

ZUR ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER SOLANACEEN. DIE ENDOSPERMBILDUNG VON DATURA METEL L.

— Dr. Ljubiša M. Glišić —

(Beograd, 20. IV. 1928.).

Unsere Kenntnisse über den Vorgang der Endospermbildung bei den *Solanaceae* sind noch sehr unbefriedigend, obwohl sonst die Literatur über diese Tubiflorenfamilie eine sehr umfangreiche ist. Die vorliegenden Angaben über die Endospermentwicklung beziehen sich auf eine geringe Zahl der untersuchten Arten und sind besonders in bezug auf die Reihenfolge der ersten Endospermteilungsschritte mangelhaft. Dies kommt zum großen Teile daher, daß diese Angaben aus den Untersuchungen hervorgegangen sind, denen eine andere Fragestellung zugrunde lag. Bekanntlich verläuft die Endospermbildung innerhalb der Familie der *Solanaceae* nach zwei ganz verschiedenen und extremen Typen. Bei *Schizanthus pinnatus* (Samuelsson, 1913; Dahlgren, 1923) und *Salpiglossis picta* (Hofmeister, 1858) wurde der nukleare, bei vielen anderen hingegen eine schon von Anfang an zellulare Entwicklungsweise des Endosperms nachgewiesen (Hegelmaier, 1886, für *Atropa Belladonna*; Guignard, 1902, für *Datura laevis* und *Nicotiana Tabacum*; Samuelsson, 1913, für *Scopolia carniolica*, *Solanum nigrum*, *Physochlaena orientalis*; Dahlgren, 1923, für *Petunia nyctaginiflora* und *Salpiglossis variabilis*). Vor kurzem entdeckte Svensson (1926) bei *Hyoscyamus niger* ein höchst interessantes und phylogenetisch wichtiges Verhältnis bei der Endospermbildung, welches sehr an die helobiale Entstehungsweise erinnert. Er sprach die Vermutung aus, daß hier ein intermediärer Typus vorliegen sollte, also ein solcher, welcher den primitiveren nuklearen mit dem abgeleiteten zellularen Typus verbindet. Außerdem hat Svensson bei derselben Pflanze auch andere Modi der Endospermbildung beobachtet.

Die ältesten Angaben über die nukleare Endospermbildung bei den *Solanaceae* rühren von Hofmeister (1855, 1858) her.

Bei *Hyoscyamus orientalis*, *Scopolia atropoides*, *Salpiglossis picta* wird nach ihm (1858) „sehr früh schon, noch vor der ersten Theilung des befruchteten Keimbläschens, der Embryosack von wenigen großen, frei entstandenen Endospermzellen ausgefüllt, durch deren oft wiederholte Theilung die Zellenzahl des Eiweißes fortan rasch wächst“. In einer früheren Arbeit (1855, S. 260) betont Hofmeister ausdrücklich, daß „bei allen Solanaceen dagegen dies Gewebe (Endosperm) durch freie Zellbildung entsteht“. Dieser allgemeine Schluß hat sich entschieden auf einem Beobachtungsfehler gegründet und wurde durch die späteren Untersuchungen anderer Forscher widerlegt (Schnarf, 1917 a).

Guignard (1902) hat bei *Datura laevis* (und *Nicotiana Tabacum*?) die zellulare, sog. Strickleiter- oder Ericaceen-Form des Endosperms (Schnarf, 1928) beschrieben. „Le premier cloisonnement divise transversalement le sac embryonnaire en deux grandes cellules superposées; puis chacune d'elles subit une bipartition dans la même direction (fig. 44), et, à partir de ce moment, les divisions se produisent dans des plans variables (fig. 45)“. Ein solcher Typus dürfte innerhalb der *Solanaceae* als der primitivste (Schnarf, 1917 a; Jacobsson-Stiasny, 1914) oder Grundtypus und alle andere Typen als von ihm abgeleitet angesehen werden. Guignard's Angaben schienen mir unsicher und dies veranlaßte mich zu einem zytologisch-embryologischen Studium der *Solanaceae*, worüber ich im folgenden berichten möchte.

