

Kernverschmelzungen in der Sproßspitze von *Asparagus officinalis*.

Von P. N. Schürhoff.

(Mit Tafel V.)

Das Vorkommen von Kernverschmelzungen in den vegetativen Zellen der höheren Pflanzen ist bereits in einer größeren Anzahl von Fällen festgestellt worden. Es sei nur erinnert an die Tapetenzellen der Antherenwandungen und an die von Neměc¹⁾, Stomps²⁾ und anderen beschriebenen Kernverschmelzungen in Wurzelspitzen. Im Endosperm wurden schon im Jahre 1880 Kernverschmelzungen bei *Corydalis* von Strasburger³⁾ beschrieben und endlich sind die meisten der bisher als Amitosen angegebenen Fälle hierher zu rechnen, z. B. die von v. Wasielewski⁴⁾ durch Chloralisierung erzeugten Kernbilder und die Riesenkerne der Heterodera-Gallen, die von Tischler⁵⁾ als Amitosen angesprochen wurden.

Betrachten wir im Gegensatz zu den vegetativen Kernverschmelzungen die Verhältnisse der bei der Befruchtung vorkommenden Kerne, so zeigen uns diese haploide, diploide und triploide Chromosomenzahlen; sofern Fremdbestäubung eintritt, wird das Verschmelzungsprodukt die Summe der Eigenschaften der Eltern zeigen unter Beachtung allerdings der dominierenden bzw. rezessiven Merkmale; es wird also ein mit einer neuen Mischung von Erbinheiten versehener Kern gebildet. Anders verhält es sich bei Kernverschmelzungen von Kernen desselben Individuums. Hier findet keine Umstimmung der Erbmasse statt, sondern nur eine gleichartige Vermehrung derselben. Es handelt sich wohl stets um einen korrelativen Vorgang um Kernmasse zur Zellgröße in ein bestimmtes Verhältnis zu bringen. Daß auch auf anderem Wege eine Vermehrung der Substanz zustande kommen kann, wurde bei den haploiden Kernen im Embryosack von *Lilium Martagon* festgestellt. Dort erfahren

1) Neměc, Das Problem der Befruchtungsvorgänge. Berlin 1910.

2) Stomps, Kerndeeling en Synapsis bij *Spinacia oleracea* L. Amsterdam 1910.

3) Strasburger, Zellbildung und Zellteilung. Jena 1880.

4) v. Wasielewski, Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose. Leipzig 1902.

5) Tischler, Über Heterodera-Gallen an den Wurzeln von *Circaea luteiana* L. (Ber. d. D. bot. Ges. 1901, Bd. XIX).

die Chromosomen der Antipodenregion bei einem der Teilungsschritte eine doppelte Längsspaltung, so daß auf diese Weise im Embryosack zum Teil diploide Kerne vorhanden sind¹⁾.

Eine Vorbedingung für das Zustandekommen von Kernverschmelzungen ist das Vorhandensein von mehrkernigen Zellen; diese entstehen durch Auflösung des Phragmoplasten in der Telophase, was wir am besten bei den Teilungen im Embryosack beobachten können. Außerdem können auch durch nachträgliche Auflösung der Zellmembranen die Zellen mehrkernig werden.

Die durch Verschmelzung entstandenen Kerne sind bereits an ihrer Größe kenntlich, ebenso sind auch die Zellen wesentlich größer als diejenigen mit einem normalen Kern.

Diese Kernverschmelzungen sind von besonderer biologischer Bedeutung, insofern, als sie im Stande sind, uns eine Brücke zu geben zu den besonderen zytologischen Verhältnissen, wie sie beim Befruchtungsvorgang sich abspielen. Wir können feststellen, daß das Ausbleiben der Scheidewandbildung in der Telophase ein unter normalen Bedingungen auch im vegetativen Gewebe zu beobachtender Vorgang ist und daß Kernverschmelzungen sehr leicht zustande kommen, ja daß das Vorkommen von mehreren Kernen in einer Zelle fast stets eine Verschmelzung der Kerne nach sich zieht.

Wenn einerseits im vegetativen Gewebe zwei oder mehrere diploide Kerne desselben Individuums miteinander sich vereinigen, so finden wir in der „Befruchtung“ des diploiden Endospermkernes den Übergang zur Vereinigung der haploiden Gameten. Beim Endospermkern verschmilzt bekanntlich ein haploider Kern mit dem diploiden Kern eines anderen Individuums. Es würde infolgedessen auch mit der Möglichkeit, daß diploide Kerne verschiedener Individuen verschmelzen können, ohne weiteres zu rechnen sein und, wie es Bastardendosperme gibt, könnten auf vegetativem Wege derartige Bastardierungen vorkommen; leider haben die sogenannten Pfropfbastarde keine Mischung ihrer Kerne vorgenommen, so daß wir eine derartige vegetative Bastardierung noch nicht kennen. Doch zeigt die Entstehung von *Oenothera gigas*²⁾, daß aus einer diploiden Pflanze durch Mutation eine didiploide entstehen kann und auch durch Bastardierung wurde z. B. bei einem fertilen Exemplar

1) Strasburger, Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung (Jahrb. f. wiss. Bot. 1908).

