt darüber: «Die *Gagea*arten bringen bei uns nur spärlich völlig reife Früchte. Vielmehr pflegt der Fruchtknoten zu vertrocknen, ohne daß auch nur ein einziges Samenkorn zur vollständigen Ausbildung gelangt.

Abbildung 19.

*Gagea fistulosa*, var. *bulbifera* Henri Jaccard. Standort: Alp Farur, Tschierschen, Grb. 1950 m ü. M. Natürliche Größe.



Noch am häufigsten fand ich bei *Gagea lutea* vollkommene Früchte, wogegen ich lange suchen mußte, ehe ich an *Gagea minima* und *Gagea pratensis* solche fand. Bei allen Arten wird die dünne Fruchtschale zäh-papierartig und weißlich-grün. »



Ich kann diese Beobachtungen bestätigen. Embryobildungen bei *Gagea lutea* und *Gagea minima* sind in meinen Präparaten nicht selten. Einen ausgebildeten Samen von *Gagea fistulosa* habe ich dagegen trotz intensiver Suchtätigkeit an vielen Standorten nie finden können.

Man kann sich nun fragen, wie sich *Gagea fistulosa* denn fortpflanzt. Nach H e g i « Illustrierte Flora von Mitteleuropa » ist die vegetative Vermehrung durch Wurzelbrut oder Brutknöllchen « Bulbillen » bei allen *Gagea*-arten sehr verbreitet. *Gagea fistulosa* bildet eine Abart, *var. bulbifera* Henri Jaccard, bei der an Stelle der Blüten ein dichter, erdbeerartig rötlicher Knäuel von Bulbillen ausgebildet wird (nach seinen Angaben selten). Diese Form habe ich nun sehr oft angetroffen, und zwar an den meisten Standorten in Vielzahl. Alp Farur zum Beispiel weist sie in 70—80 % der Gesamtzahl aller Pflanzen auf. Sehr oft beobachtet man, daß die Bulbillen schon auf der Mutterpflanze auszutreiben beginnen (Abbildung 19). Es ist klar, daß auf diese Weise für eine ausgiebige vegetative Vermehrung gesorgt ist. Und eine merkwürdige, immer wieder beobachtete Erscheinung findet dadurch ihre Erklärung: Die Pflanze wächst bei uns ausschließlich im « Läger » der Alpen, d. h. im überdüngten, stickstoffreichen Boden in der Umgebung der Alpenhöhlen oder der Viehlagerplätze. Bei normaler Verbreitung durch Samen müßte sich zum mindesten ausnahmsweise hie und da auch eine Pflanze außerhalb dieses Gebietes finden lassen; denn es ist ja nicht so, daß unsere Lägerpflanzen nur gerade im Läger zu wachsen vermögen. Das konnte ich aber nie beobachten.

Um eventuelle tiefere Ursachen dieses vollständigen Ausfalles der sexuellen Vermehrung bei *Gagea fistulosa* aufzudecken, wurden zunächst die Samenanlagen innerhalb des Fruchtknotens und der reife Pollen einer Untersuchung unterzogen.

#### b) Samenanlagen und Bulbillen.

Die Samenanlagen stehen zu zwei Reihen in jedem der drei Fächer des Fruchtknotens, wobei die einzelne Reihe acht bis zehn Ovuli umfaßt. Es zeigt sich, daß die in der Mitte einer Reihe befindlichen Ovuli den obern und untern in der Entwicklung etwas voraus sind. Das Gesamtbild der Samenanlagen ist aber ein durchaus normales. In Fruchtknoten-Längsschnitten findet man meist in einer Reihe die verschiedenen Stadien entwickelter Embryosäcke und nur selten unentwickelte Formen. Die Samenanlagen können äußerlich nicht als degeneriert bezeichnet werden.

Nun habe ich aber schon im Laufe der eigentlichen embryologischen Untersuchung auf den vollständigen Ausfall der Zellbildung im reifen Embryosack hingewiesen und dies als Degenerationserscheinung bewertet. So halte ich es für möglich, daß Beziehungen bestehen zwischen der nur

unvollkommenen Ausbildung der weiblichen Gameten und dem vollständigen Ausfall der Befruchtung und Samenbildung.

In bezug auf die erwähnten Bulbillen ist mir aufgefallen, daß weder bei Hegi noch bei Kirchner, Loew und Schroeter: « Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas » Angaben über deren Bau

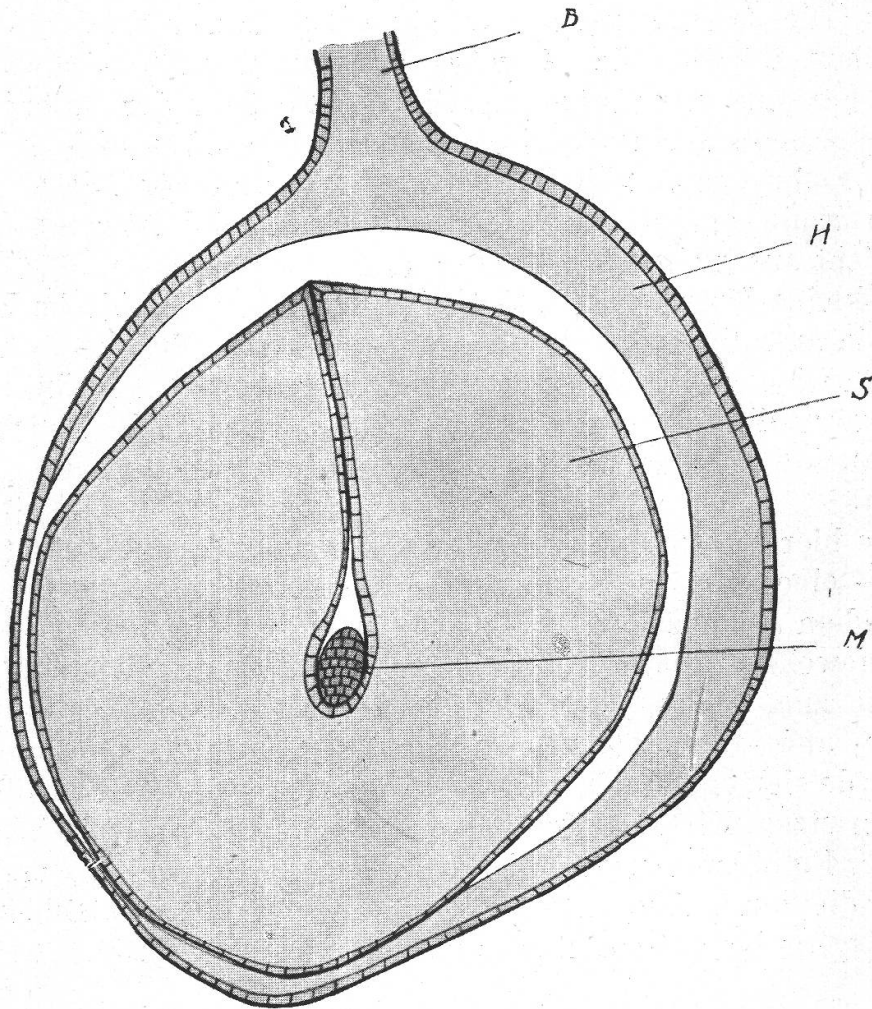


Abbildung 20.

Schnitt durch ältere Bulbille, leicht schematisiert. B = Blatt,  
H = Hülle, S = Speichergewebe, M = meristematisches Gewebe.  
Vergrößerung 30fach.

zu finden sind. Dies, trotzdem die morphologischen Verhältnisse unserer *Gagea*-arten im übrigen in den genannten Werken eine recht einläßliche Darstellung erfahren haben. Ich möchte aus diesem Grunde über den Bau der Sproßbulbillen von *Gagea fistulosa* hier noch einige Angaben machen.

In Schnitten durch einzelne Brutknöllchen läßt sich nach außen zuerst eine einschichtige Epidermis mit dünner Cuticula von einem meist 4—5schichtigen Gewebeverband von plattgedrückten Zellen unterscheiden. Beide Zellarten zeigen keinerlei Einlagerungen. Darauf folgt die



Hauptmasse der Bulbille, ein typisch ausgebildetes Speichergewebe, aus sehr großen Zellen bestehend und nach den subepidermalen Zellagen hin ebenfalls noch durch eine epidermisartige Zellschicht abgegrenzt. Die Ähnlichkeit der genannten Speicherzellen mit normalem Endosperm ist geradezu frappant. Das Nährmaterial besteht aus großen, im Präparat meist etwas zerrissenen Stärkekörnern, die die Zellen fast vollständig ausfüllen. Die Jodreaktion auf Stärke verläuft sehr rasch, indem sich das gesamte stärkehaltige Gewebe fast schlagartig blauschwarz färbt. Von der Färbung nicht betroffen wird das Zentrum der Bulbille. Dieses zeigt das Aussehen eines typischen Meristemgewebes und stellt damit wohl das Embryonalmaterial der künftigen Pflanze vor. Die Abgrenzung zwischen Embryonalmaterial und Speichermaterial ist gegeben durch eine Schicht aus kleinen Zellen ohne Einlagerungen.

Als kleine Kugel ausgebildet, sieht das meristematische Bulbillenzentrum in auffallender Weise dem ungegliederten Embryo von *Lloydia serotina* ähnlich (vgl. später). Versuche, in den ältesten Bulbillenstadien bereits weiter differenziertes Embryonalgewebe zu finden, blieben ohne Erfolg. Auch gelang es mir nie, aus Bulbillen in Kultur junge Pflanzen zu ziehen.

Ohne hier eine morphologische Deutung der Verhältnisse geben zu wollen — eine solche müßte sich auf genauere entwicklungsgeschichtliche Studien stützen können — darf man wohl annehmen, daß das Speichergewebe aus zwei nunmehr verwachsenen Speicherblättern besteht, die zum Teil noch die Epidermisschichten der ursprünglichen Blattober- und -unterseite zeigen. Die das Speichergewebe umgebende Hülle würde sich entsprechend dazu aus zwei verwachsenen Hüllblättern zusammensetzen. Die zum Teil schon auf der Mutterpflanze angelegten Triebe der Bulbillen erwiesen sich bei der Untersuchung als erste Blattanlagen, die ihren Ausgang direkt von der genannten Bulbillenhülle nehmen (vgl. schematische Darstellung, Abbildung 20).

### c) Der Pollen.

Zu diesen Untersuchungen wurden Antheren aus Blüten zur Zeit der Anthese in Karmin-Essigsäure ausgequetscht. Man erreicht mit diesem Verfahren, daß sich die Pollenkörner rosa und eventuell vorhandene Kerne (progamer Kern, vegetative und generative Kerne) dunkelrot färben. Der sterile (taube) Pollen nimmt überhaupt keine Farbe an, vermutlich weil das lebende Plasma vollständig fehlt; er ist meist auch an der abweichenden Form zu erkennen und erscheint im Präparat als unregelmäßige, kantige, meist gelb-weiße Körnchen. Zum Auszählen der Pollenkörner verwendete ich eine Zählkammer von  $5 \times 5$  mm, und als Zählausschnitt ließ sich gut gerade das Gesichtsfeld des mikroskopischen Bildes bei vierzigfacher Vergrößerung verwenden.

Nun muß allerdings gesagt sein, daß die Karmin-Essigsäure-Methode wohl sichere negative, nicht aber absolute positive Aussagen über die Keimfähigkeit des so untersuchten Pollens gestattet. Auch das sehr gut gefärbte und normal ausgebildete Pollenkorn garantiert noch nicht die Befruchtungsfähigkeit.

Ich untersuchte auf diese Weise je zwei Antheren von 40 verschiedenen Blüten und kam zu folgendem Resultat :

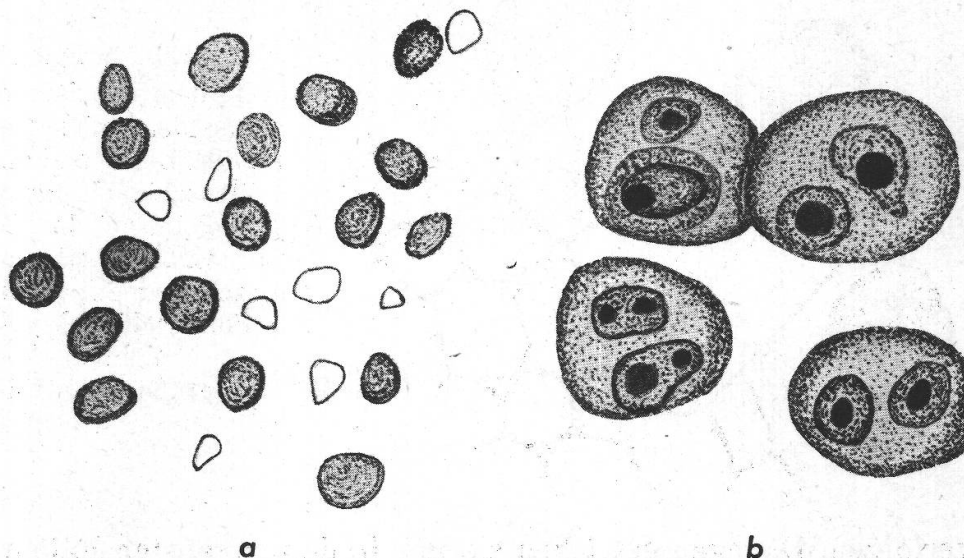


Abbildung 21.

*a* Normales Bild aus einem Zählausschnitt von Pollen in Karmin-Essigsäure. Steriler Pollen weiß. Vergrößerung 110fach. *b* Pollen aus einem Antherenquerschnitt bei starker Vergrößerung. Generative Kerne (in einem Fall als Zelle sichtbar) und vegetative Kerne deutlich zu sehen. Vergrößerung 540fach.