Aus dem großen Solanaceenmaterial wählte ich zuerst die mir zur Verfügung stehende *Datura Metel* L. zur Nachprüfung der Endospermverhältnisse bei der Gattung *Datura*. Die Resultate, welche ich erhielt, weichen sehr weit von denen ab, die Guignard (1902) bei der nächst verwandten *Datura laevis* angibt. Leider konnte ich dieselbe *Datura*-Art nicht beschaffen und so bin ich nicht imstande über die Richtigkeit Guignard's Angaben zu urteilen, nämlich darüber ob die von ihm angeführte Teilungsfolge des Endosperms ganz feststeht. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß ein solcher primitiver Endospermtypus bei den *Solanaceae* existieren könnte. Vielleicht verläuft die Endospermbildung bei *Datura laevis* (und *Nicotiana Tabacum*?) anders, als bei *Datura Metel*. Jedenfalls verlangen die Angaben Guignard's eine Nachprüfung, um die Teilungsfolge der beiden ersten Teilungsschritte des Endosperms bei von ihm untersuchten Solanaceen-Arten in einwandfreier Weise festzustellen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß Guignard's Angaben richtig sind,

da der Verlauf der Endosperm bildung variieren kann, nicht nur bei verschiedenen Gattungen derselben Familie, sondern auch innerhalb der verschiedenen Arten derselben Gattung sowie innerhalb der Kreisformen derselben Art (Svensson, 1925, 1926; Schnarf, 1919; Gscheidle, 1924; u. a.). Bei Verwertung der Endospermmerkmale für die phylogenetische Ziele ist daher notwendig sehr kritisch und vorsichtig vorzugehen.

Als Fixierungsflüssigkeit habe ich ausschließlich Bouin-Lenoirsches Gemisch (645 ccm. Alk. 95%, 330 ccm. Formol, 25 ccm. Eisessig, 5 gr. Pikrinsäure) verwendet (Lenoir, 1926). Die 10 μ dicke Mikrotomschnitte wurden mit saurem Hämalan nach Mayer gefärbt und mit Eosin BA (Extra) nachgefärbt.

Die Entwicklung der Samenanlagen bei *Datura Metel* vollzieht sich in einer für die Mehrzahl der *Sympetalae* normalen und typischen Weise. In dem syndermalen Nuzellus ist frühzeitig eine einzige hypodermale Archesporzelle zu erkennen. Mehr als eine Archesporzelle wurde niemals beobachtet. Diese teilt sich zweimal unter sukzedaner Zellwandbildung, und das Produkt der beiden meiotischen Teilungen ist immer eine Reihe von vier übereinander gelagerten Makrosporen. Von den vier so entstandenen Makrosporen entwickelt sich die innerste ausnahmslos zu einem achtkernigen Embryosack (die Embryosackentwicklung folgt dem Normaltypus); die drei oberen werden frühzeitig verdrängt und von der heranwachsenden basalen Makrospore aufgezehrt. Mehrmals wurde die Spindel der heterotypischen Kernteilung beobachtet. Die Chromosomenzählungen ergaben die haploide Zahl $x = 12$, wie dies auch von andern Forschern für andere *Datura*-Arten angegeben wurde (Blakeslee, 1922, 1926/7; Boenicke, 1911).

Die Archesporzelle wächst zu Embryosackmutterzelle an, ohne Deckzellen abzugeben.

Der syndermale Nuzellus wird am Ende des Zweikernstadiums des jungen Embryosackes durchbrochen und verdrängt.

Die drei Antipoden zeichnen sich durch eine längere Persistenz aus und sind noch lange nach der Befruchtung sichtbar (Abb. 5), ohne aber eine auflösende Wirkung auf die benachbarten Zellen auszuüben.

Das Integumenttapetum besteht aus größeren und plasmareicheren Zellen, die eine kubisch-isodiametrische oder (stellenweise) eine radial gestreckte Form annehmen. Die Zellen dieser

Mantelschichte umkleiden den Embryosack in seiner ganzen Ausdehnung. Auffallend ist die mächtige Entwicklung des einzigen Integumentes.

Die Zellen, welche unmittelbar unter dem Embryosack in der Chalazagegend liegen, zeichnen sich durch Plasmaarmut und etwas verdickte Zellwände aus. Dieser kleine Zellenkomplex stellt das Hypostasengewebe dar, deren Zellen gegenüber der auflösenden Tätigkeit des Endosperms eine größere Widerstandsfähigkeit aufweisen, als die benachbarten Zellen des Integumentes. In späteren Stadien der Endospermentwicklung bildet die Hypostase ein resistenteres Postament, welches im Inneren des Endospermgewebes zurückbleibt.

