

Über Verhinderung der Polyspermie bei *Gagea lutea* SCHULT.

BOHUMIL NĚMEC*

Eingegangen am 20. August 1964

Abstrakt. Es wurde nachgeforscht, ob es vielleicht in den Blüten von *Gagea lutea* Vorrichtungen gibt, welche eine Polyspermie, d. h. eine Befruchtung durch mehrere Pollenschläuche zu verhindern vermögen. Das Peristom des Eichens liegt vor der Befruchtung der Fruchtknotenwand da an, wohin der Pollenschlauch durch das drüsige Leitgewebe geführt wird und in die Mikropyle eindringt. Wenn nachher der Befruchtungsvorgang vollbracht wird, so verlängert sich bei den meisten Eichen ihr Funiculus an seiner Basis, wodurch das Peristom von der Fruchtknotenwand entfernt und in die Mikropyle kein Pollenschlauch mehr geführt wird. Auch ist jetzt die Mikropyle durch den Pollenschlauch verstopft. Das unbefruchtete Eichen scheidet irgend welche Substanz aus seiner Mikropyle aus, durch welche die Pollenschläuche chemotropisch angezogen werden. Einige wenige Eichen reagieren jedoch nicht nach der Befruchtung durch ein Wachstum des Funiculus an seiner Basis und das Peristom wird von der Fruchtwand (Plazenta) nicht entfernt. Das scheint jedoch nur eine Ausnahme zu sein.

Der Fruchtknoten von *Gagea* ist nach dem Typus der Liliazeen gebaut, er ist dreifächerig, die Eichen sind anatrop mit einem kurzen Funiculus, sie liegen annähernd quer zur Längsachse des Fruchtknotens, so dass man an seinem Querschnitt die Eichen längsdurchschnitten bekommt. Die Befruchtungsvorgänge bei *Gagea lutea* habe ich schon vor vielen Jahren beschrieben (NĚMEC 1912). Später habe ich den Weg der Pollenschläuche verfolgt und habe mich bemüht herauszufinden, ob es in der Blüte Vorrichtungen gibt, welche vielleicht eine Polyspermie verhindern könnten und vornehmlich ob es nicht in irgend welcher Weise gehemmt wird, dass mehrere Pollenschläuche in die Mikropyle eindringen. Ich habe meine Resultate in einer kurzen, nur tschechisch geschriebenen Abhandlung (NĚMEC 1931) veröffentlicht, doch war dies wohl die Hauptursache, dass meine Angaben nicht beachtet wurden. Daher und weil ich neue Untersuchungen über die Frage angestellt habe, veröffentliche ich jetzt meine Befunde in deutscher Sprache und dokumentiere dieselben durch einige Mikrophotographien. Hoffentlich wird meine Publikation andere Botaniker veranlassen auch bei anderen Angiospermen die Sache nachzuuntersuchen. Ich habe schon einiges Material von *Allium ursinum* und *Ornithogallum umbellatum* gesammelt.

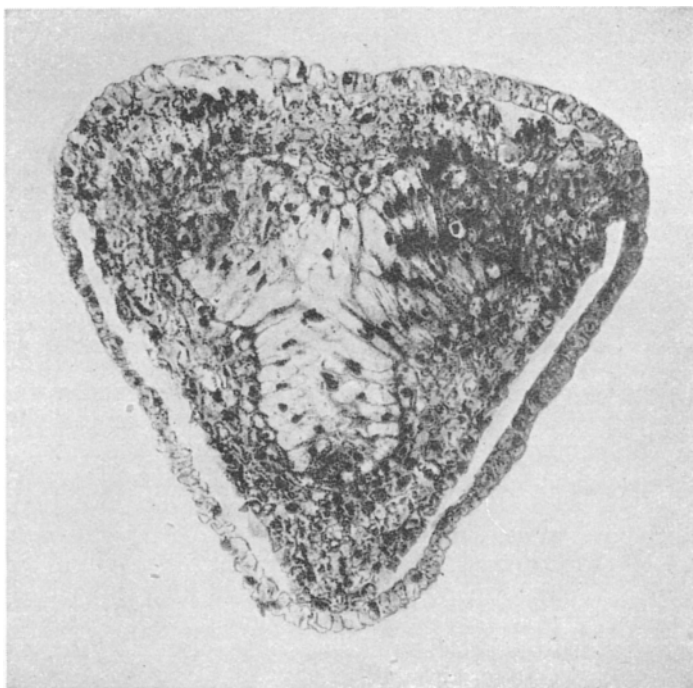
* Adresse: Na Václavce 7, Praha-Smíchov.