Die Ausbildung des Pollens in den verschiedenen Antheren ist sehr schwankend. Antheren, die ausschließlich gutgefärbten Pollen aufweisen, wechseln mit solchen, die fast nur taube Körner enthalten :

Total der untersuchten Pollenkörner	100 % = 12 904
davon steril . . . . .	31 % = 4 025
Rest	<u>69 % = 8 879</u>

Dieser Befund von 31 % sterilem Pollen als Ergebnis der Karmin-Essigsäure-Methode läßt nun auf keinen Fall den Schluß zu, daß der Pollen für den Ausfall der geschlechtlichen Fortpflanzung verantwortlich zu machen sei.

Antherenquerschnitte durch Antheren gleichen Alters, gefärbt mit Hämatoxylin nach Delafield, bieten ebenfalls in vielen Fällen ein normales Bild (Abbildung 21 b). Ein gut ausgebildeter generativer Kern



und eine große vegetative Zelle erwecken durchaus nicht den Eindruck degenerierten Pollens.

In Längsschnitten durch Narben- und Griffelgewebe findet man meist keimenden Pollen. Stadien mit kurzen Pollenschläuchen sind verhältnismäßig häufig (Abbildung 22). Die Pollenschläuche lassen sich auch in vielen Fällen über ein kürzeres oder längeres Stück im Griffel-

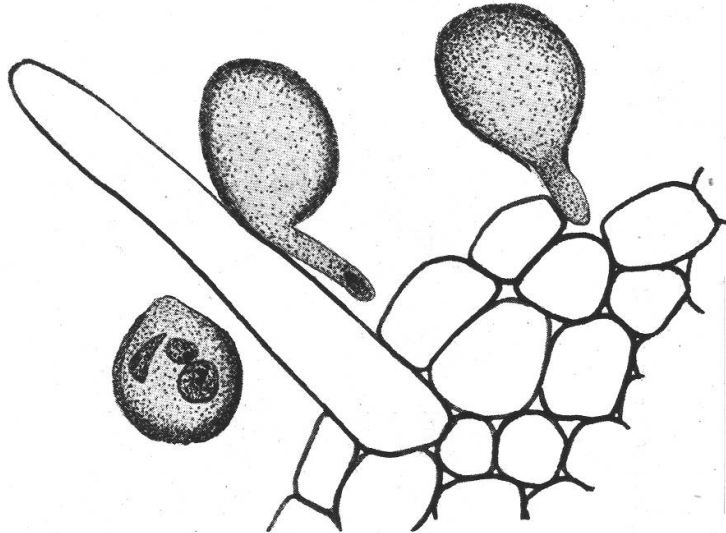


Abbildung 22.

Auf dem Narbengewebe keimender Pollen. Narbenpapille, Exine und die zum Pollenschlauch auswachsende Intine des Pollenkornes. Im mittleren Pollenschlauch der vegetative (Pollenschlauch-) Kern sichtbar.

Vergrößerung 405fach.

kanal verfolgen. Dagegen erreichen sie nur in den seltensten Fällen den Fruchtknoten. Schon Schläuche, die  $\frac{3}{4}$  der Griffellänge durchwachsen haben, sind recht selten. Dieses Verhalten ist natürlich nicht normal. Es läßt sich aber auf Grund dieser Untersuchung nicht sagen, was dafür verantwortlich zu machen ist, ob Samenanlage oder im engeren Sinne Makrospore oder Mikrospore.

### 3. Pollenentwicklung und chromosomale Verhältnisse.

#### a) Die meiotischen Teilungen und die Entstehung des reifen Pollens.

Der Zeitpunkt der zwei meiotischen Teilungen, im Laufe derer aus einer diploiden Pollenmutterzelle vier haploide Mikrosporen gebildet werden, wechselt bekanntlich bei den verschiedenen Pflanzen schon innerhalb enger Verwandtschaftsgrenzen. Westergård (1936) gibt für die ihm bekannten *Gagea*-arten folgende Daten an :

<i>Gagea lutea</i>	in Dänemark :	Januar (in Japan : Dezember)
<i>Gagea minima</i>	» »	Januar
<i>Gagea pratensis</i>	» »	Januar
<i>Gagea spathacea</i>	» »	April/Mai, oft unregelmäßig, zum Teil direkt vor der Anthese.

Bei *Gagea fistulosa* gehen die meiotischen Teilungen der Anthese um rund einen Monat voraus, laufen also etwa im April ab, wenn man

Pflanzen von Standorten in zirka 1900 m Höhe berücksichtigt. Das von mir untersuchte Material entwickelte sich dagegen, wie schon in der Einleitung angegeben, unter künstlichen Bedingungen, und ich fixierte die auf die Stadien der Meiose untersuchten Blütenknospen im Januar und Februar. Unregelmäßigkeiten in bezug auf den Zeitpunkt des Teilungsablaufes konnte ich nicht feststellen. Das spricht dafür, daß die oben angegebene Zeit auch unter natürlichen Bedingungen genauer eingehalten wird, als Westergård dies für die *Gagea fistulosa* systematisch sehr nahestehende *Gagea spathacea* angibt.

In Querschnitten durch junge Blütenknospen findet man sechs Antheren mit je vier rund bis leicht ovalen, gut ausgebildeten Pollensäcken. Die Antheren sind in der für die *Liliaceen* normalen Weise in

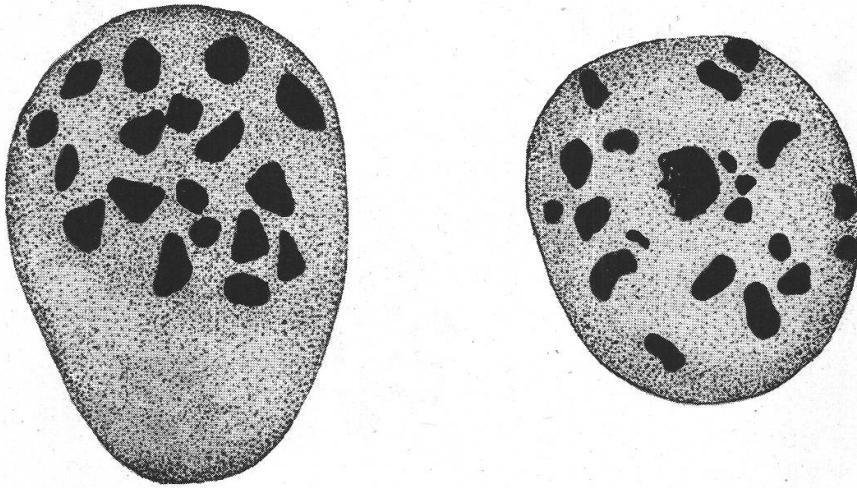


Abbildung 23.  
Pollenmutterzellen im Diakinesestadium. Vergrößerung 2100fach.

zwei Kreisen in der Blüte angeordnet. Die Antherenwand zeigt die typische Ausbildung von vier Zellschichten: Epidermis, Faserschicht, Zwischenschicht und Tapetum. Die Faserschicht weist zu dieser Zeit noch gar keine fibrösen Elemente auf. Sie präsentiert sich viel eher als Speicherschicht und enthält als Nährmaterial große Stärkekörner, die in der Färbung mit Kristallviolett schön blauviolett erscheinen. Derartige Stärkeeinlagerungen sind in etwas schwächerer Ausprägung auch in den übrigen Antherenschichten zu finden. Tapetum und Zwischenschicht lassen sich besonders in den jüngsten Stadien sehr schön feststellen, während sie mit zunehmendem Alter undeutlicher werden und sich schließlich auflösen.

Die ruhende Pollenmutterzelle, um nun zum eigentlichen Ausgangspunkt unserer Untersuchung zu kommen, ist als solche schon in ihrer jüngsten Ausbildung sofort zu erkennen. Sie ist zirka doppelt bis dreimal



so groß wie die sie umgebenden somatischen Zellen des Pollensackes. In der Regel ist sie rundlich, besitzt einen großen Kern mit sehr großem Nucleolus, der kreisrund und, mit Kristallviolett gefärbt, tiefblau erscheint. In Antherenquerschnitten lassen sich durchschnittlich 4—8 solcher Pollenmutterzellen feststellen. Als erstes Stadium der meiotischen Prophase ist vielfach die früher erwähnte *Synapsis* zu beobachten. Oft



Abbildung 24.

Pollenmutterzellen in der ersten meiotischen Metaphase. Abnormale Chromosomenbildungen. Vergrößerung 2100fach.

erscheint aber der Knäuel der *Leptotän*chromosomen vielmehr klumpig als fädig, wahrscheinlich weil die Fäden weitgehend miteinander verklebt sind. Nach der Häufigkeit seines Auftretens zu schließen, scheint sich dieses Stadium längere Zeit ziemlich unverändert zu erhalten. Ein deutliches *Zygotän*stadium konnte ich in keinem Falle feststellen, und einen sehr merkwürdigen Eindruck macht die *Diakinese*. Sehr große schollenförmige Gemini liegen neben zweifellos noch ungepaarten oder bereits wieder getrennten Einzelchromosomen. Der Nucleolus ist zum Teil aufgelöst, zum Teil noch in Auflösung begriffen (Abbildung 23), und die Kernmembran ist noch gut erhalten. Sämtliche beobachteten *Diakinesestadien* zeigen in bezug auf Größe und Ausbildung der Gemini ein mehr oder weniger abnormales Aussehen. Abnormal präsentiert sich dann aber besonders die folgende *Metaphase*. Auch hier liegen

riesige Gemini neben teilweise sehr kleinen Einzelchromosomen. Die Größe und die relativ niedrige Zahl dieser Gemini lassen vermuten, daß wir es mit mehr als nur bivalenten Gebilden zu tun haben. Die großen Schollen dürften nach meiner Auffassung mindestens tri- oder gar quadrivalent sein, wenn man sie vergleicht mit den Gemini der Embryosackmutterzellen. Daneben erscheinen die mitunter geradezu winzigen Einzelchromosomen nur noch als Chromosomenstücke. Ich halte es für möglich, daß in einzelnen Metaphaseplatten bereits getrennte Chromatiden der zweiten meiotischen Teilung vorliegen, sodaß in derartigen Platten

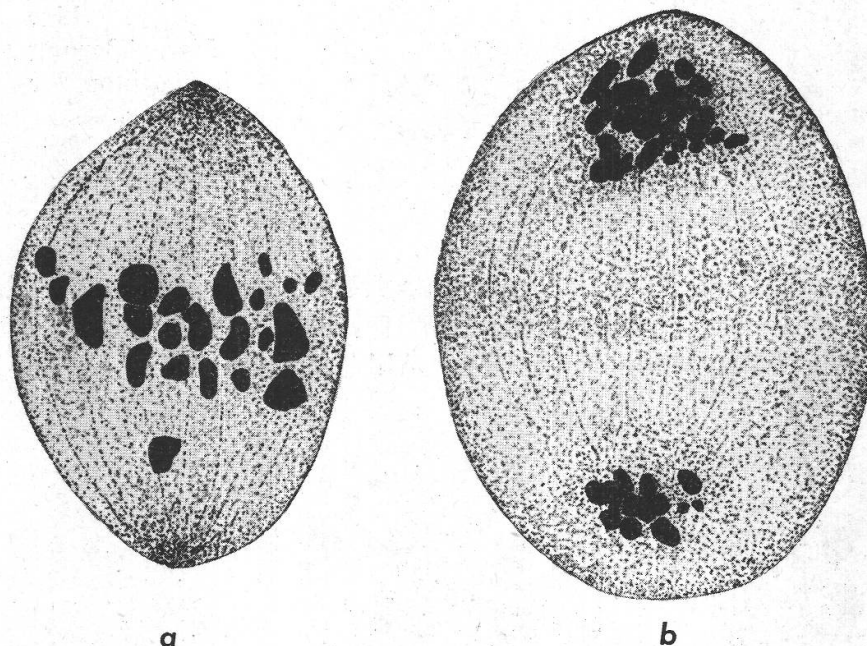


Abbildung 25.

Pollenmutterzellen in der ersten meiotischen Meta-Anaphase. Die Bilder sprechen für einen gestörten Teilungsablauf. Näheres vgl. Text. Vergrößerung 2100fach.

Gemini, Chromosomen und Chromatiden zu sehen sind (Abbildung 24). Beweisen läßt sich das allerdings nicht. Auf alle Fälle aber machen die Metaphaseplatten der ersten meiotischen Teilung mit wenigen Ausnahmen einen durchaus abnormalen Eindruck (Abbildung 24). Die folgenden Anaphasestadien weisen in Übereinstimmung dazu auf einen gestörten Teilungsablauf hin. Eine Spaltung der Gemini scheint nur teilweise durchgeführt zu werden, und es kommt daher in den meisten Fällen nicht zu einer gleichmäßigen Verteilung der Chromosomensubstanz (Abbildung 25).

Die zweite meiotische Teilung folgt sehr rasch auf die erste. Wenn in der Telophase der ersten Teilung ein Kern gebildet wird, so scheint er sofort wieder aufgelöst zu werden. Feststellen konnte ich ein solches Zweikernstadium indessen nie. Abbildung 26 a zeigt ein schein-



bar normal ausgebildetes *Anaphase* stadium einer zweiten meiotischen Teilung. Soweit sich das aus diesem Bild feststellen läßt, wurde hier die Chromosomensubstanz ziemlich gleichmäßig verteilt. Sofort mit der Kernbildung in der *Telophase* setzt auch die Ausbildung von Zell-

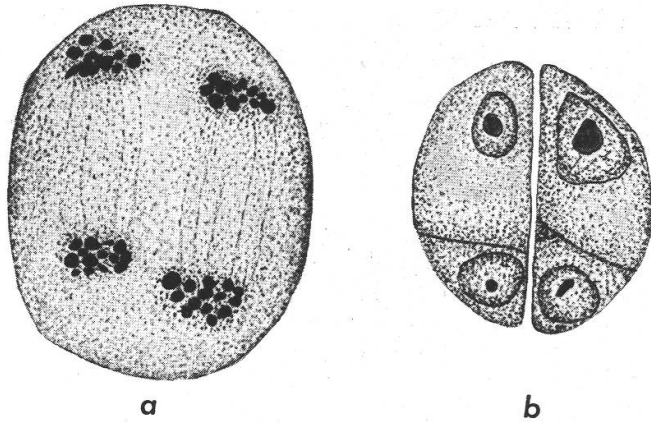


Abbildung 26.