Wie erwähnt, konnte ich in meinen Präparaten niemals die Anlagen von mehr als einem Embryosack beobachten. In dem Einkernstadium des jungen Embryosackes liegt der Kern am oberen Ende der Zelle, von einer dichteren Plasmamasse umschlossen, während der untere Teil der Zelle von einer großen Vakuole eingenommen wird. Die beiden Polkerne schmelzen frühzeitig zu einem recht großen sekundären Embryosackkern zusammen, welcher in unmittelbarem Kontakt mit dem Eiapparat bleibt und von der daselbst sich befindenden Hauptmasse des Zytoplasmas umgeben wird. Nicht selten liegt dieser Kern ein Stück von der Eizelle entfernt und dann steht er mittels einer sehr breiten und dichteren zytoplasmatischen Brücke mit dem Eiapparat in Verbindung.

Bei *Datura Metel* kommt regelmäßig Doppelbefruchtung vor. Ein außerordentlich weiter Pollenschlauch drängt sich durch den Mikropylekanal zum Embryosackscheitel vor, dringt in eine der Synergidae ein, wo er seinen Inhalt entleert. Diese Synergide geht darauf zugrunde. Etwas später sieht man, die beiden männlichen Kerne mit der Eizelle in Berührung zu kommen; sie haben ein ovales Aussehen und enthalten bloß einige Chromatinkörner aber keinen Nukleolus. Die zerstörte Synergide schwillt sehr stark an und streckt sich etwas auch in die Länge aus und wird länger als die Eizelle. Der Eiapparat nimmt fast die ganze obere Hälfte des Embryosackes ein (Abb. 1). Der Spermakern, welcher mit dem sekundären Embryosackkern zu verschmelzen hat, verläßt bald die Eizelle und gleich darauf wird der sekundäre Embryosackkern befruchtet. Während der Befruchtungsvorgänge bildet sich ein kleiner Nukleolus, der zum männlichen Kern angehört.

Die Eibefruchtung erfolgt in einem ziemlich späten Stadium der Samenentwicklung. Die beiden Geschlechtskerne bleiben eine Zeitlang in Berührung zusammen. Die Abb. 5 zeigt, daß in einem so späten Stadium, welches einem sechszelligen Endosperm entspricht, diese Kerne noch immer nebeneinander unverschmolzen stehen.

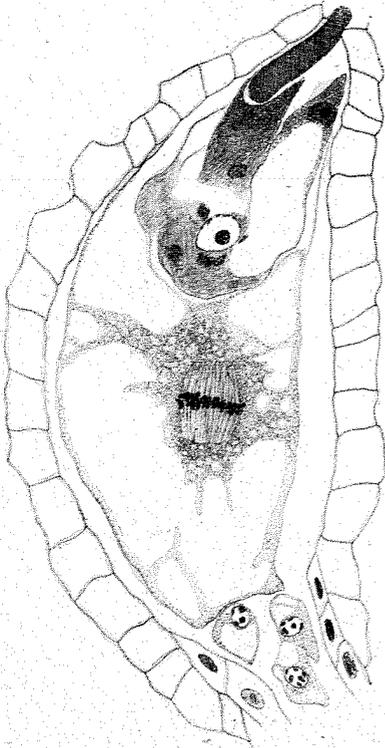


Abb. 1 Erster Teilungsschritt der Endospermanlage mit längsgestellter Kernspindel (Metaphase). Unten drei Antipoden und Nuzellusrest sichtbar, oben Oospore, beide Synergidae und ein Teil des Pollenschlauches. 712 \times

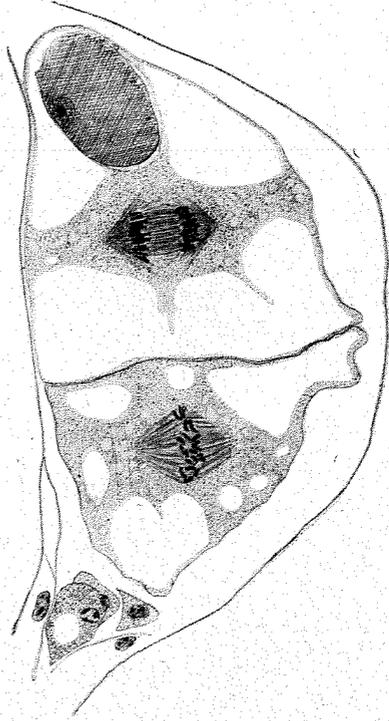


Abb. 2. Zweizelliges Endosperm. Der zweite Endospermtelungsschritt mit quergestellten Kernspindeln in beiden primären Endospermkammern; eine kurze Verspätung in der chalazalen Endospermzelle. Unten drei Antipoden sichtbar. 712 \times