2) Gates, R. R., Pollenformation in *Oenothera gigas* (Annals of Bot. 1911) sowie Davis, B. M., Cytological studies on *Oenothera* (Annals of Bot. 1911).

von *Primula Kewensis*¹⁾ eine Verdoppelung der Chromosomenzahl erzielt, obwohl die Eltern und sterile Exemplare die normale Anzahl besaßen.

Andererseits zeigt das häufige Vorkommen von Apogamie bzw. nach Winkler somatischer Parthenogenesis, daß die Reduktionsteilung der Embryosackmutterzelle unterbleiben kann, so daß hier die Verhältnisse gegeben sind wie beim diploiden sekundären Embryosackkern und allerlei Vorbedingungen für die Entstehung neuer Arten gegeben sind.

So besitzen also die vegetativen Kernverschmelzungen eine große Wichtigkeit, da sie uns das Wesen der Befruchtung besser verstehen lehren und die Möglichkeit neuer Artbildungen vor Augen führen.

Ein besonders gutes Beispiel für vegetative Kernverschmelzungen konnte ich nun in den Sproßspitzen von *Asparagus officinalis* feststellen und zwar finden sich diese Kernverschmelzungen in den „Spargelköpfchen“.

Ich benutzte als Material die oberen Teile der frisch gestochenen (marktfähigen) Spargel, fixierte sie in Chromessigsäure und färbte mit Safranin-Wasserblau.

Die Kernverschmelzungen von *Asparagus* führen zu außerordentlich großen Riesenkernen, wie uns z. B. Fig. 8 zeigt, in der zum Vergleich auch die normalen Nachbarzellen mit ihren Kernen gezeichnet sind. Die Größe der Riesenkerne nimmt mit der Entfernung vom Vegetationspunkte zu und die Kernbilder zeigen auch noch Verschmelzungen, wenn die einzelnen Kerne bereits eine außerordentliche Größe angenommen haben. Hieraus ergibt sich auch mit Bestimmtheit, daß diese Bilder keine Amitosen darstellen, denn in diesem Falle dürften gerade die älteren Kerne, die vom Vegetationspunkte weiter entfernt sind, keine derartig außergewöhnliche Größe haben, da die Kernmasse durch die voraufgegangenen Amitosen bereits reduziert sein müßte, auch wenn zuerst eine wesentliche Vergrößerung des Kernvolumens durch einfachen Riesenwuchs vorausgegangen wäre.

Bei älteren Zellen ließ sich feststellen, daß diese durch Auflösung der Zellwand mehrkernig werden; ob dasselbe bei jüngeren Stadien auch stets der Fall war, ließ sich bisher nicht mit Sicherheit entscheiden.

Die Kernverschmelzungen befinden sich nur in bestimmten Teilen des Gewebes und zwar stets in der Peripherie der jungen Gefäßbündel-

1) Digby, L., The cytology of *Primula Kewensis* and of other related *Primula* Hybrids (Ann. of Bot. 1912).

anlagen. Nachdem sie ihre Maximalgröße erreicht haben, beginnen die Kerne zu degenerieren und zwar findet man diese Stadien in etwa 1 cm Entfernung von der Sproßspitze.

Die Gefäßbündelanlagen heben sich in der Färbung von den umgebenden Zellen durch die Menge ihres Protoplasmas ab und auch durch das Fehlen von Interzellularräumen, sowie die prosenchymatische Natur ihrer Zellen. Diese dichten Stränge sind nun von einer einzelligen Schicht von Zellen umgeben, deren Nucleolus sich vergrößert zeigt und besonders intensiv gefärbt ist. Die „Nährzellen“, wie ich sie im folgenden kurz bezeichnen möchte, nehmen schnell an Größe zu; sie sind, entsprechend dem Verlaufe des Gefäßbündels gestreckt und zeigen, je weiter sie von der Sporens Spitze entfernt sind, einen um so größeren Kern. Die Mengenzunahme des Kernes ist durch Kernverschmelzungen bedingt, die wir in allen Stadien bei Kernen jeder Größe in den „Nährzellen“ vorfinden. Die Struktur des Kernes läßt vor allem den großen Nucleolus, der sich mit Safranin sehr stark färbt, erkennen, das Kerngerüst besteht nur aus wenigen fädigen Bestandteilen, die sich mit Wasserblau blau gefärbt haben. Chromatinkörnchen finden sich so gut wie gar nicht und der riesenhafte Kern macht, abgesehen von dem großen Kernkörperchen, einen sehr inhaltsarmen Eindruck.

Das Protoplasma der „Nährzelle“ ist vakuolig und auch rein blau gefärbt im Gegensatz zu den anderen Zellen, die eine mehr rötliche Färbung vom Safranin her behalten haben.