Methodisches

Die völlig entwickelten, unbefruchteten oder schon befruchteten Fruchtknoten wurden in etwa 95° C heissem Wasser 1 bis 3 Minuten lang abgetötet und hierauf in Kaliumbichromat — Chromsäure — Formalin (NĚMEC et cons. 1962) oder in Flemmingscher Lösung fixiert, in Paraffin eingebettet, mit Heidenhains Eisenhämatoxylin als Schnitte gefärbt und mit Erythrosin nachgefärbt. Heisses Wasser benutzte ich zur Abtötung der Fruchtknoten um Artefakte, welche beim langsamen Eindringen der Fixierungsflüssigkeit in den Fruchtknoten entstehen könnten, zu vermeiden. Das so behandelte Material färbt sich ganz gut.

Der Befruchtungsvorgang bei *Gagea lutea*

Der Griffel von *Gagea lutea* ist völlig von drüsigen, fast schlauchförmigen Zellen der inneren Epidermis des Kanälchens ausgefüllt (Textabbildung 1). Die Pollenschläuche dringen nicht in das Innere dieser Zellen ein, sondern wachsen von der Narbe aus bis zum Fruchtknoten zwischen den drüsigen Zellen hinab. Beim Übergang des Griffels in den Fruchtknoten erscheint in



Querschnitt durch den Griffel von *Gagea lutea*. Im inneren Gewebe erscheinen einige quer durch schnittene Pollenschläuche. 140 : 1. Foto Dr. A. Lux.

dem Leitungsgewebe ein Hohlraum, dasselbe geht dann in die drei Fächer des Fruchtknotens über, bleibt jedoch auf die Plazenta beschränkt. Das drüsige Gewebe besteht aus papillosen, über die drüsige Epidermis ragenden Zellen, welche jedoch meist gegenüber der Mikropyle der Eichen durch niedrige nicht drüsige tafelförmige Zellen ersetzt werden. Unter der Mikropyle beginnt wieder das drüsige Leitgewebe und reicht wiederum bis zur Mikropyle des nächst unteren Eichens.

Es könnte auf den ersten Blick als unnütz erscheinen, dass eben gegenüber der Mikropyle das drüsige Leitgewebe, an welchem die Pollenschläuche entlang wachsen, fehlt. Um die Bedeutung dieser Erscheinung zu begreifen, müssen wir das Verhältnis der Mikropyle zur Plazenta und zum Leitgewebe verfolgen. Die Mikropyle wird durch den verdickten Rand des inneren Integumentes gebildet. Schon vor der Differenzierung des Eiapparates im Embryosack legt sich das Endostom der Plazenta an und bleibt auch während der Ausbildung des Embryosackes daselbst angelegt (Abb. 1, 2).

Sobald ein Pollenschlauch in die Mikropyle eindringt und die Befruchtung vor sich geht, verlängert sich meistens der Funiculus an seiner Basis ein wenig, wodurch das Endostom mit der Mikropyle von der Plazenta entfernt wird. In diesem Stadium kann man noch Reste des Pollenschlauches in der Mikropyle wahrnehmen (Abb. 3, 4). Die Befruchtung des Embryonalsackes äussert sich zunächst in der Teilung des triploiden Endospermkernes, die befruchtete Eizelle teilt sich immer ein wenig später.