*a* Pollenmutterzelle in der zweiten meiotischen Anaphase. Das Stadium deutet auf einen normalen Ablauf der Teilung hin.

Vergrößerung 2100fach.

*b* Stadium der Tetradenbildung, sukzedane Membranabscheidung.

Vergrößerung 540fach.

membranen ein. Ein Stadium von vier freien Tetradenkernen habe ich in meinem gesamten Untersuchungsmaterial nicht gefunden. Die Zellbildung erfolgt vorwiegend sukzedan (Abbildung 26 a); dagegen scheinen

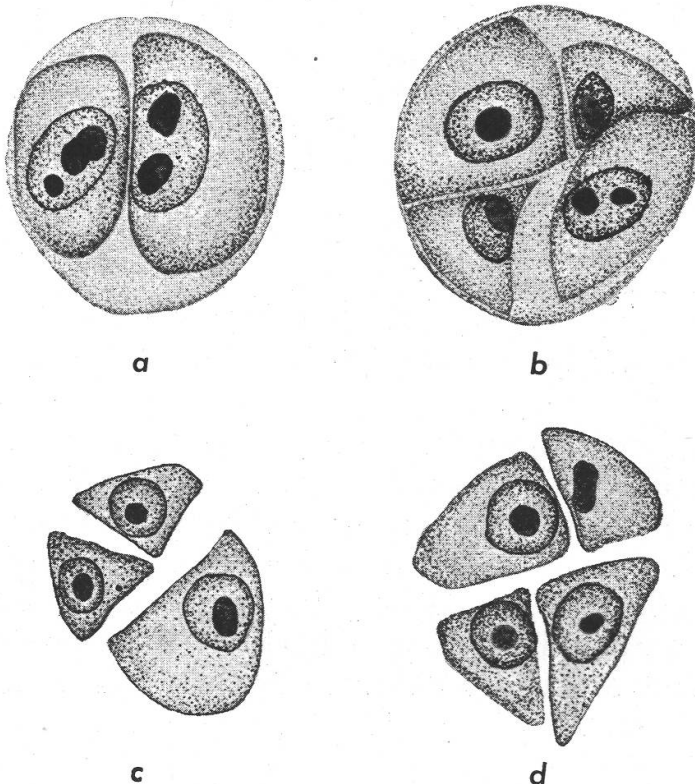


Abbildung 27.

*a, b* Tetraden, noch umgeben von der Membran der Pollenmutterzelle.

*c, d* Vollständig freie Tetradenzellen von unregelmäßiger Ausbildung.

Vergrößerung 960fach.

mir Grenzfälle zwischen sukzedaner und simultaner Zellbildung ziemlich häufig, und einzelne Bilder sprechen für den simultanen Ablauf der Membraneabscheidung. Nach den Untersuchungen von *Sakamura*

und Stow (1926) werden bei *Gagea lutea* schon nach der ersten und zweiten Meioseteilung Zellplatten ausgebildet. Dieses Verhalten ließ sich nach meinen Präparaten bei *Gagea fistulosa* nicht feststellen. Dagegen erfolgt die Zellbildung sehr rasch. Die ausgebildete Tetrade ist noch längere Zeit von der Zellmembran der Pollenmutterzelle umgeben, die anscheinend auch noch einen dünnflüssigen Zellsaft enthält. Weitaus die meisten Tetradenzellen sind in Form und Größe sehr unregelmäßig (Abbildung 27), was im Hinblick auf den gestörten Teilungsablauf in der Meiose weiter nicht verwundert.

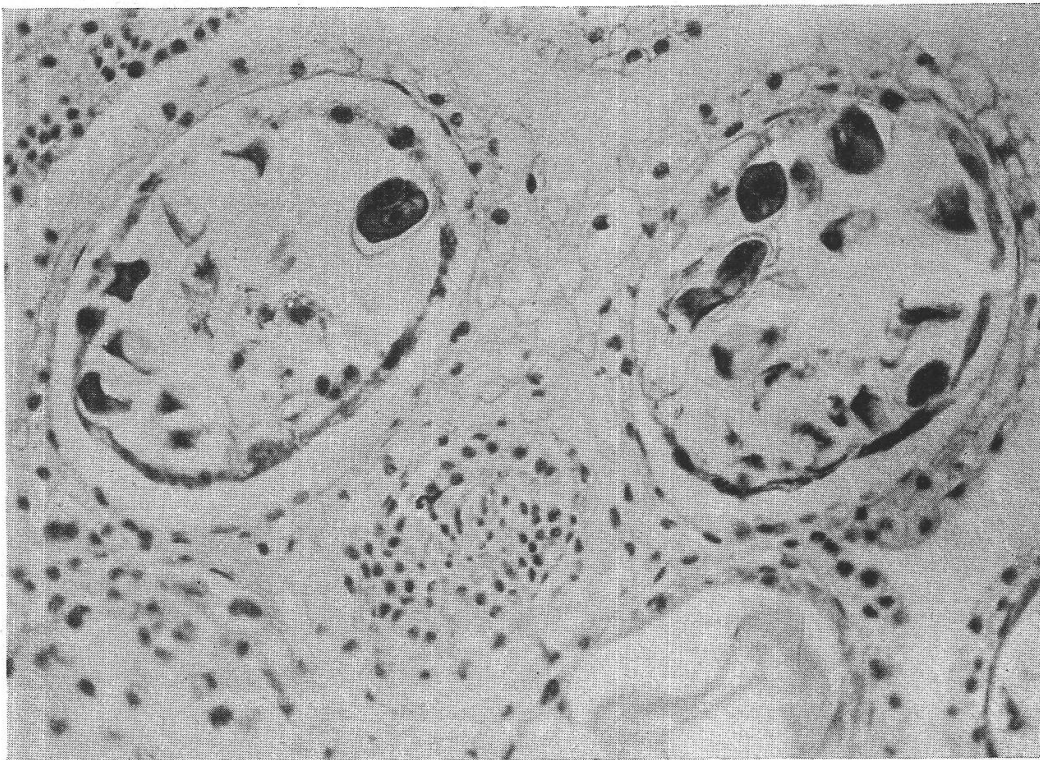


Abbildung 28.

Antherenquerschnitt mit größtenteils degeneriertem Pollen. In einem normalen Pollenkorn deutliche generative und vegetative Zelle.  
Vergrößerung 180fach.

Teilungsstadien des progamen Kernes konnte ich in meinem Untersuchungsmaterial nicht feststellen. Dagegen lag in Antheren etwas älterer Blütenknospen, allerdings spärlich, das normal aussehende zweikernige Pollenkorn vor. Es zeigt in typischer Ausbildung eine große vegetative Zelle und eine zunächst wandständige, linsenartige generative Zelle (Abbildung 28). Später verlagert sich die generative Zelle mehr nach dem Zentrum des Pollenkornes und ist schließlich vollständig von der vegetativen Zelle umschlossen. Abbildung 28 soll zugleich zeigen, wie wenig derartig ausgebildete Pollenkörner in Antherenquerschnitten zu sehen sind. Man findet in Schnitten dieser Altersstufe mit Mittel 2—3



gut ausgebildete und 6—12 verschieden weit degenerierte Mikrosporen. Nehmen wir nun an, daß sich die bereits weitgehend degenerierten Stadien bis zu der Anthese zum Teil noch vollständig auflösen, so liefert natürlich die Pollenuntersuchung zur Blütezeit ein falsches Bild über die Zahl der sterilen Pollenkörner. Diese müßte sich um ein Mehrfaches erhöhen, wenn man auch die in frühen Entwicklungsstadien degenerierten Mikrosporen berücksichtigte.

Der so gefundene hohe Prozentsatz sterilen Pollens ist aber mit großer Wahrscheinlichkeit auf den gestörten Ablauf der meiotischen Teilungen zurückzuführen.

#### b) Die Chromosomenzahl.

Im allgemeinen bieten meiotische Metaphasestadien von Pollenmutterzellen sehr günstige Untersuchungsobjekte zur Feststellung pflanzlicher Chromosomenzahlen. Die in haploider Anzahl befindlichen Gemini sind deutlich sichtbar und daher gut zu zählen.

Bei *Gagea fistulosa* erwiesen sich aber die entsprechenden Stadien infolge ihrer unregelmäßigen Ausbildung und offensichtlichen Abnormalität für diesen Zweck als völlig unbrauchbar. Es konnte in vielen Fällen nicht mit Sicherheit zwischen Chromosomen und Gemini unterschieden werden, und innerhalb der Gemini konnte nicht festgestellt werden, ob es sich um Bildungen, bestehend aus zwei, drei oder mehr Chromosomen handelte. Ich habe daher zur Bestimmung der Chromosomenzahl Wurzelspitzen nach der Feulgen'schen Nucleal-Quetschmethode behandelt und die so gewonnenen Resultate verglichen mit den bei der Untersuchung der Embryosackentwicklung erhaltenen Befunden. Dort ergab sich :

- a) Metaphaseplatte, zweite meiotische Teilung . . .  $n =$  mindestens 39
- b) Mikrophaseplatte aus pr. vierkernigen E. s. . .  $n =$  mindestens 37

Die aus den Mitoseplatten der Wurzelspitzen erhaltenen Ergebnisse stimmen nun mit diesen Zahlen nicht schlecht überein. Nämlich :

- a) Wurzelspitze, Mitose-Metaphase . . . . .  $2n =$  zirka 80
- b) Wurzelspitze, Mitose-Metaphase . . . . .  $2n =$  zirka 75
- c) Wurzelspitze, Mitose-Anaphase . . . . .  $2n =$  zirka 76

Eine absolut genaue Bestimmung erwies sich infolge der sehr hohen Chromosomenzahl als unmöglich (vgl. Abbildung 29). Dagegen kann die sichere Aussage gemacht werden, daß diese für den haploiden Satz zwischen 36 und 48 liegt. Die Angabe von  $n =$  zirka 40 dürfte in den meisten Fällen den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen.

In bezug auf die Form haben wir es bei den somatischen Chromosomen von *Gagea fistulosa* mit den langen, zum Teil stäbchenförmigen

und für die *Liliaceen* typischen Bildungen zu tun. Zweifellos liegen aber auch Punktchromosomen vor. In einigen Fällen konnten mit Sicherheit Satelliten beobachtet werden (vgl. Abbildung 29), was den Befunden von



Abbildung 29.

Mitosestadien aus Wurzelspitzen von *Gagea fistulosa*. *a* Metaphase mit  $2n = \text{ca. } 80$ , *b* Anaphase mit  $2n = \text{ca. } 76$  Chromosomen. Vergrößerung 2100fach.

Westergård an *Gagea minima*, *Gagea lutea* und *Gagea spathacea* entspricht.

#### c) Diskussion und Schlußfolgerungen.

Die Chromosomengrundzahl in der Familie der *Liliaceen* beträgt 12. *Gagea minima* besitzt 12, *Gagea lutea* 36 Chromosomen im haploiden Satz. *Gagea fistulosa* mit  $n = \text{zirka } 40$  fällt damit aus der normalen Reihe der *Liliaceen*. Zur Erklärung dieser Tatsache könnte man vermuten, daß *G. fistulosa* einen « verkappten Hybriden » vorstellt, der in seinem Idiogramm Chromosomen von Eltern verschiedener Arten enthält. Genetisch läßt sich dieser Vermutung infolge des Ausfalles der sexuellen Fortpflanzung natürlich nicht nachprüfen. So bliebe noch der Nachweis auf cytologischem Wege durch Identifizierung einzelner Chromosomen als Angehörige verschiedener Arten. Mein Untersuchungsmaterial gestattete aber eine derartige einwandfreie Untersuchung nicht.



Ich glaube zudem, daß auch mit optimalem Material der Nachweis sehr schwierig wäre. Die Chromosomen innerhalb der verschiedenen *Gagea*-arten sind einander in Form und Größe sehr ähnlich, was ein Vergleich der Idiogramme von *G. lutea*, *G. minima* und *G. spathacea* bei Westergård besonders deutlich zeigt.

Für die Tatsache, daß wir es bei *Gagea fistulosa* mit einem strukturellen und numerischen Bastard zu tun haben, spricht aber besonders auch der gestörte Ablauf der meiotischen Teilungen der Pollenmutterzellen. Sicher liegen Fälle von Asyndese vor. Daß ferner neben Bivalenten auch Trivalente und eventuell gar Quadrivalente vorkommen, steht nach meiner Auffassung außer Zweifel. Damit darf wohl mit großer Wahrscheinlichkeit die Bastardnatur von *Gagea fistulosa* angenommen werden, und darauf wäre dann auch der Ausfall der sexuellen Fortpflanzung zurückzuführen.

Es erhebt sich nun noch die Frage nach den allfälligen Eltern dieses Bastardes. Nehmen wir einmal als solche die beiden schon mehrmals erwähnten Arten *G. lutea* und *G. minima* an, so müßte die Chromosomenzahl des Hybriden 48 betragen (*G. minima*  $n = 12$ , *G. lutea*  $n = 36$ ). Nach meinen Befunden hat *Gagea fistulosa* aber bestimmt weniger als  $n = 48$  Chromosomen, so daß zur Erklärung dieser Zahl weitere Unregelmäßigkeiten in der Entwicklung angenommen werden müßten. Nun halte ich es allerdings nicht für ausgeschlossen, daß die angegebene Chromosomenzahl innerhalb der Art noch etwas schwankt und daß weitere cytologische Untersuchungen an einem umfassenderen Material ein Resultat liefern, das in erhöhtem Maße für die erwähnte Abstammung sprechen würde. Es sei angegeben, daß an einem meiner Standorte (Calandaalp) alle drei Arten auf engem Raume nebeneinander wachsen und daß nach ihrem äußern Habitus Bastarde verschiedener Ausbildung leicht festgestellt werden können. So ist nach meinem Dafürhalten die oben angeführte Entstehungsmöglichkeit von *Gagea fistulosa* vielleicht doch nicht ganz von der Hand zu weisen.

