# Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Xyris indica L.

Von **Simon Weinzieher.**

(Mit Tafel VI u. VII und 10 Abbildungen im Text.)

## Einleitung.

Die Gattung Xyris umfaßt ca. 40 Arten, die über die ganze Tropenzone verbreitet, vorwiegend an sumpfigen Standorten vorkommen. Xyris indica L. speziell ist in der alten Welt weit verbreitet (Engler und Prantl, II. Teil, 4. Abt., 1888).

Die Xyridaceen sind bis jetzt, soweit mir aus der Literatur bekannt ist, noch nie entwicklungsgeschichtlich untersucht worden. Eine Untersuchung der entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse eines Vertreters dieser Familie war daher wünschenswert.

Ein für diese Zwecke mehr als ausreichendes Untersuchungsmaterial von Xyris indica L. wurde mir von Herrn Professor Dr. A. Ernst zur Untersuchung überlassen. Dasselbe war von ihm persönlich während seines Aufenthalts auf Java auf dem Diengplateau (April 1906) gesammelt und in absolutem Alkohol fixiert worden. Die Alkohol-Fixierung des Materials erwies sich im allgemeinen als eine gute. Die Einbettung in Paraffin geschah in bekannter Weise. Bei älteren Stadien mußte man statt Xylol Benzol verwenden, da die Objekte sonst infolge ihrer Härte beim Schneiden aus den Paraffinschnitten herausfielen oder zerbrochen wurden. Die Dicke der Mikrotomschnitte richtete sich nach dem Alter der zu schneidenden Stadien. Zur Färbung der Schnitte verwendete ich am häufigsten Safranin-Gentianaviolett. In zweiter Linie kam auch das Hämatoxylinverfahren nach Heidenhain, und zwar am häufigsten bei der Untersuchung der Pollenkörner zur Anwendung. Ferner wurden Schnitte durch solche auch nach Ehrlich-Biondi-Heidenhain gefärbt.

Es sei mir vergönnt, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. A. Ernst, auf dessen Anregung und unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit im Laboratorium für allgemeine Botanik der Universität Zürich ausgeführt wurde, für sein Interesse am Fortgang

der Arbeit und die wertvolle Unterstützung, die er mir stets zuteil werden ließ, meinen wärmsten Dank auszusprechen. Ebenso sehr bin ich ihm für die Überlassung zahlreicher Bücher und Separaten aus seiner Privatbibliothek und die Beschaffung anderer Literatur zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

## I. Morphologie der Blüte.

Die kleinen Blüten von Xyris indica L. sind zwitterig und entstehen in akropetaler Reihenfolge in den Achseln von konkaven Hoch-

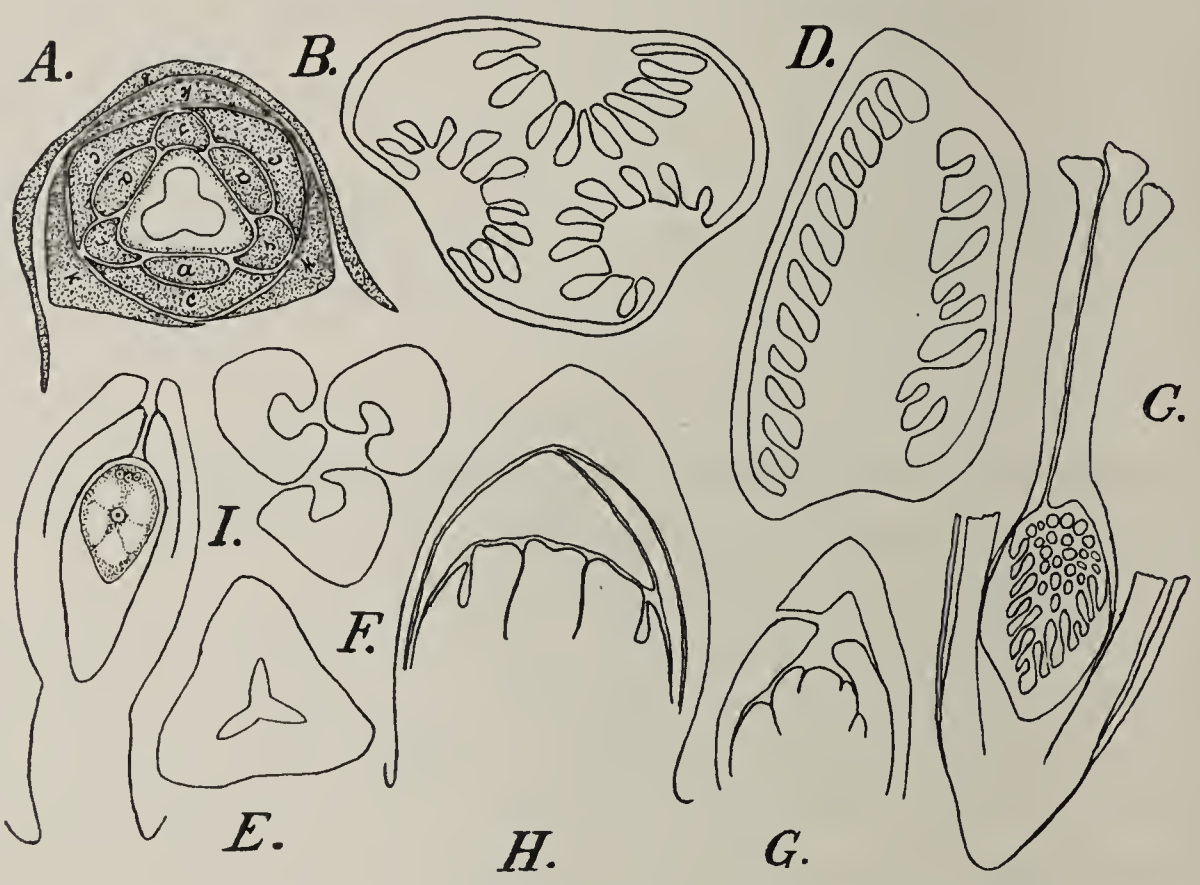



Fig. 1. Bau von Blüte und Gynoeceum. *A* Querschnitt durch eine junge Blüte; Vergr. 60 : 1. *B* Querschnitt durch den Fruchtknoten; Vergr. 29 : 1. *C* Längsschnitt durch den Stempel; Vergr. 18 : 1. *D* Längsschnitt durch den Fruchtknoten; Vergr. 29 : 1. *E* und *F* Querschnitte durch den Griffel; Vergr. 60 : 1. *G* und *H* Längsschnitte durch verschieden alte Knospen; Vergr. 60 : 1. *I* Längsschnitt durch Samenanlage mit Funiculus; Vergr. 150 : 1.

blättern. Sie sind nach dem gewöhnlichen, pentazyklisch trimeren Typus der Monokotylen gebaut (Textfig. 1 *A*). Ihr Blütenstand ist eine Ähre.