Die reife Narbe scheidet bei zahlreichen Pflanzen einen Saft aus, der offenbar die Pollenkörner zum Keimen anregt. Die Pollenschläuche gelangen, wahrscheinlich chemotropisch gereizt, in das drüsige Gewebe, welches den Griffelkanal ausfüllt und wachsen zu seiner Basis. Sie gelangen dann in den Fruchtknoten, wachsen basalwärts an der Oberfläche des drüsigen Gewebes, bis sie die Stelle erreichen, wo das Leitgewebe gegenüber dem Peristom aufhört. Dann werden sie wahrscheinlich chemotropisch in die Mikropyle geführt, dringen in den Embryosack ein und vollführen die Doppelbefruchtung. Hierauf verlängert sich durch das Wachstum seiner Basalzellen der Funiculus und das Endostom entfernt sich samt der Mikropyle von der Plazenta (Fruchtknotenwand). Andere Pollenschläuche, welche gegenüber die Mikropyle durch ihr Wachstum gelangen, können in dieselbe nicht mehr eindringen, da sie nicht in Berührung mit den chemotropisch wirkenden Stoffen des Eichens kommen. Einige von ihnen gelangen jedoch durch ihr weiteres Wachstum in Berührung mit dem nächsten drüsigen Gewebe der Plazenta und kommen dann in den Bereich der chemotropisch wirkenden Stoffe der Mikropyle des nächst unteren Eichens.

Man kann unschwer feststellen, dass die Mikropyle die Pollenschläuche zum Eindringen anzieht. Legt man aus dem Fruchtknoten herauspräparierte Eichen von *Gagea lutea* auf zuckerhaltige Gelatine und schüttelt auf die Gelatine Pollenkörner aus, so wachsen die Pollenschläuche zu den Eichen und einige von ihnen auch zur Mikropyle. Es können sich sogar zwei oder drei Schläuche an die Mikropyle anlegen.

SCHNARF (1929) sagt, dass man sich das Wachstum eines Pollenschlauches so erklären kann, dass er zuerst durch den Griffel an der drüsigen Oberfläche der Plazenta selber wächst, bis er in den Bereich der chemotropisch wirkenden,

aus der Mikropyle austretenden Stoffe kommt und in dieselbe eindringt. STRASBURGER (1875) meint, dass diese Stoffe von den Synergiden ausgeschieden werden.

Bei vielen Angiospermen sind spezielle Gewebe dazu angepasst die Pollenschläuche in die Mikropyle zu leiten. Es sind das z. B. die Obturatoren und verschiedene Trichomgebilde, welche aus dem Nuzellus oder Funiculus auswachsen, bei einigen Kompositen auch aus der Mikropyle selbst. Hingegen verschwindet bei *Gagea lutea* gerade gegenüber der Mikropyle das drüsige Leitgewebe. Das lässt sich so erklären, dass bis zu der Stelle, an welcher die Mikropyle der Plazenta anliegt, der Pollenschlauch durch die drüsigen Epidermiszellen geleitet wird, weiterhin übernimmt jedoch seine Leitung eine aus der Mikropyle diffundierende Substanz.

Man kann aus den bisher geschilderten Verhältnissen folgern, dass durch die Entfernung des Endostoms von der Wand des Fruchtknotens eine eventuell mögliche Polyspermie verhindert wird. Die Entfernung wird durch die Verlängerung der Basis des Funiculus bewirkt. Hier besteht er vor der Befruchtung aus kurzen Zellen (Abb. 1, 2), nach der Befruchtung verlängern sich dieselben deutlich (Abb. 4).

Schlussfolgerungen

Die Angiospermenblüten, ihre einzelnen Teile, Stengel und ganze Blütenstände führen während der Befruchtung verschiedene Wachstumsbewegungen aus, die durch Wuchsstoffe veranlasst werden; man kann bei *Gagea lutea* auch die Verlängerung des Funiculus, welche sich nach der Befruchtung meistens einstellt, zu diesen Wachstumsvorgängen rechnen. Durch die Verlängerung des Funiculus kann das Endostom, welches ursprünglich an die Plazenta angedrückt war, von derselben entfernt werden und die eventuell neu ankommenden Pollenschläuche können nicht mehr in die Mikropyle des befruchteten Eichens gelockt werden. Sie wachsen in unbestimmter Richtung weiter, können sich verzweigen (Abb. 7), bis sie an ein anderes der Plazenta anliegendes Endostom treffen, in welches sie, chemotropisch gelockt, eindringen. Im Embryonalsack bewirken sie dann die doppelte Befruchtung.