Unsere Befunde über die wahrscheinliche Bastardnatur von *Gagea fistulosa* bilden schlußendlich noch eine sehr schöne Parallele zu den von Westergård an *Gagea spathacea* erbrachten Resultaten. Auch er führt die lediglich vegetative Vermehrung dieser Art auf deren Bastardcharakter zurück. Er stellt eine abnorme Meiose der Pollenmutterzellen fest und als Folge derselben eine hohe Zahl steriler Pollenkörner. Es gelingt ihm auch, einzelne Chromosomengebilde mit Sicherheit als Univalente, Bivalente und Trivalente zu identifizieren. Die hohe Chromosomenzahl von  $2n =$  zirka 107 als höchste innerhalb der *Liliaceen* gefundenen Chromosomenzahl läßt sich allerdings nicht leicht erklären, und er nimmt an, daß *Gagea spathacea* als Bastard zweier heute unbekannter Spezies aufzufassen sei.

Es ist schade, daß Westergård in seiner Untersuchung nicht auch den Nachweis für die Embryosackentwicklung von *G. spathacea* nach dem *Fritillariatypus* erbringt. Es wäre dann dies vollends der Beweis für die außerordentlich nahe systematische Stellung von *Gagea spathacea* zu *Gagea fistulosa*, unter der die beiden Pflanzen heute tatsächlich im System eingereiht sind.

#### IV. *Lloydia serotina* (Rchb.).

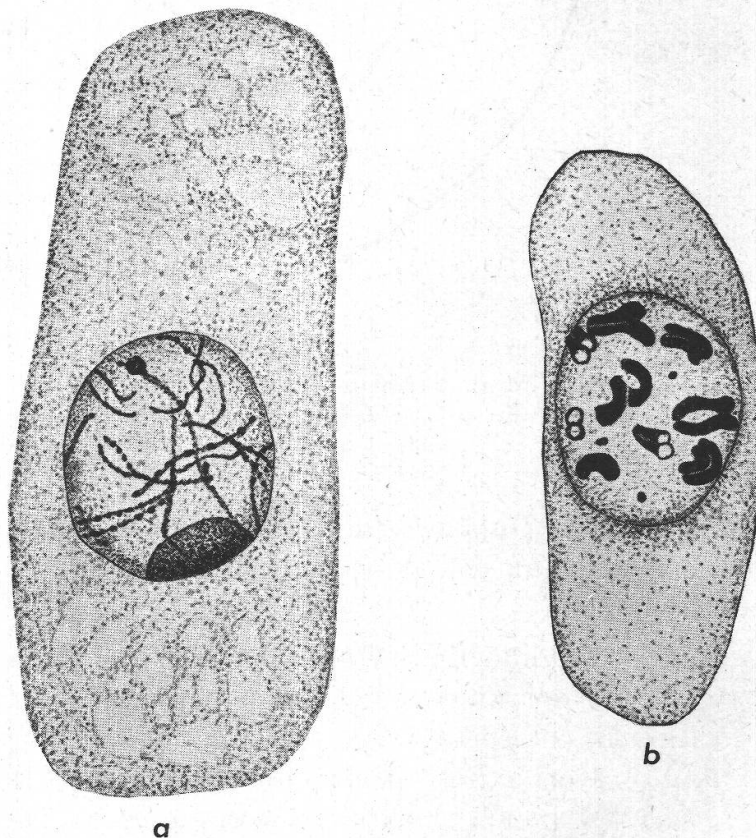
##### 1. Embryologische Untersuchungen.

###### a) Der Entwicklungsgang bis zum reifen Embryosack.

Nach der heutigen Systematik stehen die beiden Gattungen *Gagea* und *Lloydia* einander verwandtschaftlich sehr nahe (vgl. Kirchner, Loew und Schroeter, « Lebensgeschichte der europäischen Blütenpflanzen »).

Die embryologische Untersuchung steht nun in sehr schönem Einklang zu diesen systematischen Befunden. Um das Resultat meiner

Abbildung 30.  
Meiotische Prophase-  
stadien in Embryo-  
sackmutterzellen von  
*Lloydia serotina*.  
*a* Leptotän/Zygotän  
mit deutlichen Chromo-  
meren.  
*b* Diplotän/Diakinese.  
Vergr. 1020fach.



Arbeit gleich vorweg zu nehmen: Es ließ sich eindeutig nachweisen, daß sich auch *Lloydia serotina* nach dem *Fritillariatypus* entwickelt. Schon die Durchsicht der ersten Serie hergestellter Präparate zeigte die



für diesen Entwicklungstypus charakteristischen Stadien des primären und sekundären vierkernigen Embryosackes (Abbildung 32), und nach Verarbeitung eines verhältnismäßig wenig umfangreichen Materials konnte der ganze Entwicklungsgang einwandfrei dargestellt werden. Da die Verhältnisse sich fast vollständig decken

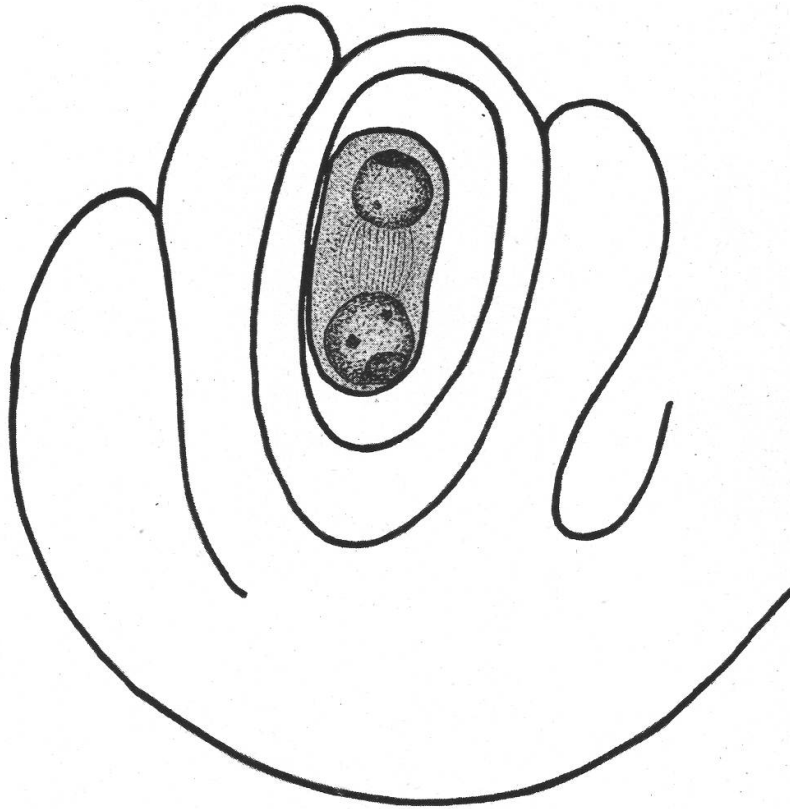


Abbildung 31.

Vollständige anatrophe Samenanlage mit Integumenten, Nuzellus und zweikernigem Embryosack, leicht schematisiert.  
Vergrößerung 540fach.

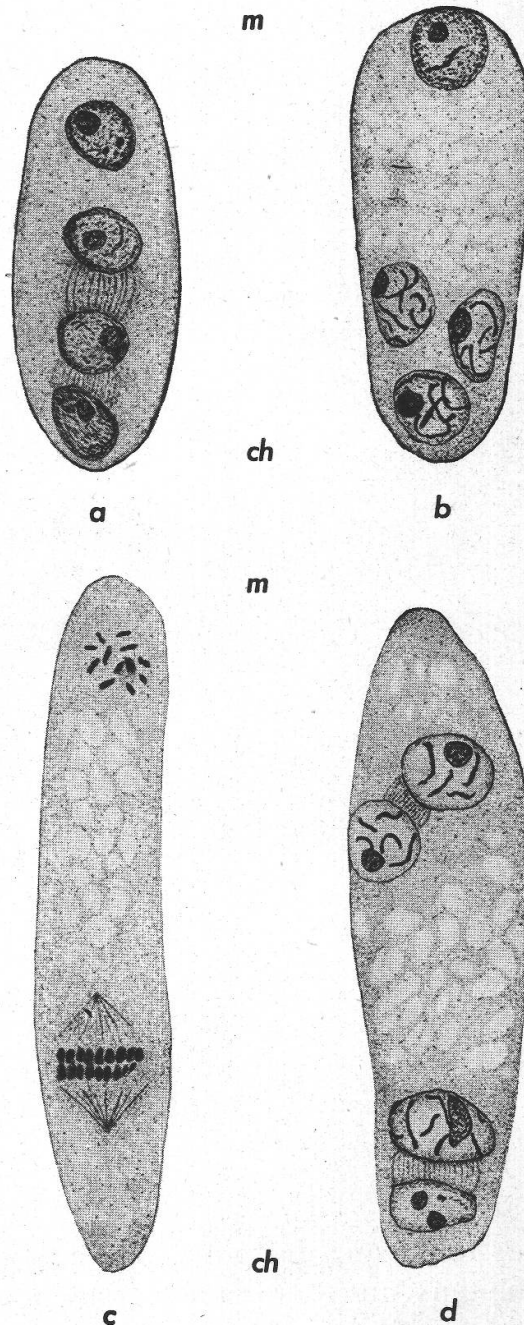
mit jenen von *Gagea fistulosa*, sei auf die dortige ausführliche Beschreibung sowie auf die Abbildungen verwiesen, und ich fasse hier kurz zusammen :

1. Die diploide Embryosackmutterzelle von *Lloydia serotina* wird im Laufe der zwei meiotischen Teilungen direkt zum primären vierkernigen Embryosack.
2. Die Kerne des primären vierkernigen Embryosackes zeigen zunächst eine « lineare Anordnung », gehen dann aber bald über in die typische 1 + 3-Stellung (ein Kern mikropylar, eine Dreiergruppe von Kernen chalazal).
3. In der einsetzenden dritten Teilung liefern die drei chalazalen Kerne eine einzige Fusionspindel, und in der Telophase resultie-

ren daraus zwei triploide Kerne. Der mikropylare Kern teilt sich ebenfalls, und es entsteht der sekundäre vierkernige Embryosack, bestehend aus zwei mikropylaren haploiden und zwei chalazalen triploiden Kernen.

4. Der vierte und letzte Teilungsschritt liefert den reifen Embryosack, der je nach der mehr oder minder weit fortgeschrittenen

Abbildung 32.  
*a* Primärer vierkerniger Embryosack, lineare Kernstellung. *b* Primärer vierkerniger Embryosack, 1 + 3-Stellung. *c* Primärer vierkerniger Embryosack im «Verschmelzungsstadium». Chalazal die 3n-Fusionsspindel. *d* Sekundärer vierkerniger Embryosack.  
 Vergrößerung 540fach.



Degeneration des untersten chalazalen Kernes im sekundären vierkernigen Embryosack sieben- oder achtkernig sein kann (vgl. Schema Abbildung 18). Er besteht aus einer mikropylaren haploi-



den Gruppe von vier Kernen und einer chalazalen triploiden Gruppe von drei Kernen.

Abweichungen von diesem Entwicklungsgang im Vergleich der einzelnen Standorte waren in keinem Falle festzustellen.

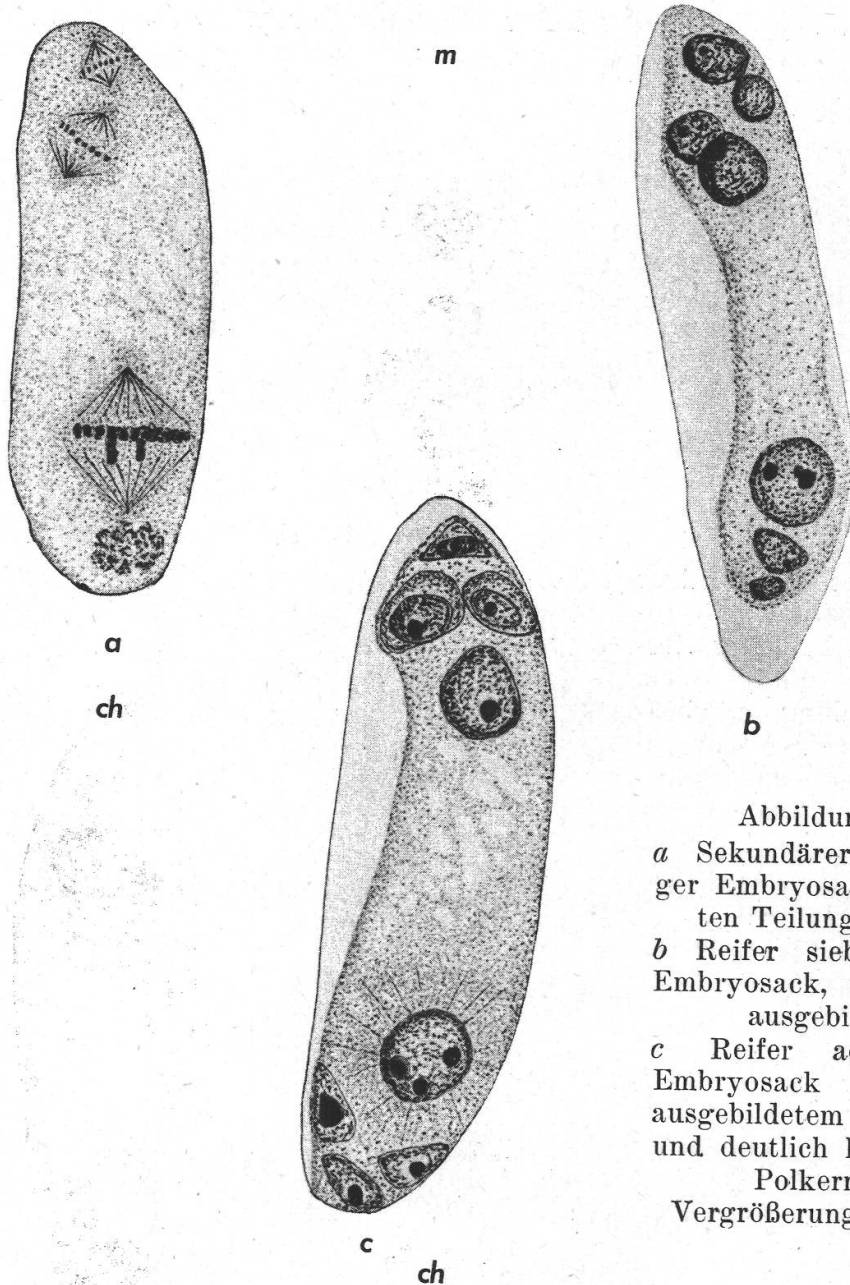


Abbildung 33.

a Sekundärer vierkerniger Embryosack im letzten Teilungsschritt.

b Reifer siebenkerniger Embryosack, nur Kerne ausgebildet.

c Reifer achtkerniger Embryosack mit zellig ausgebildetem Eiapparat und deutlich kenntlichen Polkernen.