Gleich nach der Befruchtung des sekundären Embryosackkernes fängt die Endosperm Bildung an. In bezug auf die Art und Weise, wie die Endospermzellen gebildet werden, weicht *Datura Metel* von allen bisher diesbezüglich untersuchten Repräsentanten der Familie der *Solanaceae* ab. Die Endosperm Bildung bei dieser Pflanzenart ist dadurch gekennzeichnet, daß

die Kernteilung schon von dem ersten Teilungsschritte an von einer Zellwandbildung begleitet wird. Das Endosperm ist von Anfang an zellular, aber von einem ganz andern Typus, als bei der nächst verwandten *Datura laevis* (Guignard, 1902). Die erste Kernteilung vollzieht sich in der Mitte des Embryosackes. Wie aus der Abb. 1 zu ersehen ist, teilt sich der primäre Endo-

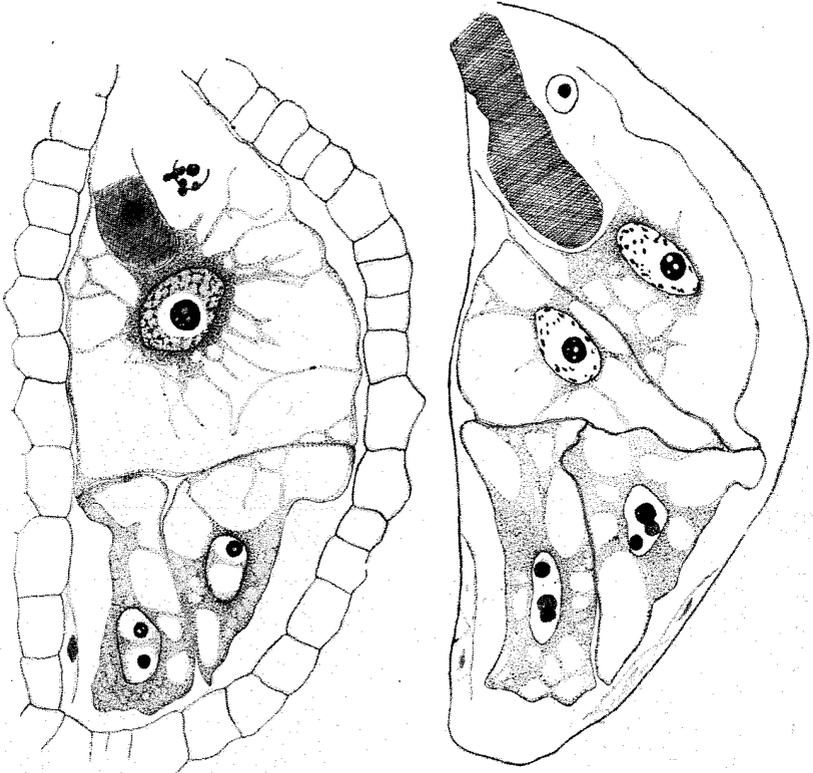


Abb. 3. Junges Endospermstadium. Die primäre chalazale Endospermzelle durch eine Längswand geteilt. Verspätung der Mitose in der primären mikropylaren Endospermzelle (der Kern in Prophase).

712 X

Abb. 4. Vierzelliges Endospermstadium. Die beiden primären Endospermzellen längsgeteilt. In den mikropylaren Zellen sieht man die Kerne in Vorbereitung für eine neue Teilung.

712 X

spermkern mit längsgestellter Kernspindel und die Endosperm-anlage wird unter Bildung einer quergestellten Zellwand in zwei ziemlich gleich große übereinander gelagerte primäre Endospermzellen zerlegt (Abb. 2). Die Orientierung der ersten Teilungswand ist in hohem Grade konstant; sie ist meistens quergestellt oder verläuft ein wenig schräg.