Die Befruchtungsvorgänge wurden bei *Gagea lutea* mehrere Jahre hintereinander untersucht und bei den meisten Eichen habe ich die oben beschriebenen Verhältnisse festgestellt. Es muss jedoch zugestanden werden, dass ich auch Ausnahmen gefunden habe, wo das Endostom nach der Befruchtung in Berührung mit der Plazenta geblieben ist. Ich verweise auf die Mikroaufnahme (Abb. 6), welche es deutlich beweist. Die Biologie kann sehr häufig Ausnahmen von der Regel verzeichnen, der Organismus fungiert nicht wie eine absolut genaue Maschine. Meistens handelt es sich um Regeln und nicht um Gesetze ohne Ausnahmen. Nicht nur in der Struktur des Embryosackes, auch in den Wachstumsreaktionen der Blütenteile kann es Abweichungen von der Regel geben. Der Bau des Fruchtknotens ist bei den Gattungen der Phanerogamen recht verschiedenartig und es lässt sich erwarten, dass auch Vorrichtungen zur Verhinderung der Polyspermie, wenn sie überhaupt vorhanden sind, verschiedenartig sein können.

B. NĚMEC
VERHINDERUNG DER POLYSPERMIE

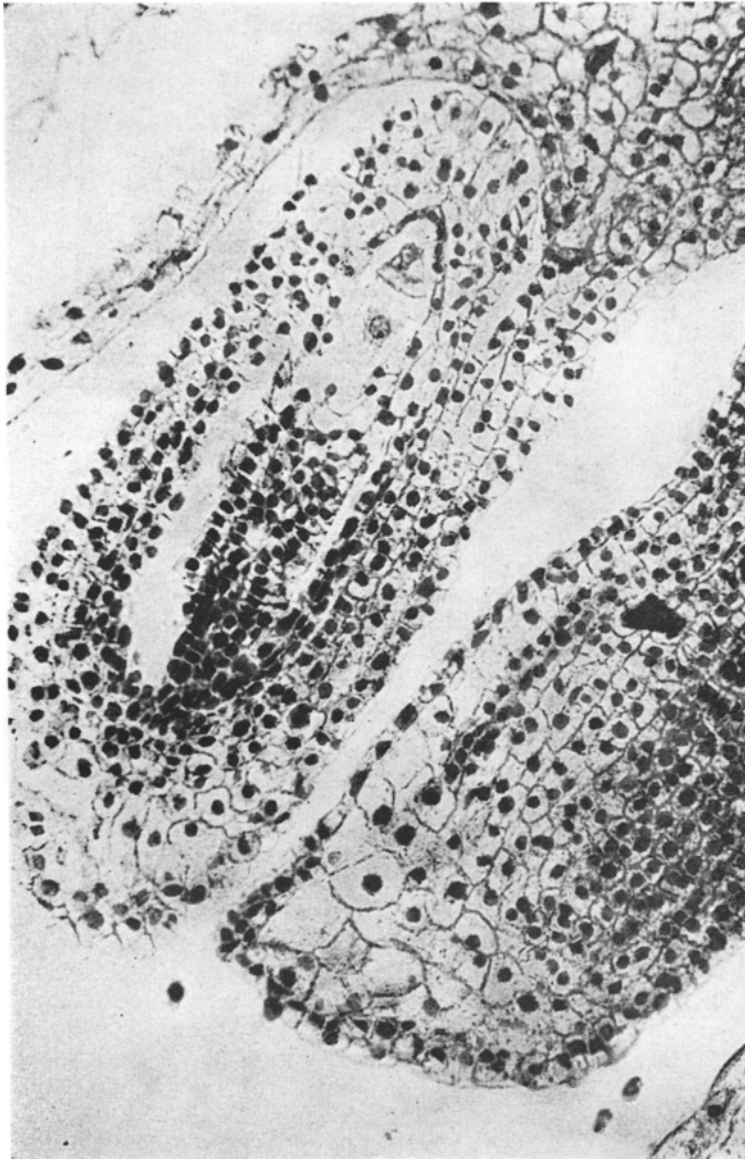


Abb. 1. Längsschnitt durch ein unbefruchtetes Eichen von *Gagea lutea*. Das Endostom ist der Plazenta dicht angedrückt. 140 : 1. Foto Dr. A. Lux.