Vergrößerung 540fach.

Aber nicht nur der Entwicklungstypus, sondern auch der Bau des Fruchtknotens und der Samenanlagen zeigt eine weitgehende Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei *Gagea fistulosa*. Der dreifächerige Fruchtknoten von *Lloydia serotina* enthält ebenfalls pro Fach zwei Reihen anatroper, bitegmischer und tenuinuzellater Samenanlagen. Als einziges Merkmal zur Unterscheidung der Samenanlagen von *Gagea* und

*Lloydia* kann eventuell der Größenunterschied benutzt werden. Das Ovulum von *Lloydia* ist etwas kürzer und gedrungener als das von *Gagea*. Das erscheint verständlich, ist ja auch die ausgewachsene Pflanze und insbesondere die einzelne Blüte von *Lloydia* bedeutend kleiner als die von *Gagea*.

In bezug auf die Ausbildung des reifen Embryosackes von *Lloydia* ergab sich, daß die achtkernigen Formen gegenüber den siebenkernigen im Untersuchungsmaterial vorherrschen. Im Gegensatz zu *Gagea* zeigen die reifen Formen auch öfters vollständig ausgebildete Zellen statt nackter Kerne (Abbildung 33 c). Diese beiden Befunde scheinen mir dafür zu sprechen, daß die Degeneration der reifen Makrospore bei *Lloydia serotina* weniger weit fortgeschritten ist als bei *Gagea fistulosa*.

Es folgt nun nachstehend noch eine Zusammenstellung der bis heute bekannten Pflanzen mit Embryosackentwicklung nach dem *Fritillariatypus*. Ich stütze mich dabei mit Ausnahme meiner eigenen Untersuchungen auf die Angaben von Maheshwari (1937). Es ist als sicher anzunehmen, daß diese Übersicht sich bedeutend erweitern ließe, wenn auch die neuern und neuesten Untersuchungen darin berücksichtigt werden könnten. Es stand mir indessen infolge der Kriegsverhältnisse keine neuere Literatur zur Verfügung.

#### b) Übersicht zur Verbreitung des *Fritillariatypus*.

Die Anordnung der Pflanzen innerhalb der Familien erfolgte in der Reihenfolge der Jahre, in denen die Untersuchungen der Embryosackentwicklung durchgeführt wurden. Die genaue Kenntnis der Entwicklung geht natürlich nur zurück bis auf die Untersuchungen Bambacionis (1928). Fälle, deren Embryosackentwicklung nach dem *Fritillariatypus* sehr wahrscheinlicher ist, wurden mit \* bezeichnet:

<i>Piperaceae</i>		Untersucher	
<i>Heckeria umbellata</i>	Johnson	1902	
<i>Piper medium</i>	Johnson	1902	
<i>Piper betel</i> , var. <i>monoicum</i>	Johnson	1910	
<i>Piper subpeltatum</i>	Palm	1915	
<i>Euphorbiaceae</i>			
<i>Euphorbia dulcis</i>	Carano	1925/26	
<i>Tamaricaceae</i>			
<i>Myricaria germanica</i>	Frisendahl	1912	
<i>Tamarix tetandra</i>	Mauritzon	1936	
<i>Tamarix dioica</i>	Joshi und Kayale	1936	
<i>Tamarix chinensis</i>	Puri of Meerut	1937	



<i>Compositae</i>		Untersucher	
<i>Rudbeckia hirta</i> *		Palm	1934
<i>Liliaceae</i>			
<i>Medeola virginica</i> *		Mc Allister	1914
<i>Fritillaria pudica</i>		Sax	1916
<i>Fritillaria persica</i>		Bambacioni	1927
<i>Fritillaria imperialis</i>		Heinricher	1928
<i>Lilium candidum</i>		Bambacioni	1928
<i>Tulipa Gesneriana</i>		Bambacioni und Giombini	1930
<i>Tulipa præcox</i>		Bambacioni	1931
<i>Lilium bulbiferum</i>		Bambacioni	1931
<i>Clintonia borealis</i>		Schnarf	1931, 1936
<i>Erythronium dens canis</i>		Hruby	1934
Verschiedene <i>Lilium</i> arten		Cooper	1935
<i>Gagea lutea</i> (Romanov 1936)		Stenar	1927
<i>Gagea ova</i>		Romanov	1936
<i>Gagea graminifolia</i>		Romanov	1936
<i>Gagea tenera</i>		Romanov	1936
<i>Gagea minima</i>		Westergård	1936
<i>Cardiocrinum cordatum</i>		Oikawa	1937
<i>Gagea fistulosa</i>		Bianchi	1946
<i>Lloydia serotina</i>		Bianchi	1946

### c) Der Befruchtungsvorgang.

Im reifen Embryosack von *Lloydia serotina* liegt am mikropylaren Pol zunächst eine Gruppe von vier haploiden Kernen. Der am weitesten nach der Embryosackmitte hin gelegene Kern fällt sehr oft durch seine besondere Größe auf und stellt den Polkern vor (Abbildung 33 c). Die übrigen drei Kerne bilden den Eiapparat, bestehend aus der meist etwas größeren Eizelle und zwei kleineren Synergiden (Gehilfinnen). Oft ist die Eizelle auch bei *Lloydia* nur als Kern ausgebildet. Am chalazalen Pol liegen die Verhältnisse ähnlich. Ein meist deutlich größerer Polkern ist nach dem Embryosackzentrum hin orientiert und unterscheidet sich gut von den zwei oder drei terminal im Sacke gelagerten Antipoden des Antipodenapparates. Wie wir wissen, sind alle chalazalen Kerne triploid. Die Antipoden sind in der Regel als Zellen ausgebildet, zeigen aber mit zunehmendem Alter Zeichen beginnender Degeneration.

Im Laufe der Entwicklung verlagern sich nun die beiden Polkerne nach der Mitte des Embryosackes hin, wo sie miteinander zum sekundären Embryosackkern verschmelzen. Dieser Verschmelzungsvorgang dauert bei *Lloydia* längere Zeit. Ich konnte ihn in vielen Schnitten in verschiedenen Stadien feststellen. Im Laufe des Befruchtungsvorganges

vorganges wächst ein Pollenschlauch mit drei Kernen (einem Pollenschlauchkern und zwei Spermakernen) durch den Griffelkanal in den Fruchtknoten und zu einer der vielen Samenanlagen. Er dringt durch das Mikropylen- und Nuzellusgewebe ein in den Embryosack, wo er seinen Inhalt meist in eine der beiden Synergiden entleert. Diese wird dadurch zerstört. Von den drei Kernen des Pollenschlauches habe ich bei *Lloydia* den vegetativen (Pollenschlauchkern) nie beobachten können. Es scheint, daß er schon vor dem Eintritt des Pollenschlauches in den Embryosack resorbiert wird, wie dies von vielen Autoren bei Befruchtungsuntersuchungen an anderen Pflanzen festgestellt wurde. Die Pollenschlauchwandsubstanz — aus der Färbung zu schließen, dürfte es sich um Zellulose handeln — ist dagegen noch längere Zeit im Mikropylarbereich sichtbar, so daß die befruchtete Samenanlage als solche sofort zu erkennen ist.

Nach Auflösung der Synergide, in die der Pollenschlauchinhalt abgegeben wurde, werden die beiden Spermakerne frei, und der eigentliche Befruchtungsvorgang setzt ein. Der eine der Kerne verschmilzt mit der Eizelle (eventuell Eikern), und der andere wandert nach dem Embryosackzentrum und verschmilzt mit dem sekundären Embryosackkern zum primären Endospermkern (Abbildung 34). Damit ist gesagt, daß der Befruchtungsvorgang eigentlich ein doppelter ist, und da er in dieser Weise sämtliche Angiospermen charakterisiert, spricht man bekanntlich von der Doppelbefruchtung der Angiospermen. Es sei noch erwähnt, daß in allen Befruchtungsstadien bei *Lloydia* die Spermakerne viel kleiner sind als die zu befruchtenden Makrosporenkerne (Abbildung 34). Der Spermakern, der sich nach dem Embryosackzentrum begibt, scheint indessen auf seiner Wanderung eine nicht unbeträchtliche Volumenzunahme zu erfahren. Die Befruchtung des Polkernes kann ferner auch bei *Lloydia* in ihrem Ablauf etwas variieren. Oft befruchtet ein Spermakern einen noch primären Polkern, und erst nachher erfolgt die Verschmelzung mit dem zweiten Polkern zum primären Endospermkern. Ein sehr schönes Verschmelzungsstadium zeigt Abbildung 34 b, indem alle drei Kerne gleichzeitig miteinander verschmelzen.

Da nun bei *Lloydia* der chalazale Polkern triploid, der mikropylare haploid und der befruchtende Spermakern ebenfalls haploid ist, resultiert aus diesen Verschmelzungsvorgängen ein pentaploider Endospermkern. Das steht im Gegensatz zu den Verhältnissen beim Normaltypus der Embryosackentwicklung. Dort liefern zwei haploide Polkerne zusammen mit einem haploiden Spermakern einen triploiden Endospermkern. Nun muß aber gesagt sein, daß die pentaploide Chromosomenzahl im Endospermkern von *Lloydia* nur theoretisch besteht, nicht aber cytologisch nachgewiesen wurde. Es ist mir nicht gelungen, die wirkliche Chromosomenzahl dieses Kernes in einer Teilung festzustellen. Ich fand in meinen Präparaten ein einziges



Stadium der ersten Teilung eines Endospermkernes, und zwar handelt es sich um eine Metaphase in Seitenansicht. Das Stadium spricht aber nicht für eine um soviel erhöhte Chromosomenzahl. Geitler macht in seinem « Grundriß der Cytologie » 1934 die Angabe, daß bei der Embryo-

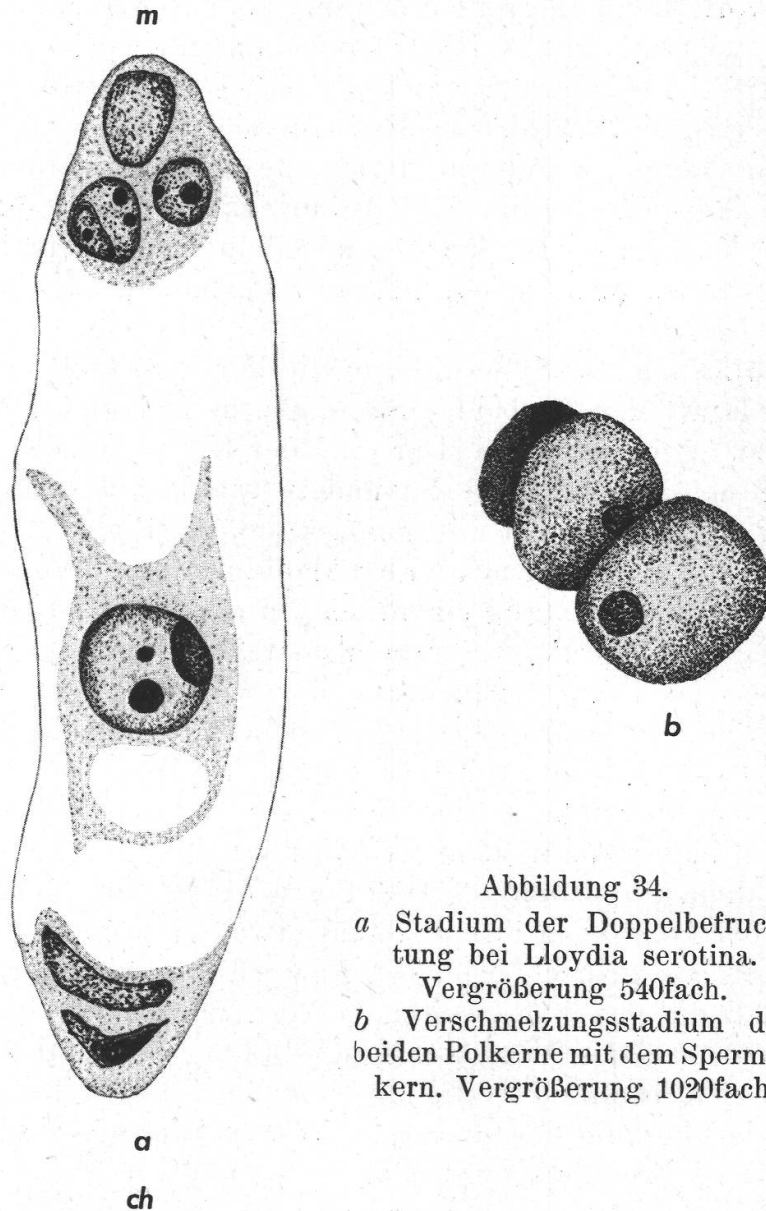


Abbildung 34.