Der Kelch, welcher die Blumenkrone einhüllt, besteht aus zwei kleineren, seitlichen und einem größeren, vorderen Blatt. Der innere Perianthkreis setzt sich aus drei gleichförmigen Kronblättern zusammen, die nicht verwachsen, aber durch die zwischen ihnen stehenden Staminodien, welche die drei äußeren Staubblätter vertreten, verbunden sind. Am oberen Ende jedes Staminodiums befinden sich zwei mit zarten Haaren besetzte Schenkel, die nach Engler (Engler und Prantl, II. Teil, 4. Abt., 1888) wahrscheinlich dazu dienen, den von den benachbarten

Antheren abgegebenen Pollen aufzunehmen. Die Staminodien sind kürzer als die drei inneren fruchtbaren Staubblätter. Diese sind am Grunde mit den Kronblättern vereinigt, nur der obere Teil des Staubfadens ist frei. In der Mitte der Blüte befindet sich der Fruchtknoten. Er ist unvollkommen dreifächerig und enthält drei wandständige Plazenten mit sehr zahlreichen geradläufigen, kleinen Samenanlagen (Textfig. 1 *B*, *D*). Der fadenförmige Griffel ist fast doppelt so lang als der Fruchtknoten und endigt an der Spitze mit einer dreilappigen Narbe (Textfig. 1 *C*, *F*). Ein Querschnitt durch seinen unteren Teil zeigt einen dreieckigen Umriß; in seiner Mitte befindet sich ein Kanal, welcher sich in drei Furchen erweitert, die nach den drei Kanten gerichtet sind; durch sie nehmen die Pollenschläuche ihren Weg zur Fruchtknotenhöhle (Textfig. 1 *E*). Die Furchen setzen sich nach unten direkt in die Fruchtknotenfächer fort.

## II. Entwicklung der Blüte.

Querschnitte durch Reihen junger Blüten, die sich an dem obersten Teil des Blütenstandes befinden, lassen den Entwicklungsgang der Blüte leicht verfolgen. Zuerst entstehen die Bracteen, in deren Achseln je eine Blüte sich entwickelt. Diejenigen nebeneinander liegender Blüten decken sich dachziegelartig. Am jungen Vegetationspunkt entstehen zunächst drei Hervorwölbungen, von denen die eine etwas größer ist als die zwei anderen. Sie bilden die ersten Anlagen der Kelchblätter, deren Entwicklung rasch vor sich geht, so daß die Blütenachse schon frühzeitig von einem basalen Kelchring umgeben ist. Die Kelchblätter verlängern sich und umhüllen den übrigen Teil der jungen Knospe (Textfig. 1 *G*, *H*). Vor den Medianen der Kelchblätter, nahe der Insertionsstelle derselben, entsteht je eine weitere Vorwölbung, die sich zu einem Staminodium entwickelt. Wenig vorher sind, mit jenen alternierend, die Anlagen der Kronblätter gebildet worden. Kurze Zeit nachher folgen die drei fruchtbaren Staubblätter nach, die, wie schon vorher erwähnt wurde, am Grunde mit den Petalen vereinigt sind. Nach dem deutlichen Hervortreten der Kronblätter beginnt sich das Gynöceum zu entwickeln. Es entstehen anfangs, mit dem inneren Staubblattkreis alternierend, am Scheitel der Blütenachse drei Gewebehöcker, die sich rasch verbreitern und miteinander in Berührung treten. Aus diesen drei Gewebehöckern entwickeln sich die Karpelle, an deren Verwachsungsstellen sich drei Wülste, die Plazenten, nach innen vorwölben. Während des Wachstums der Blüte verbreitert sich

der Fruchtknoten. Es entstehen dadurch Hohlräume, in welche sehr schnell die Samenanlagen hineinwachsen (Textfig. 1 *I*).

Bei der Entwicklung der Blüte erscheint also das Gynöceum zuletzt. Während man an den Staubblättern schon die Antheren erkennen kann, zeigt das Gynöceum noch keine Differenzierung.

## III. Die Staubblätter.

### 1. Entwicklung und Bau der Antheren.

Im vorhergehenden Abschnitt habe ich die Entstehung der drei fruchtbaren Staubblätter bereits berührt. Im folgenden soll ihre weitere Entwicklung, insbesondere diejenige der Antheren geschildert werden.

Aus den Hervorwölbungen zwischen den Petalen und der Blütenachse entstehen bald Gewebehöcker, welche mit fortschreitendem Wachstum einen elliptischen Querschnitt erhalten. Eine Differenzierung in verschiedene Gewebe ist auf diesem Stadium noch nicht eingetreten. Nur die Epidermiszellen heben sich von den übrigen Gewebeschichten deutlicher ab (Textfig. 2 *A*); auch ist noch nichts zu bemerken von einer Differenzierung in Filament und Anthere. Wenn im weiteren Verlaufe der Entwicklung Staubfaden und Staubbeutel unterschieden werden können, erhält der Querschnitt der Anthere mehr und mehr die Form eines Trapezes, dessen kürzere Parallelseite eingebuchtet ist; in der Mitte des Querschnittes kann man die Anlage des Leitbündels bemerken. Die Ecken des Querschnittes zeigen eine schwache Hervorwölbung nach außen (Textfig. 2 *B*). Während dieser Zeit strecken sich die subepidermalen Zellen in radialer Richtung und teilen sich periklin. Die in der Mitte der sich differenzierenden Antherenfächer gelegenen Zellen, welche als Urmutterzellen der Pollenkörner zu betrachten sind, unterscheiden sich durch ihre Größe von den Zellen der beiden subepidermalen und der epidermalen Schichten (Textfig. 2 *C*). Durch weitere perikline Teilungen in den subepidermalen Schichten entstehen um die Urmutterzellen vier Zellschichten (Textfig. 2 *D*), welche die Antherenwandung bilden. Gleichzeitig entstehen durch Teilung der Urmutterzellen die Pollenmutterzellen. In diesem Stadium haben die Pollensäcke ihre endgültige Form angenommen, und die Anthere bekommt einen Querschnitt, wie er für die meisten Angiospermen charakteristisch ist.

Die innerste der vier Zellschichten, die den Pollensack umgeben, hat ein etwas anderes Aussehen als die übrigen, ihre Zellen sind im Querschnitt mehr quadratisch. Nach einiger Zeit strecken sie sich

schwach in radialer Richtung, ihre Kerne nehmen an Größe zu und die Zellen füllen sich mit dichtem Plasma; durch ihre intensive Färbung lassen sie sich jetzt leicht von den übrigen Wandzellen der Anthere unterscheiden, sie bilden das Tapetum. Nun beginnt eine Vergrößerung der Pollensäcke, die sich bei den Pollenmutterzellen und Tapetenzellen in einer Zunahme ihres Volumens äußert. Diese führt in den Pollenmutterzellen alsbald zur ersten Zellteilung, indes in den Tapetenzellen nur eine Kernteilung stattfindet, die von keiner Zellplattenbildung gefolgt ist, so daß die Zellen zweikernig werden.