B. NĚMEC
VERHINDERUNG DER POLYSPERMIE



Abb. 2. Längsschnitt durch ein unbefruchtetes Eichen von *Gagea lutea*. Das Endostom liegt der Plazenta dicht an. Die basalen Zellen des Funiculus sind noch kurz. 140 : 1. Foto Dr. A. Lux.

B. NĚMEC
VERHINDERUNG DER POLYSPERMIE

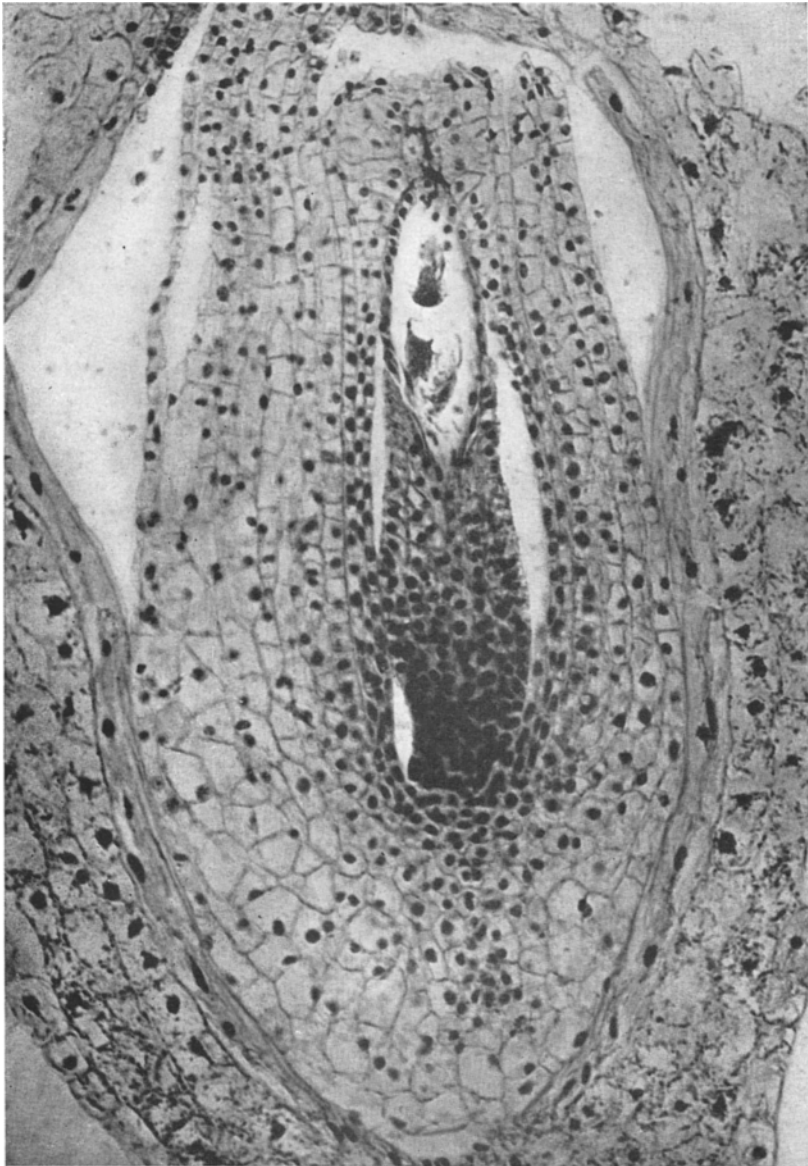


Abb. 3. Längsschnitt durch ein befruchtetes Eichen von *Gagea lutea*. Das Endostom ist schon von der Fruchtknotenwand entfernt und in der Mikropyle ist der Rest des Pollenschlauches zu sehen. 140 : 1. Foto Dr. A. Lux.