*a* Stadium der Doppelbefruchtung bei *Lloydia serotina*.

Vergrößerung 540fach.

*b* Verschmelzungsstadium der beiden Polkerne mit dem Spermakern. Vergrößerung 1020fach.

bildung von *Fritillaria pentaploides* Endosperm gebildet werde. Er sagt aber nichts darüber aus, ob durch eine cytologische Nachprüfung der Verhältnisse der Nachweis hierfür tatsächlich einmal erbracht wurde. Man kann sich denken, daß nach der Verschmelzung der Kerne eine Reduktion der Chromosomen im Sinne einer Regulation auf die diploide oder triploide Chromosomenzahl erfolgt. Eine Untersuchung steht aber — wie gesagt — meines Wissens aus.

d) Endosperm- und Embryobildung.

Nach erfolgter Befruchtung zeigen bei *Lloydia serotina* alle neben Eizelle und Endospermkern noch im Embryosack befindlichen Zellen typische Zeichen beginnender Auflösung, und nach relativ kurzer Zeit können sie nicht mehr nachgewiesen werden. Die befruchtete Eizelle macht zunächst noch eine kurze Ruheperiode durch, während der Endospermkern ihr in seiner Weiterentwicklung vorausseilt. Auf eine erste Kernteilung folgen in kurzen Abständen weitere Teilungen, die vorläufig nicht begleitet sind von Zellbildungen. Es entstehen auf diese Weise im Embryosack in kurzer Zeit eine größere Anzahl von freien Kernen, umhüllt von Plasma, das sog. nucleäre Endosperm (Abbildung 35 a). Die Endospermkerne von *Lloydia serotina* sind verhältnismäßig groß und zeigen meist zwei bis vier Nucleolen. Das spricht immerhin für die vorhandene Polyploidie dieser Kerne. In Schnitten mit etwas älterem Endosperm findet man mehr und mehr Phragmoplasten, die die Bildung von Zellmembranen einleiten und auf diese Weise das nucleäre Endosperm überführen in zelluläres Endosperm. Jeder Kern ist nach Abschluß dieses Vorganges umgeben von einer großen Zelle (Abbildung 35 b). Ein Vergleich der Zellkerne im nucleären und zellulären Endosperm zeigt, daß das Kernvolumen im Laufe dieser Entwicklung bedeutend abnimmt. In den Endospermzellen findet nach und nach eine Anlagerung von Nährmaterial statt. Bekanntlich dient das Endosperm der Ernährung des wachsenden Embryos. Bei *Lloydia* besteht das Nährmaterial aus kleinen, weißen Körnchen, die eine negative Stärkereaktion, mit Jod-Jodkali dagegen eine positive Eiweißreaktion zeigen. Auch Fett ließ sich mit Sudan III leicht nachweisen. Noch während der Anlagerung von Eiweiß-Nährmaterial in den Endospermzellen löst sich das Nuzellusgewebe um den Embryosack herum auf. Ein sog. Perisperm, ein Nuzellargewebe, das noch nach dem Entwicklungsbeginn des Embryos als Nährgewebe erhalten bleibt, ist also nicht vorhanden.

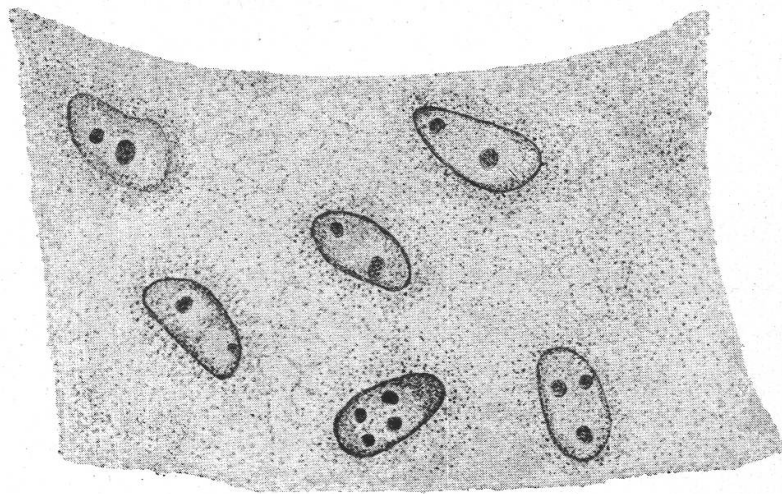
Noch im Stadium des nucleären Endosperms setzt auch die Weiterentwicklung der befruchteten Eizelle ein. Diese beginnt beträchtlich an Volumen zuzunehmen, und war das Zellplasma zur Zeit der Befruchtung mehr oder weniger gleichmäßig, so bilden sich nun im Zusammenhang mit dieser Größenzunahme Vacuolen.

Die weiteren Entwicklungsvorgänge seien nun zuerst für die Angiospermen in ihrer Gesamtheit kurz charakterisiert, um den Vergleich mit den etwas abweichenden Verhältnissen bei *Lloydia* zu erleichtern. Ich zitiere zu diesem Zwecke S c h n a r f :

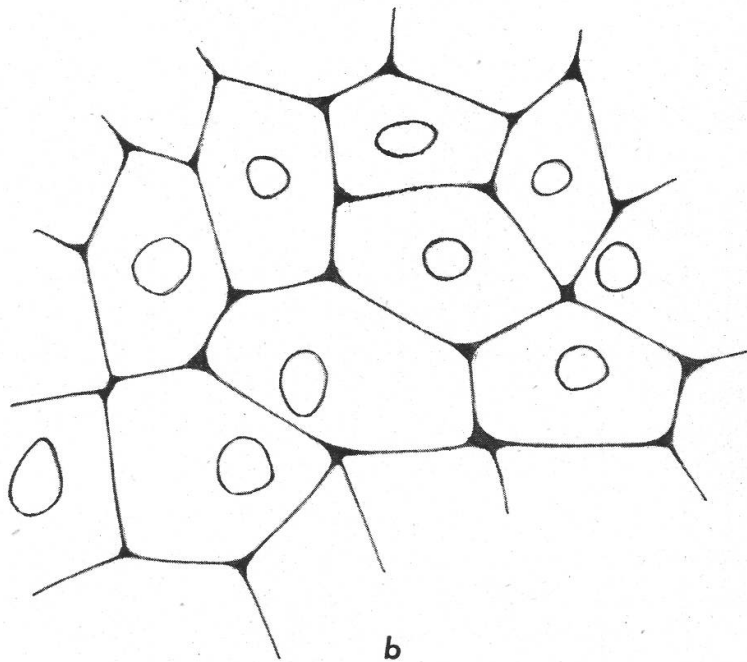
« Im allgemeinen können wir sagen, daß bei den *Angiospermen* aus der Eizelle zunächst ein kurzes, selten ein längeres fadenförmiges Gebilde entsteht, dessen terminales Ende den im fertigen Samen enthaltenen Keimling erzeugt, während der übrige Teil desselben an der Bildung des



Keimlings keinen Anteil hat und früher oder später desorganisiert wird. Dieser Teil heißt *Suspensor* oder *Keimträger*. Das aus der Eizelle hervorgehende Gebilde bezeichnen wir als *Proembryo*, solange noch



a



b

Abbildung 35.  
a Nucleäres Endosperm. b Zelluläres Endosperm.  
Vergrößerung 540fach.

nicht diejenigen Teilungen stattgefunden haben, welche die Ausbildung des Keimlings einleiten. Da in der Regel das Auftreten von Zellwänden in der terminalen Zelle die erste Teilung ist, mit der die Differenzierung des Embryos beginnt, können wir meist das Proembryostadium leicht begrenzen, usw. »

Im Bestreben, eine Übersicht der Entwicklungsverhältnisse zu vermitteln, kommt S c h n a r f zu einer Einteilung in Typen. Er betont, daß diese lediglich als Mittel zur übersichtlichen Darstellung aufgefaßt werden darf. Unser derzeitiges Wissen sei noch viel zu lückenhaft, als daß der vorliegende Befund zu einem natürlichen System der Embryonalentwicklung verwertet werden könnte. Der größte Teil der vorhandenen Kenntnisse gehe zurück auf S o u è g e s. (Von R. S o u è g e s existieren über 50 Publikationen aus der Zeit von 1907 bis 1927 über die Embryoentwicklung in den verschiedenen Familien der *Angiospermen*. Vgl. S c h n a r f.)

S c h n a r f unterscheidet nun zunächst zwei Hauptformen der Embryoentwicklung :

1. G e g l i e d e r t e E m b r y o n e n. Ein Embryo mit deutlich abgesetztem Suspensor ist vorhanden, und zur Zeit, da sich der Same von der Mutterpflanze ablöst, zeigt der Embryo eine Gliederung in Kotyledonen (oder Kotyledo), Hypokotyl, Vegetationspunkt des Stengels und der Wurzel.
2. U n g e g l i e d e r t e E m b r y o n e n. Bis zur Samenreife wird nur eine ungegliederte Zellmasse gebildet.

Die gegliederten Embryonen sind in den allermeisten Fällen dadurch charakterisiert, daß die Eizelle im Laufe der ersten Teilung durch eine q u e r g e s t e l l t e Wand in zwei übereinanderliegende Zellen zerlegt wird. Es werden die von S o u è g e s gebrauchten Zeichen cb und ca benutzt (cb = cellule basale, diejenige primäre Tochterzelle der Eizelle, welche an der Wand des Embryosackes angeheftet ist; ca = cellule apicale, die apicale Zelle). Der Einteilung S c h n a r f s folgend, haben wir innerhalb der gegliederten Embryonen der *Dikotyledonen* fünf Typen zu unterscheiden, von denen uns in diesem Zusammenhange der letzte, der C a r y o p h y l l a c e e n t y p u s interessieren soll. Er wird folgendermaßen gekennzeichnet :

cb erfährt keine Teilung und wird zu einer großen Suspensorzelle;  
ca erzeugt den Embryo und den übrigen Suspensor.

Nach den heutigen Kenntnissen scheint ein grundsätzlicher Unterschied zwischen der Embryoentwicklung der *Dikotyledonen* und der *Monokotyledonen* nicht zu bestehen. Diese Übereinstimmung geht soweit, daß sich die Aufstellung besonderer Typen für die *Monokotyledonen* erübrigt.

Um nun wieder auf die Verhältnisse bei *Lloydia* zu kommen, ergab die Untersuchung, daß die befruchtete Eizelle im Laufe der Volumen-zunahme vor der Teilung auch ihre Form verändert. Zur Zeit der ersten Teilung erscheint sie birnenförmig, blasig aufgetrieben, mit typisch hypertrophiertem Zellkern (Abbildung 36 a). Die erste Teilung verläuft ausgesprochen inäqual. Die von der Eizelle in Querrichtung abgeschnürte



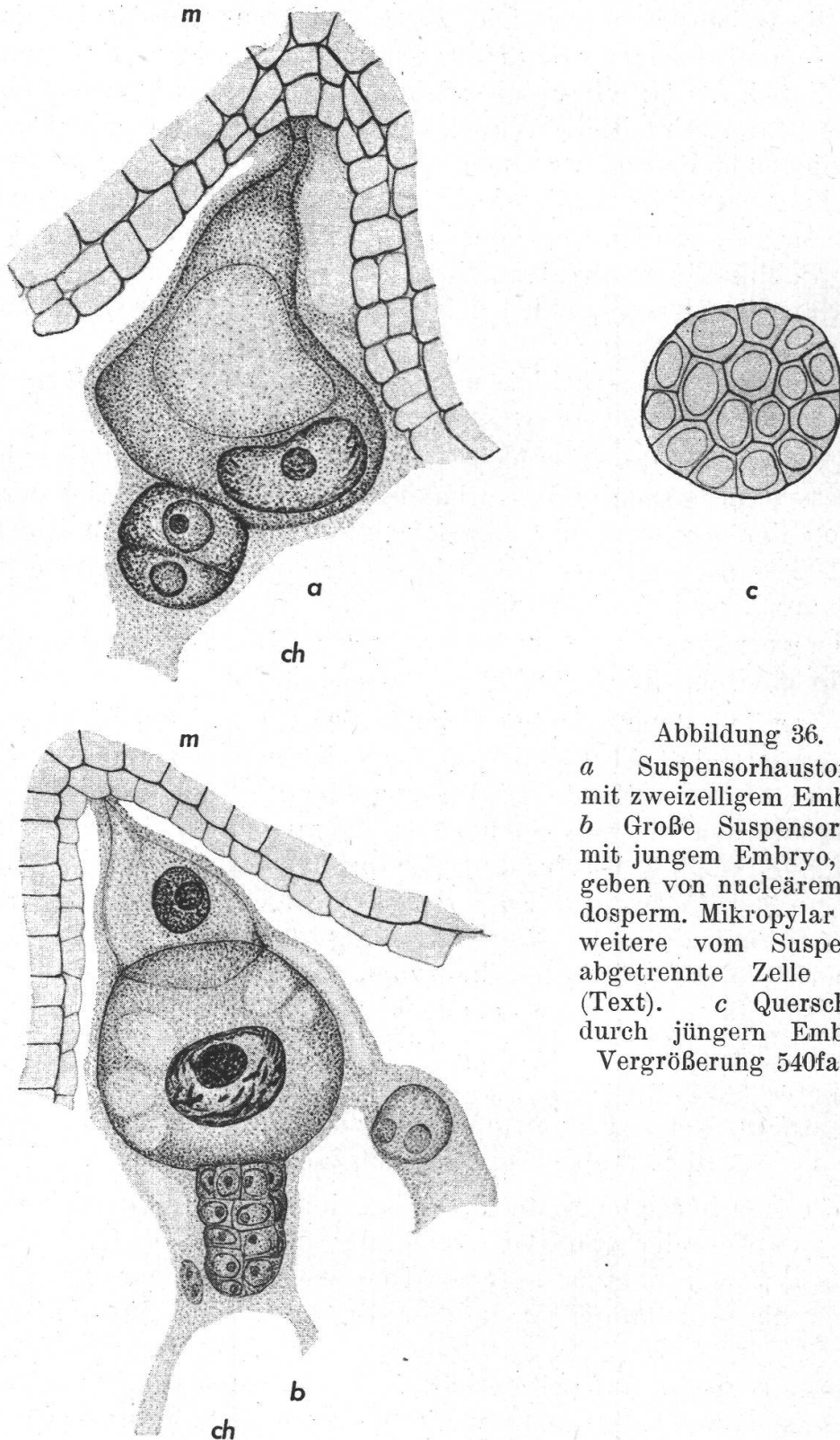


Abbildung 36.