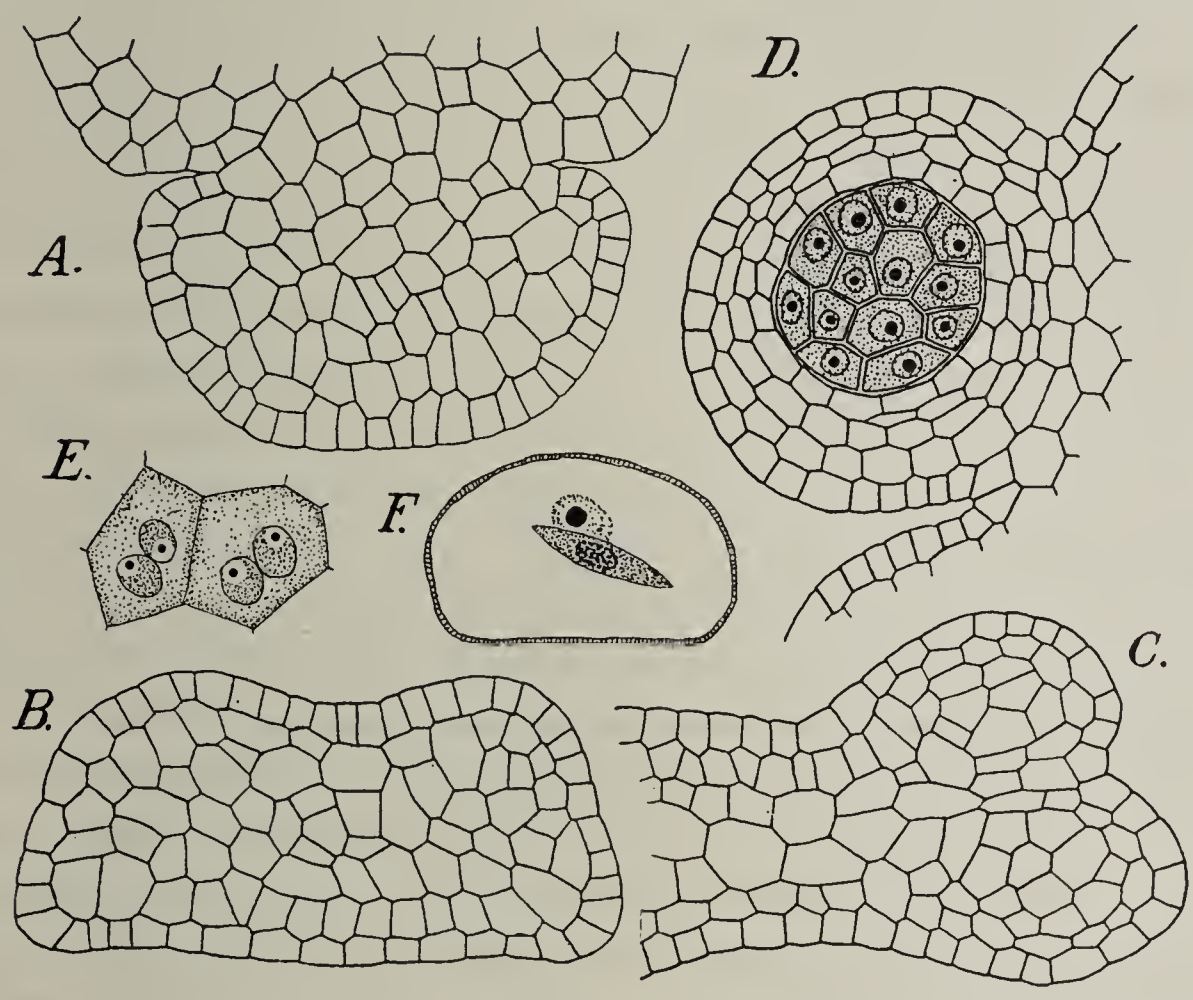



Fig. 2. Entwicklung der Anthere. *A* Querschnitt durch ein noch junges Staubblatt, vor der Differenzierung in Anthere und Filament; *B* durch die Anthere eines Staubblattes nach Ausbildung von Filament und Anthere; *C* durch eine Antherenhälfte mit epidermalen und subepidermalen Schicht- und Pollenurmutterzellen in den sich ausbildenden Pollensäcken; *D* durch einen Pollensack mit vierschichtiger Wand und Pollenmutterzellen; *A—D* Vergr. 400 : 1. *E* zweikernige Tapetenzellen vom Wandbelag eines Pollensackes; Vergr. 620 : 1. *F* Längsschnitt durch ein Pollenkorn, mit vegetativem Kern und generativer Zelle; Vergr. 650 : 1.

Mit der weiteren Entwicklung der Antheren und der Bildung der Tetraden vergrößern sich die beiden Kerne der Tapetenzellen; nirgends aber konnte ich eine zweite Teilung derselben beobachten. Es finden sich in den Antheren von Xyris indica überall regelmäßig zweikernige Tapetenzellen (Textfig. 2 *E*). Zweikernige Tapetenzellen sind bekanntlich schon bei vielen, sowohl mono- wie auch dikotylen Pflanzen nachgewiesen worden. Koernicke (1896, pag. 159) hat sie zum Bei-

spiel bei Triticum gefunden, Golinski (1893, pag. 8) bei Triticum und Secale, Tannert (1905, pag. 17) bei Avena sativa, Lagerberg (1909, pag. 42) bei Adoxa moschatellina usw. Mottier (1897, pag. 120) erwähnt für die Tapetenzellen von Podophyllum, daß eine einzige Zelle oft zwei oder drei, selbst noch mehr Kerne enthielt, die sich gleichzeitig teilen konnten. Während der Entwicklung der Tetraden vergrößern sich die Tapetenzellen noch mehr. Sie verlieren ihre regelmäßige Form und einzelne derselben greifen etwas in den Antherenraum hinein. Während der endgültigen Ausbildung der Pollenkörner werden die Tapetenzellen mehr und mehr resorbiert, so daß die Vermutung, daß ihre Substanz zum Aufbau der Pollenkörner, speziell ihrer Exine verwendet werde, auch hier begründet erscheint. Ein Periplasmodium, d. h. eine Verschmelzung des Plasmas der Tapetenzellen, konnte ich nie beobachten; die Zellen bewahren ihre Individualität.

In seiner Arbeit: „Über die Bedeutung der Periplasmodien“ gibt Hannig an (1911, pag. 359), daß „das typische Verhalten bei den Pollenkörnern der Angiospermen die Auflösung der Tapete ist“. Sicher ist aber, wie er weiter schreibt, „daß keinesfalls bei allen Phanerogamen ein Plasmodium gebildet wird. Denn für eine Pflanze, Sarracenia, hebt Shreve zweimal ausdrücklich hervor, daß zu keiner Zeit die Tapetenzellen zwischen die Sporen einwandern. Wenn also für einen einzigen Fall erwiesen ist, daß die Plasmodiumbildung unterbleibt, dann könnte dies leicht weiter verbreitet sein, als sich aus der Literatur ersehen läßt“.

Die auf die Tapetenzellen nach außen folgende Zellage erfreut sich einer nur kurzen Lebensdauer. Ihre Zellen werden schnell desorganisiert und zusammengedrückt, weshalb sie auch Strasburger als „die zu verdrängende Schicht“ bezeichnete. Eine Zeitlang sind diese Zellen noch als schmale Lamellen sichtbar. Zwischen der letztgenannten Schicht und der Epidermis befindet sich die sogenannte fibröse Schicht, welche sich später zum Endothecium ausbildet. Die Epidermiszellen sind in den ersten Stadien der Entwicklung beinahe isodiametrisch; sie strecken sich nach und nach in der Richtung der Längsachse der Anthere. Die Wand der reifen Anthere besteht also nur aus zwei Zellschichten: der Epidermis, deren Zellen nach außen gewölbt sind, und der fibrösen Schicht. Die Tapetenzellen und die „zu verdrängende Schicht“ sind ganz verschwunden.