B. NĚMEC
VERHINDERUNG DER POLYSPERMIE

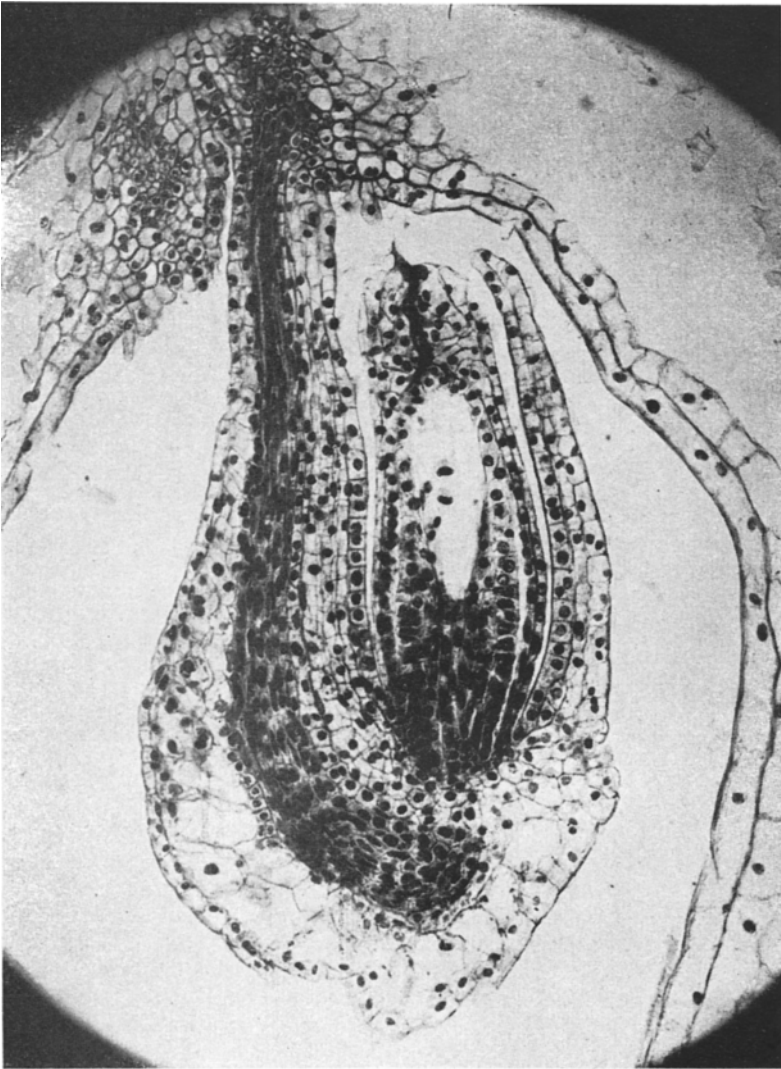


Abb. 4. Längsschnitt durch ein befruchtetes Eichen von *Gagea lutea*. Das Endostom ist von der Fruchtknotenwand bedeutend entfernt und die Mikropyle ist durch den Pollenschlauch verstopft. Der Endospermkern befindet sich in der Telophase seiner ersten Mitose. Die Zellen des basalen Teiles des Funiculus sind verlängert. Foto Dr. A. Lux.