*a* Suspensorhaustorium mit zweizelligem Embryo.  
*b* Große Suspensorzelle mit jungem Embryo, umgeben von nucleärem Endosperm. Mikropylar eine weitere vom Suspensor abgetrennte Zelle (vgl. (Text)). *c* Querschnitt durch jüngern Embryo.  
 Vergrößerung 540fach.

ca-Zelle dürfte in den meisten Fällen etwa  $\frac{1}{6}$  bis  $\frac{1}{10}$  des Volumens der cb-Zelle einnehmen. An der weitem Bildung von Suspensor und Embryo beteiligt sich cb überhaupt nicht mehr, scheint also ein typisches S u s -

sensorhaustorium vorzustellen, das nur noch im Dienste der Ernährung des wachsenden Embryos steht. Abbildung 36 b zeigt sehr schön die Verbindung dieses Haustoriums mit dem zu dieser Zeit noch nucleären Endosperm im Embryosacke. In dieser Abbildung wurde auf der Mikropylarseite der Suspensorzelle noch eine weitere Zelle zur Darstellung gebracht, die, wie eindeutig feststeht, auch aus der Suspensorzelle abgetrennt wurde. Bei verschieden hoher Einstellung des betreffenden Schnittes läßt sich nämlich sehr schön ein linsenförmiger Ausschnitt in der Suspensorzelle verfolgen, der genau der Form der genannten Zelle entspricht. In zwei weiteren Schnitten zeigten sich die gleichen Verhältnisse. Es steht außer Zweifel, daß dieses Verhalten der Suspensorzelle einen Ausnahmefall in der Entwicklung des Embryos vorstellt. Suspensorzellen, die in der beschriebenen Weise als Haustorium ausgebildet sind, machen normalerweise keine Teilungen mehr durch. Eine Verwechslung mit einem der zu dieser Zeit noch nucleären Endospermkerne ist aber ausgeschlossen. Wir haben in allen Fällen typische Zellen vor uns. Über das Schicksal der abgetrennten Zelle, die in allen Fällen auf der mikropylaren Seite des Suspensors liegt, läßt sich nicht viel sagen. Es scheint, daß sie nach einiger Zeit desorganisiert und aufgelöst wird. In älteren Embryostadien ließ sie sich nie mehr nachweisen. Ebenfalls kann ich keine genauen Angaben über die Zeit ihrer Abtrennung machen. Aus der Deutlichkeit der Stadien zu schließen, erfolgt diese aber erst, nachdem die ersten Teilungen der ca-Zelle stattgefunden haben. Abschließend sei gesagt, daß wir diese nachträgliche Teilung der Suspensorzelle als abnormales Verhalten bewerten und ihr keine besondere Bedeutung beimessen. In der Mehrzahl der untersuchten jungen Embryostadien teilt sich die einmal als solche ausgebildete Suspensorzelle nicht mehr.

Aus der ca-Zelle entsteht der eigentliche Embryo. Die ersten Teilungen dieser Zelle verlaufen in der Querrichtung (Abbildung 36). Schon sehr früh werden aber auch Längswände angelegt, und verschiedene Schnitte junger Embryonen zeigen in bezug auf die Teilungsrichtung der Zellen ein ganz unregelmäßiges Verhalten. Man findet ziemlich oft auch « schiefe Zellwände », die in verschiedenen Winkeln zueinander stehen. Wenn wir also nach S c h n a r f auf Grund der zum erstenmal angelegten Längswände zwischen Proembryo und Embryo unterscheiden, so muß bereits die erste Zelletage, die auf die große cb-Zelle folgt, als eigentliches Embryonalmaterial angesehen werden, und der Proembryo ist beschränkt auf cb. Der Embryo wächst in der Weise, daß in rasch aufeinanderfolgenden Teilungen aus der ca-Zelle ein säulenartiger Gewebekörper entsteht, der mehr oder weniger regelmäßigen Etagenbau zeigt (Abbildung 36 b). Die Zahl der Zellen pro Etage wechselt; schon junge Embryostadien zeigen aber meist mehr als acht Zellen, was sich leicht in Querschnitten feststellen läßt (Abbildung 36 c). Wenn die Embryo-



säule eine bestimmte Länge erreicht hat, scheinen vorwiegend perikline Teilungen (Schälteilungen) einzusetzen, und es kommt zur Ausbildung einer Embryokugel (Abbildung 37). Ich konnte diese Teilungsvorgänge im einzelnen nicht genau verfolgen. Es steht aber fest, daß sie niemals mit der Regelmäßigkeit ablaufen, wie dies *Souèges* zum Beispiel für *Capsella bursa pastoris* beschreibt, wo aus einer Quadrantenetage zunächst eine Oktantenetage, dann eine äußere Dermatogenschicht und eine innere, in Periblem und Plerom zerfallende Schicht ausgebildet wird.

In dem Maße, wie die Embryokugel anwächst, schwindet das einzellige Suspensorhaustorium, und bei vollkommener Ausbildung derselben ist es nur noch als nahezu vollständig desorganisierte Plasmamasse zu erkennen (Abbildung 37 b). Inzwischen aber haben sich aus dem Material der ursprünglichen Embryosäule eigentliche Suspensorzellen differenziert. In Abbildung 37 a sind zwei, in Abbildung 37 b vier Etagen zu unterscheiden. Es sind natürlich die dem in Auflösung begriffenen Suspensorhaustorium am nächsten liegenden Schichten. Die einzelnen Suspensorzellen sind etwas größer als die Embryonalzellen und erscheinen im Präparat, gefärbt mit Hämatoxylin nach *De la field*, deutlich heller als die dunkelblauen Zellen der Embryokugel. Zu dieser Zeit ist der ganze, nun sehr große Embryosack angefüllt mit zellulärem Endosperm. Mit der Ausbildung einer gleichmäßigen Embryokugel hat der Embryo seine Entwicklung in der Hauptsache abgeschlossen. Er wächst noch etwas in die Länge, erhält so eine leicht ovale Form und geht in diesem Stadium der Samenruhe entgegen.

Die Umwandlung der Samenanlage zum Samen setzt schon zur Zeit der Endospermbildung ein. Die beiden Integumente werden zur Samenschale. Bei *Lloydia* ist diese zunächst derb-zäh und im reifen Samen hart und von leuchtend dunkelroter Farbe. Das Gewebe des innern Integumentes übernimmt zum Teil schon nach erfolgter Auflösung des Nuzellusgewebes dessen Aufgabe und wird zur Samenhaut. Die für den anatropen Samen charakteristischen Teile desselben lassen sich bei *Lloydia* gut unterscheiden, nämlich die Raphe = Samennaht, in der das vom Funiculus kommende Leitbündel verläuft, der Nabel = Hilum, die Abbruchstelle des Funiculus, und die Mikropyle, als künftige Austrittsstelle der jungen Pflanze.

Schnitte durch reifen Samen von *Lloydia serotina* zeigen nun, daß eine Differenzierung des Embryos in Kotyledo, Hypokotyl, Vegetationspunkte von Stengel und Wurzel nicht erfolgt ist. Es läßt sich in der länglichen Embryokugel nicht die geringste Gliederung in die Teile der zukünftigen Pflanze feststellen. Wir haben also, der Einteilung von *Schnarf* folgend, einen ungegliederten Embryo vor uns, der aber einen Suspensor aufweist. In seiner Entwicklung zeigt derselbe aber recht große Ähnlichkeit mit dem früher angeführten *Caryophyllaceentypus* der gegliederten Embryonen.

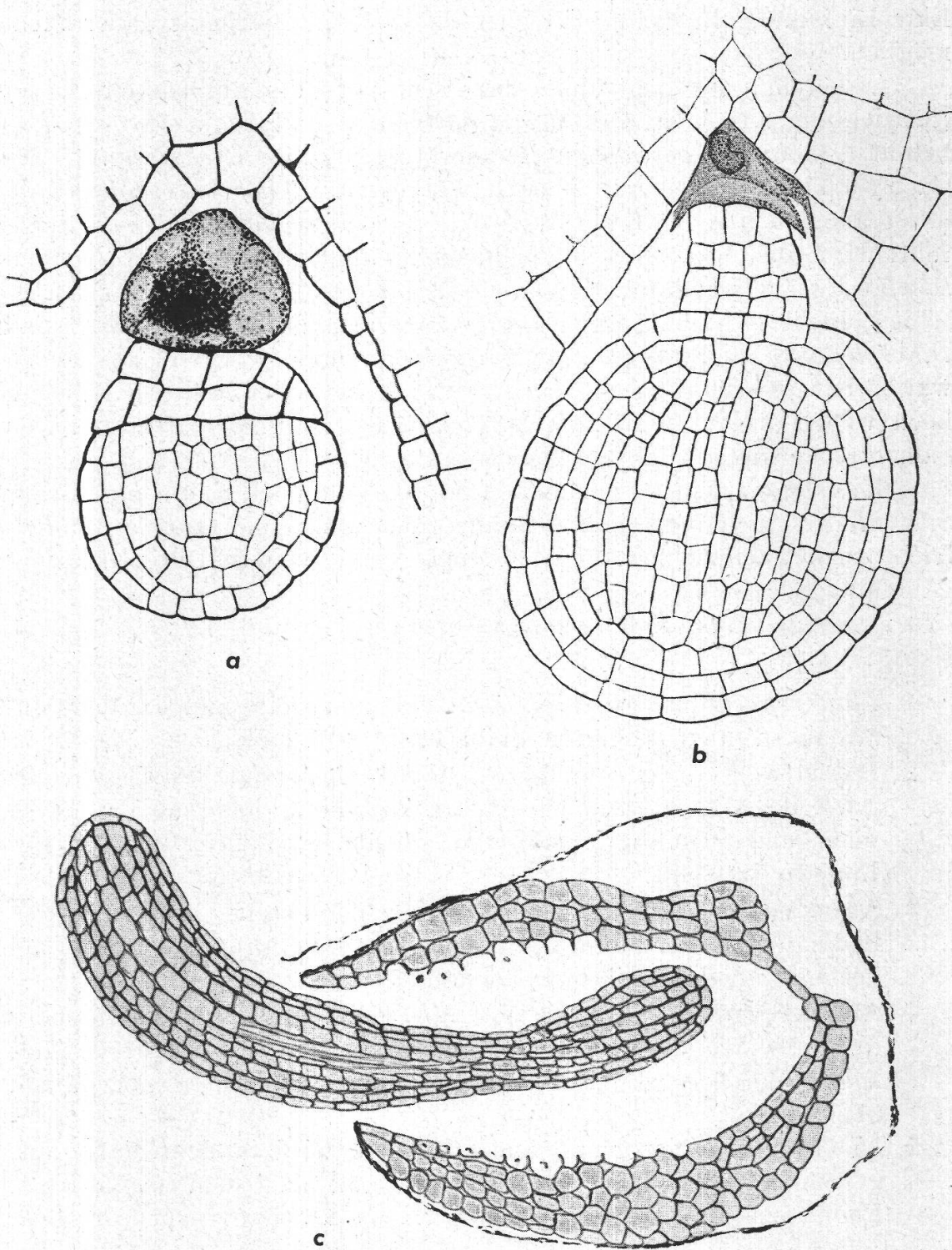


Abbildung 37.

- a* Junger Embryo im Längsschnitt. Suspensorhaustorium z. T. desorganisiert, neu ausdifferenzierte Suspensorzellen deutlich zu erkennen. Vergrößerung 540fach.
- b* Vollständige Embryokugel mit Suspensor aus 4 Zelletagen. Ates Suspensorhaustorium weitgehend aufgelöst. Vergrößerung 405fach.
- c* Junger Keimling. Samenschale und das in Auflösung begriffene Endosperm gut kenntlich. Vergrößerung 110fach.



Eine Einreihung in das S c h n a r f s c h e Schema erscheint daher nicht möglich.

Es sei nun noch erwähnt, daß S c h n a r f die Ähnlichkeit in der Entwicklung zwischen *Sagittaria sagittaeifolia* und *Sagina procumbens* betont. *Sagina procumbens* ist der eigentliche Repräsentant des C a r y o p h y l l a c e e n t y p u s , während *Sagittaria sagittaeifolia* meist als Beispiel der Embryoentwicklung bei *Monokotyledonen* angeführt wird. Das deckt sich mit meinem Befund an *Lloydia serotina* und scheint tatsächlich dafür zu sprechen, daß ein grundsätzlicher Unterschied in der Embryoentwicklung zwischen *Monokotyledonen* und *Dikotyledonen* nicht besteht, wie schon an anderer Stelle angegeben wurde. Ferner bemerkt S c h n a r f , daß innerhalb der in dieser Hinsicht noch wenig untersuchten *Monokotyledonen* auch *Peperomia* im reifen Samen einen ungegliederten Embryo aufweist.

Bei *Lloydia* geht das ungegliederte Stadium noch weiter als bis zur Samenreife. Auch in Keimlingen mit einem bis 8 mm langen Wurzeltriebe fehlt nach meinen Beobachtungen jede weitere Differenzierung (Abbildung 37 c).