## 2. Tetradenteilung und Entwicklung des Pollenkorns.

Während sich in der oben erwähnten Weise die Ausbildung der Antherenwandung vollzieht, zeigen die Pollenmutterzellen ein intensives

Wachstum. Sie sind voneinander durch sehr zarte Lamellen getrennt und erscheinen auf den Schnitten vier- bis sechseckig, oft in einer Richtung etwas stärker gestreckt. Der Kern nimmt einen großen Teil des Zellumens ein und übertrifft diejenigen der Antherenwandzellen bedeutend an Größe. Er befindet sich gewöhnlich im Zentrum der Zelle, nur selten kommt es vor, daß seine Lage sich etwas nach der Zellwandung zu verschoben hat.

Bevor ich zur Beschreibung der verschiedenen Entwicklungsstadien der Pollenmutterzellen übergehe, möchte ich zum voraus bemerken, daß es nicht in meiner Absicht liegt, an dieser Stelle auf die Fragen der Chromosomenreduktion näher einzutreten. Die Meinungen hierüber sind ja entsprechend den großen Schwierigkeiten, welche derartige Untersuchungen bieten, noch stark differierend, und selbst die eingehendsten Spezialuntersuchungen vermochten die Gegensätze in dieser Frage nicht zu beseitigen. Ich beschränke mich daher im folgenden auf eine kurze, möglichst objektive Darstellung dessen, was ich beim Studium der allgemeinen Entwicklung der Pollenkörner bezüglich der Chromosomenreduktion zugleich beobachten konnte.

Es wurden für diese Untersuchungen zwei Färbungsmethoden angewendet: diejenige mit Safranin und Gentianaviolett und die Hämatoxylinfärbung nach Heidenhain. Die letztgenannte Färbung hat sich als besser erwiesen. In den jungen, noch ruhenden Kernen (Taf. VI, Fig. 1) scheint die chromatische Substanz in ziemlich geringer Menge enthalten zu sein. Sie befindet sich an der Kernwandung, wie auch im Kernraum in Form von kleinen Körnchen. Ein Fadennetz ist zu dieser Zeit noch nicht ausgebildet. Ob die letztgenannten Chromatinkörnchen Prochromosomen oder Gamosomen seien, wie sie manche Autoren bezeichnen (Rosenberg 1907, pag. 398), muß ich dahingestellt lassen. Was die parallele Lage der Körperchen anbetrifft, so schien eine solche allerdings da und dort vorhanden zu sein, doch kann dies nicht mit aller Sicherheit behauptet werden. Mit der weiteren Entwicklung der Mutterzellen vergrößern sich die Chromatinkörnchen, und diejenigen, welche an der Kernwand gelagert waren, treten mehr in das Innere des Kerns und werden unter sich durch feine Lininfäden verbunden, die zu dieser Zeit den ganzen Kernraum durchziehen (Taf. VI, Fig. 2). Nach kurzer Zeit beginnt der Kerninhalt eine einseitige Lagerung anzunehmen, wobei die Fadenzüge an manchen Stellen parallel verlaufen (Taf. VI, Fig. 3); es entsteht somit eine präsynaptische Paarung der Chromatinelemente. Mit dem nächsten Stadium hat die Kontraktion des Kerninhalts zugenommen, und mit Taf. VI, Fig. 4 bekommen wir

den höchsten Grad der synaptischen Phase, die ich beobachten konnte. Das Spirem ist hier ziemlich zusammengeballt, weshalb man auch den Verlauf der einzelnen Fäden nicht gut verfolgen kann. Beobachtet man aber im Kernraum diejenigen Fäden, welche frei laufen, so wird man feststellen können, daß auch auf diesem Stadium je zwei einander genähert sind und parallel verlaufen. Was die Nukleolen anbetrifft, ist deren Zahl verschieden; neben einem großen Nukleolus, der excentrisch gelagert ist und meist zwei Vakuolen einschließt, befinden sich noch etliche kleine von verschiedener Größe.

Mit dem folgenden Stadium beginnt eine neue Periode im Entwicklungsgang des Kerns. Die Pollenmutterzellen weichen jetzt auseinander, runden sich ab und nehmen kugelige Form an. Ihr Cytoplasma zeigt feinwabige bis deutlich vakuolige Struktur. Der ganze Kernraum wird wieder durch ein lockeres Spirem ausgefüllt (Taf. VI, Fig. 5). Die Fäden erscheinen aber hier dicker als im vorangegangenen Leptonemastadium (vergl. mit Taf. VI, Fig. 2). Sie sind aus den früher parallel verlaufenden dünnen Fäden entstanden; doch ist zu bemerken, daß eine vollständige Konjugation der Doppelfäden, wie sie manche Forscher bei verschiedenen Pflanzen gefunden haben, nie beobachtet werden konnte. Immer waren noch Stellen vorhanden, wo bei genauer Einstellung ihre Entstehung aus zwei Fäden wahrzunehmen war. Nach gewisser Zeit, und zwar kurz vor der Segmentierung des Fadens, findet eine kleine Kontraktion desselben statt. Die parallel verlaufenden Fäden bleiben entweder dicht aneinander liegen oder trennen sich. Sehr oft sind sie umeinander gedreht, so daß es schwer ist, auf den ersten Blick zu sehen, ob die Fäden parallel verlaufen; wenn man aber eine gerade Strecke des Kernfadens vor sich hat, dann kann man mit größerer Deutlichkeit auch auf diesem Stadium beide Reihen nebeneinander verfolgen. In Taf. VI, Fig. 6 sehen wir rechts zwei Fäden noch ganz dicht nebeneinander liegen; dagegen verlaufen ungefähr durch die Mitte des Kerns zwei mehr getrennte Fäden. Aus diesem sogenannten Strepsinemastadium entstehen durch Segmentierung die Doppelchromosomen. Ihre Formen sind sehr verschieden. Oft erscheinen sie als mehr oder weniger zusammengebogene Stäbchen oder auch als geschlossene Ringe, manche wieder sind wie **V**, **U** oder $\infty$ förmig (Taf. VI, Fig. 7). Die Chromosomenpaare beginnen sich nachher allmählich zu verkürzen und zu verdicken, so daß alle ungefähr dieselbe Größe erhalten und von fast isodiametrischer Form erscheinen; teilweise befinden sie sich ohne jede Ordnung in der Kernhöhle zerstreut, manche wieder haften an der Kernwandung.

Wir haben somit das sogenannte Stadium der Diakinese vor uns (Taf. VI, Fig. 8). Die Doppelchromosomen treten bei diesem Stadium ganz deutlich hervor, man kann sie hier am besten zählen. Die beiden Chromosomen eines Paares liegen fast immer dicht beisammen, nur selten ist ein größerer Zwischenraum zwischen denselben offen. Bei diesem, wie auch beim Stadium, wo die Chromosomenpaare in der Äquatorialplatte sich befinden (Taf. VI, Fig. 9). konnte ich deren Zahl auf 16 feststellen. Die haploide Chromosomenzahl von Xyris indica beträgt also 16. Ob in den vegetativen Kernen eine zweimal größere Chromosomenzahl vorkommt, war leider unmöglich festzustellen, da die Chromosomen ihrer Kleinheit und dichten Lagerung wegen schwer zu zählen sind.