B. NĚMEC
VERHINDERUNG DER POLYSPERMIE

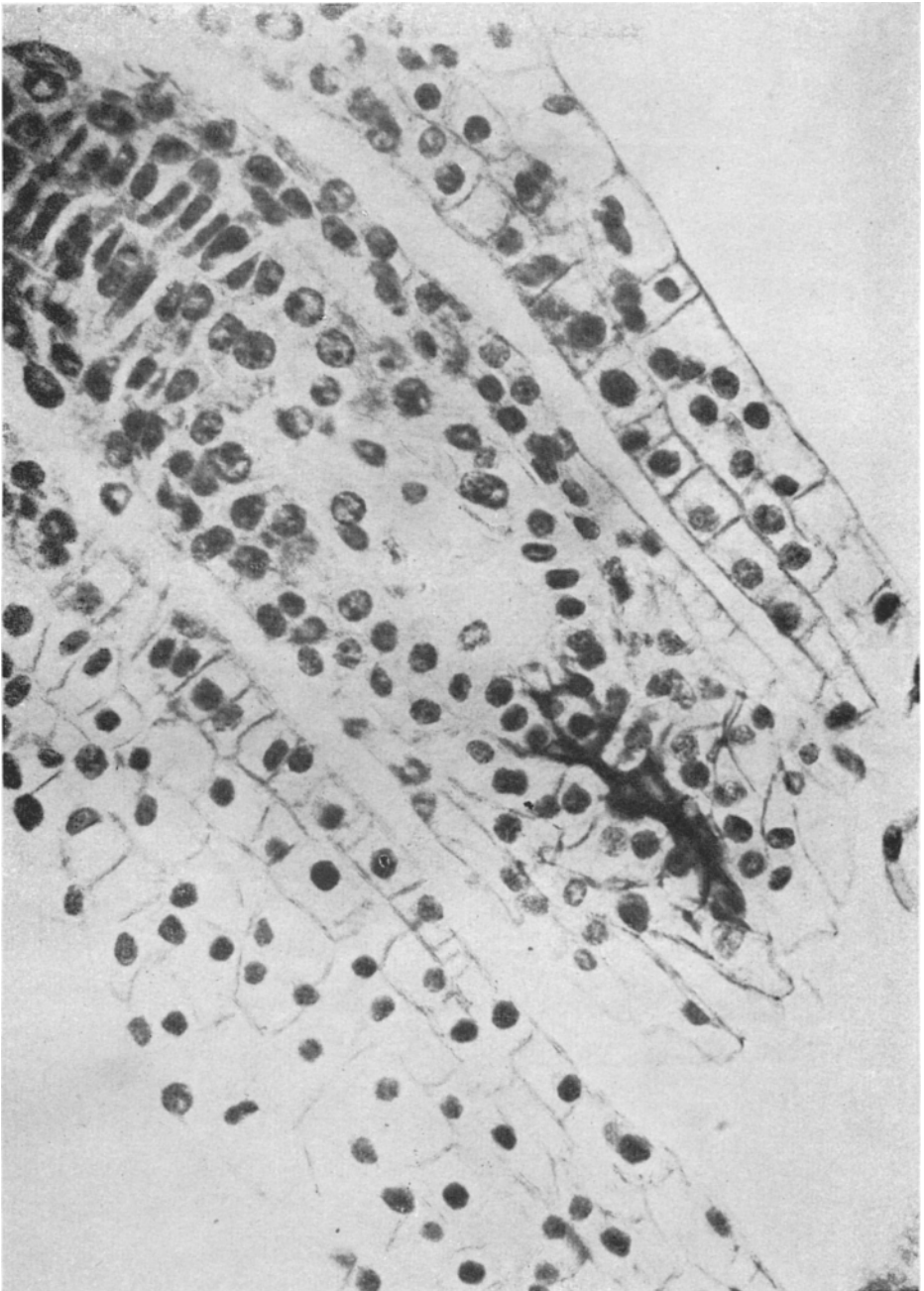


Abb. 5. Längsschnitt durch ein Eichen von *Gagea lutea*, in dessen Mikropyle eben der Pollenschlauch eingedrungen ist und in die Interzellularen sich ergießt. Foto P. Wanner.

B. NĚMEC
VERHINDERUNG DER POLYSPERMIE



Abb. 6. Längsschnitt durch ein Eichen von *Gagea lutea*, dessen Eizelle schon befruchtet ist. Dennoch liegt das Peristom noch der Plazenta an. Dr. A. Lux.