In den beiden so entstandenen Endospermkammern kommt es zur weiteren Teilung (Abb. 2 und 3). Aber die Gleichzeitigkeit des zweiten Teilungsschrittes hält in der oberen und unteren Kammer nicht an. Eine kurze Verspätung ist bald in der einen bald in der anderen Endospermkammer zu bemerken, wie dies aus den Abb. 2 und 3 ersichtlich ist. In den beiden primären Endospermzellen tritt in der Regel eine Längswand auf (Abb. 3, 4 und 5). Die zweite Teilungswand in der oberen Kammer verläuft öfters diagonal, so daß sie den Eindruck einer Querwand machen kann. Zur Erklärung eines solchen Verhaltens setze ich als Grund die räumliche Verteilung des Zytoplasmas voraus. Die neue Zellwand kann nicht immer in der gleichen Richtung ausgebaut werden, weil die Wandbildung den zytoplasmatischen Strängen folgen muß, welche das die Kernspindel umgrenzende Zytoplasma mit dem wandständigen Plasmabelag verbindet. Da die neuen Zellwände innerhalb diesen zytoplasmatischen Strängen gebildet werden, und da die räumliche Verteilung dieser Plasmastränge eine veränderliche sein kann, so müssen die neuen Zellwände auch entsprechend eine veränderliche Richtung einnehmen. Daher die bedingte Form und Lage der neu entstandenen Endospermzellen.

In der chalazalen Kammer nimmt die zweite Kernspindel eine konstante, immer quergestellte Richtung, ein. Der Form des Embryosackes sich anpassend, ist die der konvexen Seite zugewendete Zelle immer keilförmig, die neben ihr liegende hat aber das untere Ende breit abgestumpft (Abb. 3, 4 und 5).

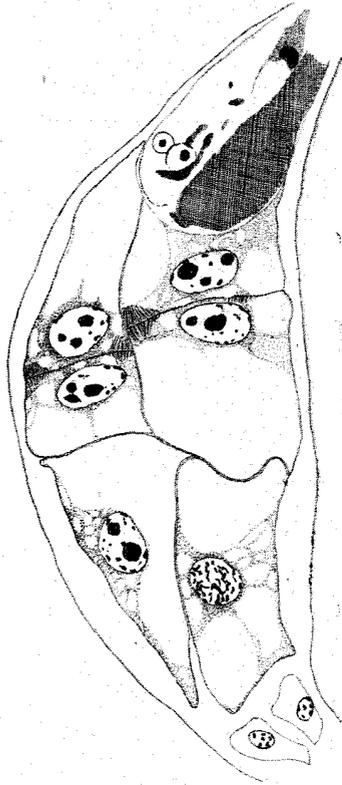


Abb. 5. Sechszelliges Endosperm. Der dritte Teilungsschritt (Querwände) in beiden mikropylaren Endospermzellen vollendet (Vorausseilen der mikropylaren Endospermzellen). In den chalazalen Zellen die Vorbereitung für den dritten Kernteilungsschritt. 690 \times

Darauf wird in den beiden oberen Endospermzellen eine Querwand gebildet (Abb. 5). Über die weitere Teilung der beiden chalazalen durch eine Längswand geschiedenen Endospermzellen konnte ich, mangels an betreffenden Stadien, nichts Näheres feststellen.

Die Teilung der Oospore beginnt erst, nachdem die Endospermbildung eine Zeitlang im Gange war.

Zu einer Differenzierung der Endospermhaustorien oder irgendwelcher Haustorialbildungen kommt es bei *Datura Metel* nicht. Durch das Ausbleiben der haustoriellen Bildungen wird die ganze Familie der *Solanaceae* charakterisiert.

Die beiden ersten Teilungsschritte des Endosperms vollziehen sich anders, als bei allen bisher in dieser Hinsicht untersuchten Solanaceen-Arten. Der Teilungsfolge gemäß schließt sich *Datura Metel* dem *Scutellaria*-Typus an (Schnarf, 1917, 1928).