Die Zwischenstadien von der Diakinese bis zur Anlage der Äquatorialplatte, sowie die Entstehung der Spindelfasern konnte ich nicht verfolgen. Sie scheinen ebenfalls sehr schnell vor sich zu gehen. Beim Stadium der schon ausgebildeten Äquatorialplatte ist das Cytoplasma der Pollenmutterzelle in zwei verschiedene Zonen differenziert: in eine äußere schmale Zone an der Peripherie der Zelle, die ziemlich durchsichtig und substanzarm erscheint, und eine innere, die viel dichter ist und aus körnigem Plasma besteht. Die Spindelfasern der Kernfigur sind in der Pollenmutterzelle fast parallel gerichtet, es bilden sich keine zugespitzten Pole. Ähnliche Spindelfiguren wurden schon von Juel bei den Pollenmutterzellen von Carex acuta nachgewiesen. Er schreibt darüber (1900, pag. 652): „Die Kernfigur hat eine weniger gewöhnliche Form, indem die Bündel der Spindelfasern fast parallel gerichtet sind. Nur die peripherischen konvergieren sehr wenig gegen die Längsachse. Die Kernfigur hat also keine Pole, sondern endigt beiderseits in einem breiten Felde.“ Juel nennt diese Kernspindelfigur nach Strasburger's (1900, pag. 124) Terminologie „diarch-apolar“, auch bei vegetativen Zellen phanerogamer Pflanzen hat Němec (1899, pag. 217) solche Kernspindelfiguren nachgewiesen. Ferner gehört auch die charakteristische diarch-apolare Spindelfigur der sich teilenden Spirogyra-Kerne, welche schon von vielen Forschern und zuletzt von Tröndle (1911, pag. 600—607) konstatiert worden ist, hierher.

Nachdem sich die Gemini in der Kernplatte angeordnet haben, beginnen die Chromosomen auseinander zu weichen und entfernen sich in entgegengesetzter Richtung (Taf. VI, Fig. 10). Wenn die letzten ihren Bestimmungsort erreicht haben und die Chromosomenknäuel bilden, beginnen sich die Verbindungsfasern seitlich vorzuwölben, so daß zuletzt eine fast kugelförmige achromatische Figur entsteht (Taf. VI, Fig. 11). Zu

dieser Zeit beginnt auch die Ausbildung der Zellplatte, welche senkrecht zur Längsachse der Spindel gerichtet ist.

Im weiteren Verlauf der Anlage einer neuen Zellwand verbreitert sich der Phragmoplast so lange, bis die Zellplatte die Wand der Pollenmutterzelle erreicht hat und er so die Form eines breitgedrückten Ellipsoids erhalten hat. Gleichzeitig mit den Spindelfasern strecken sich auch die Tochterknäuel, und zwar fast parallel zur Zellplatte. Die Tochterkerne erhalten daher eine schmal langgestreckte Form (Taf. VI, Fig. 12). Meistens passen sie sich der Form ihrer Zellen etwas an, indem sie sich leicht krümmen. In parallel zur ersten Teilungswand der Pollenmutterzellen geführten Schnitten erscheinen die Kerne kreisförmig (Taf. VI, Fig. 13), sie haben also die Form stark abgeplatteter Ellipsoide. Die Chromatinsubstanz der Kerne erscheint in Form kleiner Körnchen, die im Kernraum, wie auch an der Kernwand verteilt sind. Was den Nukleolus anbetrifft, erscheint er meistens in Einzahl, seine Lage kann verschieden sein (Taf. VI, Fig. 12 u. 13), selten aber konnte ich ihn in der Mitte des Kerns beobachten. An dieser Stelle möchte ich darauf hinweisen, daß bei vielen bis jetzt untersuchten monokotylen Pflanzen, nach der ersten Teilung der Pollenmutterzellen, die Tochterkerne niemals vollständig in den Ruhezustand übergehen und auch bei manchen kein Kernkörperchen auftritt. Von Triticum z. B. sagt Koernicke (1896, pag. 165): „Nukleolen sind hierbei nie zu bemerken. Auch habe ich nie einen Ruhezustand der Kerne beobachten können.“ Was die Kernkörperchen bei Lilium und Tradescantia anbelangt, äußert sich Miyake (1905, pag. 112): „Ob sie überhaupt bei diesen Pflanzen nicht vorkommen oder ob sie zwischen den Chromatinfäden verborgen sind, muß dahingestellt bleiben.“ Wir finden in der Literatur noch viele andere Fälle, wo erwähnt wird, daß die betreffenden Kerne keine Nukleolen enthalten. Wir sehen also, daß Xyris indica hierin, wie in der Form der Kerne, eine Ausnahme unter den Monokotylen macht.

Nach der ersten — heterotypischen — folgt bekanntlich bei den Pollenmutterzellen eine zweite — homöotypische — Kernteilung. Ich konnte sie nicht näher verfolgen, weswegen ich direkt zur Besprechung der fertig ausgebildeten Tetraden übergehe. Es entstehen zwei Formen von Tetraden; bei der einen, welche häufiger vorkommt, liegen alle vier Zellen in einer Ebene (Taf. VI, Fig. 14), bei der zweiten befinden sich die Zellen in zwei senkrecht aufeinander stehenden Ebenen (Taf. VI, Fig. 15).

Nahe der rechtwinkligen Kante jedes der vier Quadranten befindet sich der fast ellipsoidische, mit einem ziemlich großen Nukleolus ver-

sehene Kern (Taf. VI, Fig. 14). Die Lage desselben ist bei allen Zellen einer Tetrade dieselbe. Sie ist, wie wir nachher sehen werden, sehr günstig für die Feststellung der nachfolgenden Teilung des Kerns, bei der Bildung der generativen und vegetativen Zelle. Das Cytoplasma jeder Zelle erhält eine spezielle Differenzierung, und zwar erscheint es an der äußeren Wand stark vakuolig, um den Zellkern herum dagegen ganz dicht (Taf. VI, Fig. 14, 15). Beim Betrachten der Tetrade als Ganzes kann man also sagen, daß an ihrer Peripherie ein Ring von vakuoligem Cytoplasma vorhanden ist, welcher mit fortschreitender Entwicklung der Tetrade an Breite abnimmt. Das Erscheinen dieser Vakuolen hängt mit dem der Tetradenbildung nachfolgenden Wachstum zusammen, bei welchem eine Vergrößerung der Zellräume ohne entsprechende Vermehrung des Plasmas erfolgt. Erst später werden die Zellen der Tetrade cytoplasmareicher; die Vakuolen beginnen zu verschwinden, so daß die fertigen Pollenkörner nun ganz von dichtem, körnigem Cytoplasma ausgefüllt sind. Interessant ist, daß die Pollenkörner während des ganzen Verlaufes ihrer Entwicklung in Tetraden zusammen bleiben, was bekanntlich nur von verhältnismäßig wenigen Pflanzen bekannt ist.

Bei beiden Formen von Tetraden gestaltet sich der weitere Entwicklungsgang der Pollenkörner genau gleich.