Sowie die Degeneration beginnt, sieht man zuerst die Grenzen der Zellwand schwinden, dann wird das Protoplasma der Zelle resorbiert und zuletzt erfolgt die Auflösung des Zellkerns, wobei insbesondere das Zerfallen des Nucleolus in verschiedenen Körnchen zu beobachten ist. Wir finden infolge der Resorption dieser „Nährzellen“ neben den Gefäßbündelanlagen regelmäßig leere Spalten, die der Größe der vorherigen „Nährzellen“ entsprechen. Diese Zwischenräume werden aber bald von den angrenzenden Parenchymzellen geschlossen.

Werfen wir die Frage nach der biologischen Bedeutung dieser Riesenkerne auf, so wird die Annahme zutreffen, daß es sich hier um eine erhöhte Nährstoffbereitung handelt. Die Merkmale der Kernverschmelzungen und die Resorption durch die viele Nahrung beanspruchenden Nachbarzellen haben unsere Riesenzellen mit den Tapetenzellen der Antheren gemeinsam; auch die letzteren werden vor allem auch zur Bildung mechanischen Gewebes, nämlich der Pollenmembran verwandt und so dürften die Asparagus-Riesenkerne bzw. Zellen die schnelle Beschaffung des Materials für die Gefäßwandungen ergeben, um so mehr,

als es sich bei der Pollenbildung und ebenso bei der Sproßentwicklung von *Asparagus* um sehr schnell wachsende Organe handelt. Auch die Kernverschmelzungen der Heterodera-Gallen finden in Zellen statt, die auf morphologische Fähigkeit verzichtend, eine intensive ernährungsphysiologische Tätigkeit entfalten.

Von diesem Gesichtspunkt wird auch die „Befruchtung“ des Embryosackkernes verständlich; auch die triploide Endospermgeneration hat auf morphologische Aufgaben verzichtet und sich ausschließlich auf die Ernährung des Embryo eingetstelt. Zudem wäre hier zu bemerken, daß der Ausdruck „vegetative Befruchtung“ für die Kopulation des diploiden sekundären Embryosackkernes mit dem zweiten Spermakern mir völlig ungerechtfertigt erscheint. Denn, wenn Strasburger z. B. einen so scharfen Unterschied macht zwischen Apogamie und Parthenogenesis aus dem einen Grunde, weil das Ei in den Fällen von Apogamie seinen diploiden Charakter gewahrt hat und wenn infolgedessen Strasburger dieses diploide Ei als vegetative Zelle betrachtet, so kann man folgerichtig den diploiden sekundären Embryosackkern auch nur als Kern einer vegetativen Zelle bezeichnen und seine Kopulation mit dem zweiten Spermakern nur den vegetativen Kernverschmelzungen an die Seite stellen, die man gemäß ihrer biologischen Bedeutung vielleicht als Trophomixis bezeichnen könnte.

Mit größerem Rechte ließe sich die Verschmelzung der beiden haploiden Kerne zum sekundären Embryosackkern als eine Art der Selbstbefruchtung auffassen.

Um endlich noch auf das Beispiel der Vermehrung der Kernsubstanz im Embryosack von *Lilium Martagon* zurückzukommen, so ist diese wahrscheinlich auch zu ernährungsphysiologischen Zwecken vorgenommen, um eine bessere Versorgung des Embryosackes mit Nährstoffen sicherzustellen in ähnlicher Weise, wie es z. B. bei den Polycarpicae durch die zum Teil riesenhafte Entwicklung der Antipoden erreicht wird.

Als Ergebnis dieser Beobachtungen finden wir also in den Sproßspitzen von *Asparagus officinalis* regelmäßig an der Peripherie der jungen Gefäßbündelanlagen Kernverschmelzungen und als Folge hiervon Riesenkerne in Riesenzellen. Diese Zellen degenerieren nach kurzer Zeit und dienen wahrscheinlich als Baumaterial für die Gefäßbündel.

Erklärung der Tafelabbildungen.

Sämtliche Zeichnungen sind bei 750facher Vergrößerung gezeichnet.

1. Kernverschmelzung in einer noch sehr jungen „Nährzelle“, die sich gerade erst durch Färbung und Größe als solche gut erkennen ließ.

2. Kernverschmelzung in einer etwas älteren Nährzelle.

3 und 4. „Nährzellen“ in jungem Stadium.

5 und 6. Kerne von älteren „Nährzellen“; in 5 ein Kern, bei dem die Nukleolen noch nicht verschmolzen sind.

7. Zwei nebeneinanderliegende Riesenkerne vor der Verschmelzung.

8. Zwei frei nebeneinanderliegende Riesenkerne, deren Zellen ihre Zellmembranen aufgelöst haben, daneben eine Reihe von parenchymatischen Zellen, um den Unterschied in der Kerngröße zu zeigen.

9—12. Verschiedene Stadien der Verschmelzung; in 10 eine Zelle der Gefäßbündelanlage mitgezeichnet, man sieht, daß die Riesenkerne den vielfachen Inhalt der normalen Zellen besitzen. An sämtlichen Riesenkernen fällt der große Nucleolus bzw. die Nukleolen auf im Gegensatz zur sonstigen Inhaltsarmut der Riesenkerne.