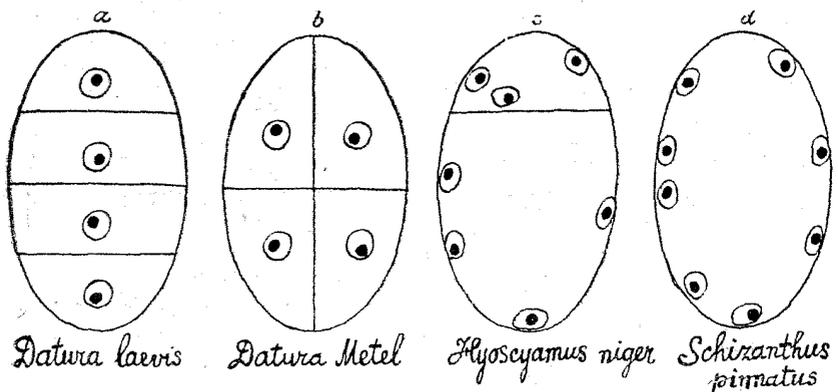


Abb. 6. Schematische Darstellung der innerhalb der Familie der *Solanaceae* vorkommenden Endospermtypen.

Bei dem Vergleich der Entwicklungsweise von Endosperm bei den *Solanaceae*, fällt sofort die große Verschiedenheit derselben auf (siehe die schematische Darstellung, Abb. 6). Vorhanden sind die beiden extremen Typen, der zellulare und der nukleare Typus des Endosperms, sie sind aber durch Übergangsformen verbunden. Wie anfangs hervorgehoben wurde, sollen die von Guignard (1902) untersuchten Arten, *Datura laevis* (und wahrscheinlich *Nicotiana Tabacum*) zu der sog. Ericaceen-Form des Endosperms (Schnarf, 1928) angehören, welche als die ursprüngliche Entwicklungsweise des Endosperms anzusehen ist (Abb. 6a). *Datura Metel* weist einen weiteren Schritt in der

phylogenetischen Entwicklung des Endosperms bei den *Solanaceae* auf (Abb. 6 b). Der *Hyoscyamus*-Typus (Svensson, 1926) stellt eine Übergangsform zu dem nuklearen Typus dar (Abb. 6 c), und zwar im Sinne der Schnarfschen Auffassung (1928) als reduzierter zellulärer Typus (siehe auch Schürhoff, 1926). Ich möchte eher glauben, daß die phylogenetische Entwicklung des Endosperms bei den *Solanaceae* von dem zellulären (*Datura*) über den helobialen (*Hyoscyamus niger*) zu dem nuklearen Typus (*Schizanthus pinnatus*) verläuft. Meine Untersuchungen (1927) hinsichtlich der Endospermverhältnisse bei *Haberlea rhodopensis* (aus der Familie der *Gesneriaceae*) haben mich zur Überzeugung gebracht, daß der nukleare Zustand der chalazalen Endospermkammer (*Brunella*-Typus, Schnarf, 1917) als abgeleitet aufgefaßt werden soll, dagegen der zelluläre selten vorkommende Zustand (*Scutellaria*-Typus, Schnarf, 1917) als eine primitivere und atavistische Erscheinung zu deuten ist. Die typisch nukleare Endospermbildung bei *Schizanthus pinnatus* (Abb. 6 d) stellt jedenfalls den jüngsten Zustand in der phylogenetischen Entwicklung des Endosperms bei den *Solanaceae* dar. Dieses wird auch durch den weit vorgeschrittenen Blütenbau dieser Pflanze bestätigt. Andererseits weist die Endospermbildung bei *Haberlea rhodopensis*, wie ich gezeigt habe (Glišić, 1927), auf eine atavistische Erscheinung hin, welche auf den primitiven Zustand dieser Pflanze schließen läßt; in voller Übereinstimmung mit diesen primitiven Endospermmerkmalen stehen auch einige primitive morphologische Merkmale dieser Pflanze, auf welche v. Hayek (1926) aufmerksam gemacht hat.

Meine Untersuchung über die Art der Endospermbildung bei *Datura Metel* L. ergab folgende Resultate: —

Die Embryosackentwicklung folgt dem Normaltypus. Das Endosperm ist von Anfang an zellulär und schließt sich dem *Scutellaria*-Typus an (Schnarf, 1917).