Auf Taf. VI, Fig. 15, welche die zweite Tetradenform darstellt, befinden sich die Kerne in Vorbereitung zur Teilung; ihre Chromatinsubstanz tritt deutlicher hervor und die Kerne selbst erscheinen lockerer als in Fig. 14, welche ein etwas jüngeres Stadium wiedergibt.

Die Bildung der generativen Zelle, wie auch die Teilung des primären Pollenkerns erfolgen in der für die Monokotylen typischen Weise. Ganz genau hat diesen Vorgang zuerst Strasburger (1908, pag. 523—527), bei seiner Untersuchung verschiedener Lilium-Arten, beschrieben. Bei Xyris indica findet der Prozeß der Kernteilung in folgender Weise statt: Die ausgebildete Kernspindel steht senkrecht zur Zellmembran, ihre Fasern vereinigen sich nicht zu einer Spitze, sondern endigen einerseits einzeln in der Hautschicht der Mutterzelle, anderseits frei im Innern des Pollenkorns. Der speziellen Anordnung der Fasern schreibt Strasburger (1908, pag. 524) in diesem Falle eine gewisse Bedeutung zu; er sagt: „Diese Ausbildung der Kernspindel gestattet nämlich ihren Chromosomen bis an das äußerste Ende der Spindelfasern zu rücken, der Anlage des generativen Kerns somit bis dicht an die Hautschicht des Pollenkorns zu gelangen.“ Dies trifft auch für die Teilungsfigur von Xyris zu, und es erscheint uns nun auch die kon-

stante Lage des primären Pollenkerns verständlich; denn läge er nicht nahe der Zellwand, so könnten die Spindelfasern kaum bis zur Hautschicht gelangen. Taf. VI, Fig. 16 stellt einen Längsschnitt durch zwei nebeneinander liegende Zellen einer Tetrade dar, in welchen sich der Verlauf der Fasern während der Kernteilung gut beobachten läßt. Die Spindelfiguren beider Kerne liegen hier senkrecht zueinander; diese Anordnung kommt aber seltener vor, meist liegen sie in derselben Richtung. Die Chromosomenzahl ist in diesem Teilungsschritt bedeutend schwieriger als in der Reduktionsteilung festzustellen. Nachdem die Chromosomen auseinander gewichen sind, wird zwischen ihnen die Zellplatte anfangs parallel zur Längsachse des Pollenkorns ausgebildet. Sie biegt sich später uhrglasförmig und trifft schließlich mit ihrem Rande die Pollenzellwand. Während des Umbiegens strahlen die Fasern am einen Ende, nachdem sie sich von der vegetativen Kernanlage losgelöst haben, nach allen Richtungen frei in das Innere der vegetativen Zelle (Taf. VI, Fig. 18).

Während der Bildung der Scheidewand zwischen vegetativer und generativer Zelle verkürzen sich die Fasern allmählich und schließlich verschwinden sie gänzlich. Die kleinere generative Zelle ist von der größeren vegetativen völlig getrennt, liegt aber noch eine Zeitlang der primären Pollenmembran an (Taf. VI, Fig. 19). In allen vier Zellen einer Tetrade findet die Kernteilung gleichzeitig und an entsprechenden Oberflächenstellen statt (Taf. VI, Fig. 17). Die Chromosomengruppe des entstehenden generativen Kerns erscheint etwas gekrümmt und so dem Winkel zwischen den zwei senkrecht aufeinander stehenden Wänden der Pollenzelle leicht angepaßt; eine ähnliche Biegung bekommen im Querschnitt zunächst auch die ausgebildeten generativen Kerne (Taf. VI, Fig. 20). Der Größenunterschied zwischen den Kernen der generativen und vegetativen Zellen ist schon bald nach vollzogener Teilung sehr bedeutend, dasselbe gilt auch von den Nukleolen. Die beiden Kerne unterscheiden sich außer in ihrer Größe auch durch ihre Struktur und ihren Chromatingehalt. Der generative Kern ist sehr dicht und speichert intensiv Farbstoffe auf; dagegen färbt sich der chromatinärmere vegetative Kern weniger stark, auch befindet er sich im Gegensatz zum generativen Kern in vollkommenem Ruhezustand und gleicht in seinem Bau einem typischen vegetativen Kern (Taf. VI, Fig. 19). Mit der weiteren Entwicklung des Pollenkorns erfährt die generative Zelle verschiedene Gestalts- und Lageveränderungen, bis sie schließlich meist in Form einer Spindel im Inneren der vegetativen Zelle liegt. Während dieser Veränderungen hat sie an Größe wenig

zugenommen, dagegen ist die vegetative Zelle bedeutend gewachsen. Genaue Angaben über die Form- und Lageveränderungen der generativen Zelle in den letzten Entwicklungsphasen des Pollenkorns sind zuerst von Strasburger (1908, pag. 526) beschrieben worden: „Sie [die generative Zelle] beginnt sich zu strecken, geht dabei aus der linsenförmigen Gestalt allmählich in die spindelförmige über und drängt sich entsprechend vor. In dem Maße, als sie sich streckt, wird ihre Ansatzstelle an der Pollenwandung schmäler. Dementsprechend nähern sich dort einander die Hautschichtränder der eingestülpten Zelle. Bald kommt der Augenblick, wo die generative Zelle nur noch mit einem schmalen Ende die Pollenwandung berührt, schließlich verläßt sie diese vollständig, während gleichzeitig der vorgedrängte Teil der Hautschicht der vegetativen Zelle sich von ihrem in der Peripherie verbleibenden Teile abschnürt.“ Diese Beobachtungen Strasburger's wurden durch Friemann (1910) für eine ganze Reihe weiterer Fälle bestätigt. Meine Befunde an Xyris indica decken sich mit denjenigen der genannten Autoren durchaus. Bei einem noch jungen Pollenkorn sehen wir eine erste Änderung in der Form der generativen Zelle, sie streckt sich nämlich nach der Mitte des Pollenkorns und nimmt statt der ursprünglich linsenförmigen (Taf. VI, Fig. 19) eine ungefähr glockenförmige Gestalt an (Taf. VI, Fig. 21). Die Ansatzstelle der generativen Zelle an der Pollenwandung wird dadurch fast um die Hälfte reduziert. Schließlich bekommen wir ein Stadium, bei welchem die generative Zelle nur noch mit einem schmalen Ende die Pollenwandung berührt (Taf. VI, Fig. 22). Der Kern ändert, entsprechend der Form der Zelle, seine Gestalt ebenfalls. Er paßt sich überhaupt, während der Gestaltsveränderungen der generativen Zelle, ihrer Form stets an.

Alle Zwischenstadien von der linsenförmigen bis zur spindelförmigen generativen Zelle aufzufinden war unmöglich, auch waren solche Stadien, wie sie die Taf. VI, Fig. 21 u. 22, darstellen, recht selten. Dagegen konnte ich zahlreiche spindelförmige generative Zellen beobachten, so daß wir annehmen dürfen, daß dieses Stadium längere Zeit andauert.

Die spindelförmige generative Zelle befindet sich meist in der Mitte des Pollenkorns, ist aber nicht immer in der Richtung seiner längeren Achse gestreckt, wie es sonst bei anderen Pflanzen der Fall ist, ihre Lage kann in bezug zur Längs- und Querachse des Pollenkorns sehr verschieden sein (Taf. VI, Fig. 23 und Textfig. 2 *F*).