Fassen wir nun die Resultate unserer Untersuchung kurz zusammen, so ergibt sich :

1. *Lloydia serotina* besitzt zur Zeit der Samenreife und darüber hinaus einen ungegliederten Embryo.
2. Die erste Teilung der Eizelle liefert eine große Suspensorzelle (cb-Zelle), die sich an der weiteren Ausbildung des Embryos direkt nicht mehr beteiligt, und eine apicale (ca-Zelle), aus der der Embryo entsteht.
3. Ausnahmsweise macht auch die Suspensorzelle nochmals eine inäquale Teilung durch. Die dabei nach der mikropylaren Seite abgetrennte Zelle degeneriert nach einiger Zeit.
4. Aus der ca-Zelle entsteht im Laufe vieler und rasch aufeinander folgender Teilungen zuerst ein länglicher Gewebekörper, der später durch perikline Teilungen in eine typische Embryokugel übergeht.
5. Die ursprüngliche große Suspensorzelle wird in dem Maße aufgelöst, als der Embryo anwächst, und aus dem eigentlichen Embryomaterial differenzieren sich neue, kleinere Suspensorzellen.

Zum Schluß seien noch ein paar Angaben über die Keimfähigkeit der Samen von *Lloydia serotina* gemacht. Ich habe versucht, Samen, die im August noch in der Fruchtkapsel am Standort gepflückt wurden, schon einen Monat später zum Auskeimen zu bringen. Weder die auf Fließpapier noch die in Erde ausgelegten Samen zeigten aber die gewünschte Keimung. Auch der Versuch, die Samen vor dem Auslegen eine Woche lang im Gefrierkasten eingefroren zu halten, führte nicht

zum Ziele in dieser Zeit. Im Dezember ausgelegte Samen keimten dagegen nach kurzer Quellung recht gut, und im März ohne vorherige Quellung direkt auf Fließpapier gebrachte und bei 20° C gehaltene Samen zeigten eine noch bessere Keimfähigkeit, indem von 130 ausgelegten Samen 101 im Laufe von 2 Wochen Keime anlegten. Das entspricht einer Keimfähigkeit von 78 %. Dieses gute Resultat deutet sehr auf einen normalen Ablauf der Sexualvorgänge hin und erlaubt darüber hinaus den Schluß auf die normale Ausbildung von Makrospore und Mikrospore. Eine Samenruhe von zirka 3 Monaten muß aber, wie es scheint, eingehalten werden, bevor die Keimung eingeleitet werden kann.

## 2. Cytologische Befunde an Wurzelspitzen.

Leider besaß ich kein Material zum Studium der meiotischen Teilungen an Pollenmutterzellen von *Lloydia serotina*, und die entsprechenden Teilungsstadien in Embryosackmutterzellen in meinen Präparaten erwiesen sich zur Feststellung der Chromosomenzahl als

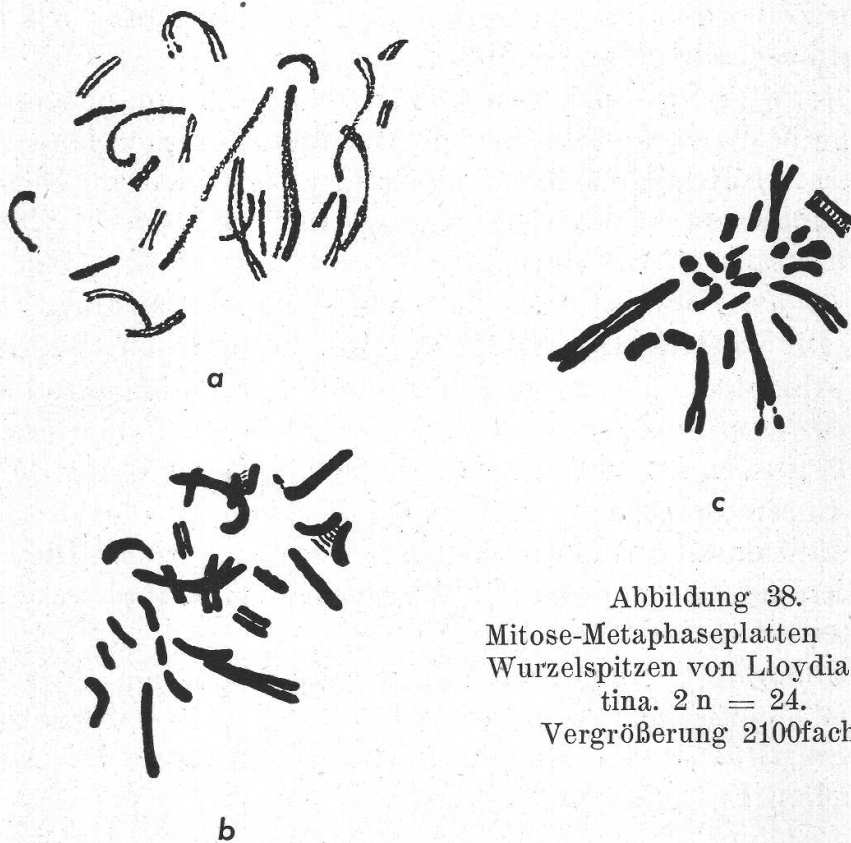


Abbildung 38.  
Mitose-Metaphaseplatten aus  
Wurzelspitzen von *Lloydia serotina*.  $2n = 24$ .  
Vergrößerung 2100fach.

unbrauchbar. Die Behandlung von Wurzelspitzen junger Keimlinge nach der Feulgen'schen Nucleal-Quetschmethode führte aber auch hier bald zu brauchbaren Resultaten.

Newton (1925) gibt die Chromosomenzahl für *Lloydia serotina* mit  $n = 12$  an. (Es ist dies zugleich die einzige Angabe, die ich in der



Literatur über *Lloydia serotina* finden konnte.) In der Nachprüfung ergab sich bald die Bestätigung dieses Befundes, indem in drei mitotischen Metaphaseplatten einwandfrei die  $2n$ -Zahl von 24 Chromosomen festgestellt werden konnte (Abbildung 38). Die einzelnen Chromosomen zeigen das typische Aussehen der *Liliaceen*chromosomen, und in zwei Platten können deutlich Satelliten beobachtet werden.

## V. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse.

### A. *Gagea fistulosa*.

1. *Gagea fistulosa* als alpine *Gagea*spezies entwickelt sich nach dem *Fritillariatypus* der Embryosackentwicklung.
2. Unterschiede in der embryologischen Entwicklung innerhalb der verschiedenen alpinen Standorte und gegenüber den Tieflandformen konnten nicht festgestellt werden.
3. Im reifen Embryosack von *Gagea fistulosa* gelangen statt vollständiger Zellen nur nackte Kerne zur Ausbildung, was wir als Degenerationserscheinung bewerten.
4. Der reife Embryosack von *Gagea fistulosa* kann sieben oder acht Kerne besitzen, und die beiden Ausbildungsformen lassen sich eindeutig auf die mehr oder minder weit fortgeschrittene Degeneration des untersten chalazalen Kernes im sekundären vierkernigen Embryosack zurückführen.
5. Bei *Gagea fistulosa* fällt die sexuelle Fortpflanzung vollständig aus. Die Vermehrung erfolgt durch Brutknöllchen (Bulbillen).
6. Der Ablauf der meiotischen Teilungen der Pollenmutterzellen von *Gagea fistulosa* ist gestört, und der gebildete Pollen erscheint zu einem großen Teil schon zu Beginn seiner Entwicklung degeneriert.
7. Die Chromosomenzahl von *Gagea fistulosa* beträgt  $n =$  zirka 40 und fällt damit aus der normalen Reihe der *Liliaceen*. Die Paarungsstadien der Chromosomen in der meiotischen Prophase der Pollenmutterzellen sind abnormal.
8. Die abnorme Chromosomenzahl wie die abnormen Paarungsbilder in der meiotischen Prophase deuten auf den Bastardcharakter von *Gagea fistulosa* hin, und damit ließe sich auch der Ausfall der sexuellen Fortpflanzung erklären.

### B. *Lloydia serotina*.

1. Der Embryosack von *Lloydia serotina* entwickelt sich nach dem *Fritillariatypus*.
2. Standortsvarianten in bezug auf die embryologische Entwicklung konnten nicht festgestellt werden.

3. Der reife Embryosack von *Lloydia serotina* ist häufiger acht- als siebenkernig und besitzt öfters vollständige Zellen als nur nackte Kerne. Er erscheint daher weniger degeneriert als der von *Gagea fistulosa*.
4. Die Befruchtungsvorgänge verlaufen bei *Lloydia serotina* normal.
5. *Lloydia serotina* besitzt zur Zeit der Samenreife und darüber hinaus einen ungegliederten Embryo.
6. Die Embryoentwicklung verläuft ähnlich der des Schnarf'schen Caryophyllaceentypus der ungegliederten Embryonen.
7. Die ursprüngliche große Suspensorzelle wird in dem Maße aufgelöst, als der Embryo anwächst, und aus dem ursprünglich eigentlichen Embryomaterial werden neue kleinere Suspensorzellen differenziert.
8. Die von Newton mit  $n = 12$  angegebene Chromosomenzahl von *Lloydia serotina* wurde in Mitosen von Wurzelspitzen mit  $2n = 24$  bestätigt.

### Résumé.

Espèce alpine de gagée, *Gagea fistulosa* se développe, quant à son sac embryonnaire, suivant le type Fritillaire. La multiplication végétative par bulbilles remplace la reproduction sexuée totalement absente. La disparition de la reproduction sexuée est due à la dégénérescence avancée des grains de pollen. Ceux-ci présentent une perturbation du mécanisme des divisions méiotiques (figures anormales lors de l'appariement des chromosomes dans la prophase méiotique) et un nombre anormal de chromosomes  $n =$  environ 40, ce qui indique le caractère de bâtard de *Gagea fistulosa*.

Le sac embryonnaire de *Lloydia serotina* se développe aussi selon le type Fritillaire. Chez cette espèce, le processus de la fécondation est normal. *Lloydia serotina* possède, lors de la maturité des graines et encore plus tard, un embryon non segmenté, dont le développement est semblable à celui des embryons également non segmentés du type de Cariophyllacées décrit par Schnarf. On a trouvé comme nombre de chromosomes de l'espèce  $2n = 24$ , ce qui confirme le nombre de  $n = 12$ , donné par Newton.

### Literaturnachweis.

- Bambacioni, V., 1927. Come avviene in *Fritillaria persica* lo sviluppo del gametofito femminile e l'aumento dei cromosomi nella regione calazale. Rend. R. Acc. Lincei, Cl. fis. mat. e nat. Ser. VI, Vol. VI, II sem. pp. 544-546.
- 1928. Ricerche sulla ecologia e sulla embriologia di *Fritillaria persica*, Annali di Botanica, Vol. 18, fasc. 1, pp. 7-37.
- 1928. Contributo alla embriologia di *Lilium candidum*, Rend. R. Acc. Lincei, Cl. sc. fis. mat. e nat. Ser. VI, Vol. VIII, II sem. pp. 612-618.



- Bambocioni, V. e Giombini, A., 1930. Sullo sviluppo del gametofito femminile in *Tulipa Gesneriana*. Annali di Botanica, Vol. XVIII, fasc. 3, pp. 373-386.
- Bambocioni, V. e Mezzetti, 1931. Sullo sviluppo dell'embrione in *Tulipa Gesneriana*. Annali di Botanica, Vol. XIX, fasc. 1, pp. 145-155.
- Ernst, A., 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Fischer, Jena.
- Geitler, L., 1934. Grundriß der Cytologie. Borntraeger, Berlin.
- Hofmeister, W., 1849. Die Entstehung des Embryos der *Phanerogamen*. Leipzig.
- 1861. Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der *Phanerogamen*/II *Monokotyledonen*. Abhandl. d. K. S. Ges. d. Wissensch., Bd. VII.
- Irmisch, Th., 1863. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. Botan. Zeitung, Bd. 21, 1863.
- Maheshwari, P., 1937. A critical review of the types of embryosacs in *angiosperms*. The New Phytologist, Vol. 36, Nr. 5.
- Mauritzon, Joh., 1939. Die Bedeutung der embryologischen Forschung für das natürliche System der Pflanzen. Acta Univ. Lund, NS. 2, avd. 35/5. Lund.
- Němec, B., 1912. Über die Befruchtung bei *Gagea*. Bull. intern. de l'Académie des Sciences de Bohême.
- Newton, W. C., 1925. Chromosome studies in *Tulipa* and some related Genera. Journal Linnean Society Botany, 47, S. 339-354.
- Palm, B., 1915. Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der *Angiospermen*. Diss. Stockholm.
- Pascher, A., 1904. Übersicht über die Arten der Gattung *Gagea*. «Lotos», Neue Folge 1904, Bd. 24, 109.
- Romanov, J. D., 1936. Die Embryosackentwicklung in der Gattung *Gagea*. Salisb. Planta, Bd. 25, Heft 3, S. 438-458.
- Sakamura, P., and Stow, I., 1926. Über die experimentell veranlaßte Entstehung von keimfähigen Pollenkörnern mit abweichenden Chromosomenzahlen. Japan. Journ of Bot., Bd. 3 III.
- Schnarf, K., 1929. Embryologie der *Angiospermen* (Handbuch der Pflanzenanatomie, herausgegeben von K. Linsbauer, II. Abt., 2. Teil).
- 1931. Vergleichende Embryologie der *Angiospermen*. Gebr. Borntraeger, Berlin.
- Simoni, D., 1937. Osservazioni sulla fertilità e ricerche citologiche-embriologiche in *Tulipa Gesneriana* L. Inaug. Diss. aus dem Institut f. Allg. Bot., Universität Zürich. Bollettino della Società Ticinese di Scienze Naturali, Annata XXXII, Bellinzona, 1937.
- Stenar, H., 1927. Über die Entwicklung des siebenkernigen Embryosackes bei *Gagea lutea* Ker. Svensk. bot. Tidskr., Bd. 21, K. 344-360.
- Westergård, M., 1936. A cytological study of *Gagea spathacea* with a note on the chromosome number and embryosac formation in *Gagea minima*. Comptes rendus des travaux du laboratoire Carlsberg, Série physiologique, vol. 21, n° 18.
-