Vorausgesetzt, daß Guignard's Angaben richtig sind, nimmt die Entwicklungsweise des Endosperms bei *Datura Metel* eine Zwischenstellung, zwischen *Datura laevis* (und *Nicotiana Tabacum*?) einerseits (Guignard, 1902) und *Hyoscyamus niger* andererseits (Svensson, 1926) ein. Der *Hyoscyamus*-Typus, als eine Übergangsform, führt zu dem typisch nuklearen Endospermtypus bei *Schizanthus pinnatus* (Samuelsson, 1913; Dahlgreen, 1923). Die *Solanaceae* weisen somit eine gewisse Mannig-

faltigkeit hinsichtlich der Endospermentwicklung auf. Sie gehören jedenfalls zu jenen Familien der Tubifloren-Reihe, welche noch alle Abstufungen der Endospermformen umfassen, nämlich die ursprünglichen nebst den phylogenetisch jüngsten Entwicklungstypen des Endosperms (Abb. 6 a, b, c, d).

(Aus dem Botanischen Institute, Philos. Fakultät, Beograd).

LITERATURVERZEICHNIS :

1922. *Blakeslee, Belling, Farnham, Bergner*: A haploid mutant in the Jimson weed *Datura Stramonium* — Science, Vol. 55.
- 1926/7. *Belling, J. and Blakeslee, A. F.*: The assortment of chromosomes in haploid *Daturas*. — La Cellule, 37.
1911. *Boenicke, L. v.*: Zur Kenntnis der Prophasen der heterotyp. Teilung einiger Pollenmutterzellen. — Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 29.
1923. *Dahlgren, K. V. O.*: Notes on the ab initio cellular endosperm. — Bot. Notiser.
1927. *Glišić, Lj.*: Develop. of the female gametophyte and endosperm in *Haberlea rhodopensis* Friv. — Bull. Inst. et Jard. Bot. Univ. Belgrade, Tome I, № 1.
1924. *Gscheidle, A.*: Über Haustorienbildung in der Gattung *Veronica* und ihre systemat. Wertung. — Flora. N. F., Bd. 17.
1901. *Guignard, L.*: Sur la double fécondation chez les Solanées et les Gentianées. — C. R. Ac. Sc. Paris, Vol. 133, p. 1268.
1902. ———: La double fécondation chez les Solanées. — Journ. de Bot., Vol. 16.
1926. *Hayek, A. v.*: Der Blütenstand von *Jankaia Heldreichii*. — Magyar Bot. Lap., Bd. 25.
1886. *Hegelmaier, F.*: Zur Entwicklungsgeschichte endospermatischer Gewebekörper. — Bot. Zeitung, Bd. 44.
1855. *Hofmeister, W.*: Embryologisches. — Flora, S. 260.
1858. ———: Neuere Beobachtungen über Embryobildung d. Phanerogamen. — Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 1.
1914. *Jacobsson-Stiasny, E.*: Versuch einer phylogenet. Verwertung d. Endosperm- u. Haustorialbildung bei den Angiospermen. — Sitzb. d. Kais. Ak. Wiss. Wien, Abt. I, Bd. 123.
1925. *Lenoir, M.*: Evolution des chromatines. — Arch. de Morph. gén. et expérim., Fasc. 26.
1926. *Netolitzky, F.*: Anatomie der Angiospermen Samen. — Linsb. Handb. d. Pflanz. Anat, Abt. II, Teil 2.
1913. *Samuelsson, G.*: Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen. — Sv. Bot. Tidskr., Bd. 7.
1917. *Schnarf, K.*: Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. — Denkschr. d. Kais. Ak. Wiss. Wien, Bd. 128.
- 1917 a. ———: Zur Entwicklungsgeschichte von *Plantago media*. — Sitzb. d. Kais. Ak. Wiss. Wien, Abt. I, Bd. 126.
1919. ———: Beobachtungen über die Endospermentwicklung von *Hieracium aurantiacum*. — Ibid. Bd. 128.

1928. *Schnarf, K.*: Embryologie der Angiospermen. — Linsb. Handb. d. Pflanz. Anat., Abt. II, Teil 2.
1926. *Schürhoff, P. N.*: Die Zytologie der Blütenpflanzen. — Stuttgart.
1925. *Svensson, H. G.*: Zur Embryologie der Hydrophyllaceen, Borraginaceen und Heliotropiaceen. — Upsala Univ. Årskr. II.
1926. ———: Zytologische-embryologische Solanaceen-Studien. I. Über die Samenentwicklung von *Hyoscyamus niger* L. — Sv. Bot. Tidskr., Bd. 20.
1891. *Wettstein, R. v.*: *Solanaceae*. — In Engl.-Prantl, Die Nat. Pflanz. Fam., IV, 3 b.
-