Die Lage der generativen Zelle kann in bezug auf den vegetativen Kern, wie aus den diesbezüglichen Figuren zu ersehen ist, verschieden

sein. Sehr oft erhält man den Eindruck, als ob die generative Zelle bei ihrem Vordringen den vegetativen Kern verschoben habe.

Immerhin scheinen mir beim Hineindringen der generativen Zelle in das Pollenkorn beide Zellen mitzuwirken. Ich kann mich also der Ansicht jener Autoren, die, wie z. B. Strasburger (1908, pag. 525) und Lagerberg (1909, pag. 48), glauben, daß bei diesem Prozeß sich nur die vegetative oder nur die generative Zelle beteilige, nicht anschließen. Vielmehr neige ich der Ansicht Friemann's zu, der auf Grund seiner Untersuchungen an einer ganzen Reihe von Pflanzen sich folgendermaßen ausdrückt (1910, pag. 40): „Nach allen diesen Beobachtungen scheinen mir die Vorgänge, welche sich als Beziehungen zwischen der generativen und vegetativen Zelle eines Pollenkorns darstellen, sich nicht erklären zu lassen aus der Tätigkeit nur einer dieser Zellen. Vielmehr ist es wohl annehmbarer, beide Zellen als tätig aufzufassen. Der aktive Anteil der einzelnen Zelle ergibt sich aus den Beobachtungen wahrscheinlich je nach der Pflanze als variabel. Eine genaue Scheidung dieses Anteils läßt sich bei dem heutigen Stande unseres Wissens wohl noch nicht machen, da die Kenntnis der inneren Bedingungen der beobachteten äußeren Vorgänge fehlt."

Nachdem die generative Zelle Spindelform angenommen hat, erfolgt nach einiger Zeit ihre Teilung; im Gegensatz zu vielen anderen Pflanzen, wo die Teilung erst im Pollenschlauch stattfindet. Strasburger (1908, pag. 527) glaubt „in solchen Fällen, wo der generative Kern schon innerhalb des Pollenkorns sich teilt, diese Teilung in peripherischer Lage stattfände und eine Verschmelzung der beiden Protoplasten durch Auflösung der trennenden Hautschichten hierauf sich vollzöge. Ein solcher Vorgang könnte an sich einfacher erscheinen, doch müßte er erst nachgewiesen werden, zunächst halte ich ihn auf Grund meiner Erfahrungen nicht eben für wahrscheinlich." Auch in den Resultaten meiner Untersuchungen findet die oben erwähnte Vermutung Strasburger's keine Bestätigung, da die Teilung der generativen Zelle nicht an der Peripherie, sondern höchstwahrscheinlich im Innern des Pollenkorns stattfindet. Vor der Teilung befindet sich der generative Kern in der Mitte der Zelle und füllt den Raum zwischen den beiden Wänden fast ganz aus, so daß nur eine dünne Schicht von Cytoplasma zu unterscheiden ist. Die Kernteilung selbst konnte ich nicht in den Details verfolgen, da Zelle und Kern ziemlich klein und schmal sind. Bevor ich zur Besprechung der Spermakerne, die durch Teilung des generativen Kerns entstehen, übergehe, möchte ich kurz daran erinnern, daß bekanntlich viele Autoren den Spermakernen jeg-

liches Eigenplasma absprechen und sie als völlig nackte Kerne bezeichnen. Es fehlt aber auch nicht an gegenteiligen Angaben. Lagerberg (1909, pag. 49 und 56) z. B. gibt an, daß die Spermakerne von Adoxa moschatellina L. nicht nur im Pollenkorn, sondern auch im Pollenschlauch von Eigenplasma umgeben sind, und belegt seine Behauptung mit entsprechenden Zeichnungen, in denen die Spermakerne von deutlichen Plasmahüllen umgeben sind. Ob die in den Pollenkörnern meiner Präparate enthaltenen Spermakerne Eigenplasma besitzen oder als nackte Kerne erscheinen, vermag ich nicht bestimmt zu sagen. In Präparaten, die mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt sind, erscheint in der Umgebung der Spermakerne eine schmale Zone, die durch ihre dunklere Färbung vom übrigen Cytoplasma des Pollenkorns sich unterscheidet (Taf. VI, Fig. 25). Man könnte diese dunkel gefärbte Substanz eventuell als Cytoplasma von Spermazellen betrachten. Auch nach Anwendung der Färbungsmethode von Ehrlich-Biondi-Heidenhain konnten keine einwandfreien Resultate erhalten werden. Es erscheinen bei dieser Behandlung — namentlich deutlich im Querschnitte — um die Spermakerne schmale helle Ringe (Taf. VII, Fig. 26), die ganz wohl bloße Kontraktionsräume sein können.

Im Pollenschlauch scheinen auch bei unserer Pflanze die Spermakerne nackt zu sein (Taf. VII, Fig. 27).

Den vegetativen Kern konnte ich im Pollenschlauche nirgends beobachten, er scheint auf diesem Stadium bereits aufgelöst zu sein. Im reifen Pollenkorn ist er von rundlicher oder ellipsoidischer Form, in ganz alten Stadien erscheint er unregelmäßig, verschwommen, was wohl auf die beginnende Auflösung hindeuten könnte.

Zum Schluß möchte ich noch erwähnen, daß in einem und demselben Pollensack die Spermakerne nicht in allen Pollenkörnern gleichzeitig entstehen; ich konnte sehr oft Pollenkörner mit noch ungeteilter generativer Zelle neben solchen, bei denen die Spermakerne schon vollständig ausgebildet waren, beobachten.

Während der Ausbildung des Pollenkorns entstehen in den späteren Stadien an der Exine niedrige, nebeneinander liegende Warzen, die aber an zwei Stellen fehlen. Die Membram bleibt an denselben unverdickt. Es sind dies die Poren, welche den Austritt des Pollenschlauches ermöglichen sollen.

## IV. Entwicklung des Embryosackes.

Die Samenanlagen erscheinen zunächst als kleine aufrechte Höcker an der Oberfläche der Placenta. Ihre Entwicklung erfolgt ziemlich

langsam. Zunächst läßt sich an der jungen Anlage eine Streckung der epidermalen Zellen in radialer Richtung beobachten. Ungefähr zu gleicher Zeit, wo die Pollenmutterzellen der Antheren schon im Begriff sind sich zu teilen, erscheint unter der Epidermis der Samenanlage eine plasmareiche Zelle, die Archesporzelle (Textfig. 3 *A*). Sie unterscheidet sich zunächst in ihrer Größe nicht wesentlich von den benachbarten Zellen. Erst nachher, wenn an der Peripherie des Nuzellus die Anlagen der Integumente sichtbar werden, hebt sie sich deutlicher von den umgebenden Zellen ab (Textfig. 3 *B*). Während die Nuzelluszellen