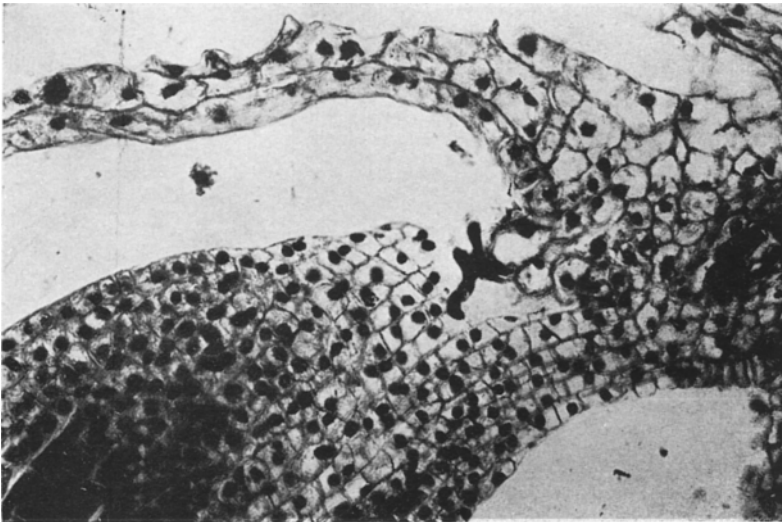


Abb. 7. Pollenschlauch vor dem Peristom eines schon befruchteten Eichens. Der Pollenschlauch ist unregelmässig verzweigt. Foto Dr. A. Lux.

Literatur

- NĚMEC, B.: Zúrodnění u křivatec [Befruchtung bei Gelbstern]. — Rozpr. Č. Akad. XXI, 1912.
NĚMEC, B.: Poznámky k zúrodnění u *Gagea lutea* [Bemerkungen zur Befruchtung bei *Gagea lutea*]. — Preslia X: 104—110, 1931.
NĚMEC, B. et cons.: Botanická mikrotechnika [Botanische Mikrotechnik]. — Praha 1962.
SCHNARF, K.: Embryologie der Angiospermen. — Berlin 1929.
STRASBURGER, E.: Zellbildung und Zellteilung. — Jena 1875.

B. NĚMEC, Československá akademie věd, Praha: **Zábrana polyspermie u *Gagea lutea* SCHULT.** — Biol. Plant. 7: 81—85, 1965.

Bylo vyšetřováno, zdali snad nejsou v květech křivatec zařízení, která by znemožňovala polyspermii, tj. zúrodnění několika pylovými vlásky. Před oplozením přiléhá peristom vajíčka těsně k placentě tam, kam je pylová láčka žlaznatým vedoucím pletivem vedena a kde vnikne do mikropyle. Jakmile dojde k oplození, prodlouží se na své bázi funiculus, peristom se vzdálí od placenty a do mikropyle již není žádná láčka lákána. Mikropyle se mimoto ucpe láčkou, která do ní již vnikla. Neoplozené vajíčko vylučuje nějakou látku ze své mikropyle, kterou je pylová láčka lákána, aby vnikla do mikropyle a způsobila dvojí zúrodnění. Byly však také nalezeny výjimky od pravidla a endostom se nevzdálil od placenty. Biologické pochody probíhají někdy odchylně od pravidla.

Б. НЕМЕЦ, Чехословацкая Академия наук, Прага: **Препятствие полиспермии у *Gagea lutea* SCHULT.** — Biol. Plant. 7: 81—85, 1965.

Изучалось не находятся ли в цветках гусиного лука образования, препятствующие полиспермии, т. е. оплодотворению несколькими пыльцевыми трубками. До оплодотворения перистом яйца налегает очень тесно на плаценту в местах, где пыльцевая трубка ведется железистой направляющей тканью и где проникает в микропиле. Как только осуществится оплодотворение, удлинится на своей базе фуникул, перистом отвернется от плаценты и в микропиле больше не приманивается никакая пыльцевая трубка. Кроме того микропиле закупорено пыльцевой трубкой, которая проникла туда. Неоплодотворенное яйцо выделяет какое-нибудь вещество, которым приманивается пыльцевая трубка, чтобы проникнуть в микропиле и вызвать там двойное оплодотворение. Однако, найдены также исключения от правила и эндостом не отвернулся от плаценты. Биологические процессы иногда протекают различно от правила.