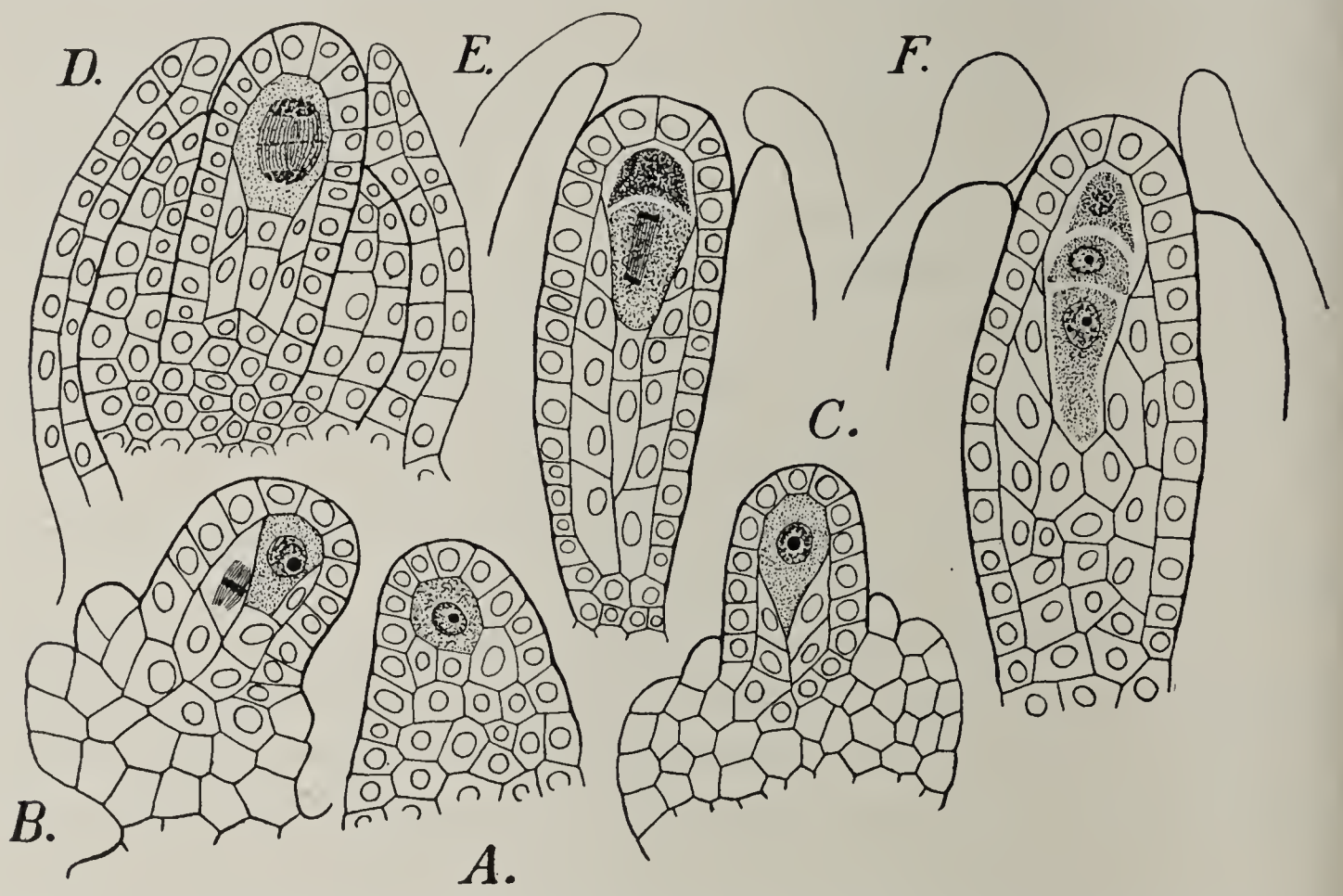



Fig. 3. Entstehung der Embryosackmutterzelle und Tetradenteilung. *A* Junge Samenanlage mit subepidermaler Archesporzelle vor der Differenzierung der Integumente; *B* und *C* mit den Anlagen der beiden Integumente; die Archesporzelle wird direkt zur Embryosackmutterzelle; *D* erste Teilung der Embryosackmutterzelle; *E* Kernteilung in der unteren der beiden Tochterzellen; *F* die drei Deszendenten der Embryosackmutterzelle, von denen die unterste sich zum Embryosack entwickelt. Vergr. 413 : 1.

im nächsten Stadium durch Teilung sich vermehren, nimmt die Archesporzelle an Größe zu. Sie ist im ausgewachsenen Zustande oft an ihrem basalen Ende keilförmig zugespitzt (Textfig. 3 *C*). Sie gliedert keine Tapetenzelle ab, wie dies bei vielen Pflanzen vorkommt, sondern wird direkt zur Embryosackmutterzelle. Ihr Kern befindet sich fast immer in zentraler Lage.

Bekanntlich entstehen bei vielen Pflanzen durch zweimalige Teilung der Embryosackmutterzelle (Makrosporenmutterzelle) vier Enkelzellen

(Makrosporen), von denen nur eine sich zu einem Embryosack ausbildet. Groß ist aber auch die Zahl der Pflanzen, bei denen die Embryosackmutterzelle nur in drei oder zwei Zellen zerfällt, und auch solche Fälle, wo die Tetradenteilung überhaupt unterbleibt und die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosack wird, sind nicht selten.

Bei Xyris indica gehen aus der Embryosackmutterzelle drei Zellen hervor.

Den Verlauf der ersten mit der Chromosomenreduktion verbundenen Teilung konnte ich nicht so eingehend verfolgen, wie es bei der Teilung der Pollenmutterzelle möglich gewesen war. Auch war es mir unmöglich, in diesem Teilungsvorgang die Zahl der Chromosomen festzustellen. Nachdem die Zellplatte der ersten Teilung in halber Höhe der Embryosackmutterzelle sich ausgebildet hat (Textfig. 3 *D*), zerfällt dieselbe in zwei fast gleiche Hälften. Die untere der beiden Zellen streckt sich während des nachfolgenden Wachstums des Nuzellus in die Länge und es erfolgt durch eine weitere Querwand eine Teilung derselben in zwei Enkelzellen (Textfig. 3 *E*). Die obere Zelle bleibt ungeteilt, ihr Kern beginnt früh zu degenerieren. Von den drei Deszendenten der Embryosackmutterzelle entwickelt sich die unterste zum Embryosack. Schon kurz nach ihrer Entstehung unterscheidet sie sich (Textfig. 3 *F*) in Form und Größe von den beiden anderen Zellen. Auch die Kerne der drei Zellen sind zu dieser Zeit von verschiedener Form und Struktur; in der obersten Zelle ist der Kern fast ganz aufgelöst und nur noch in Form intensiv färbbarer Überreste des Chromatins erkennbar. In der mittleren Zelle dagegen hat der Kern seine ursprüngliche Form fast ganz beibehalten; dagegen hat sich derjenige der untersten Zelle etwas in die Länge gezogen und sich in den oberen Teil der Zelle verlagert. Die Form und Lage der drei Zellen ändert sich schnell. Mit dem Heranwachsen der unteren Zelle zum Embryosack werden die oberen zwei Zellen mehr und mehr verdrängt.

Während dieser Entwicklungsvorgänge im Innern des Nuzellus sind die Integumente, die, wie bei den meisten Monokotylen, in Zweizahl erscheinen, bedeutend gewachsen. Zuerst erscheint das innere Integument als kleiner Wulst an der Basis des Nuzellus, kurz darauf tritt auch das äußere Integument als eine Hervorwölbung unterhalb der Ansatzstelle des inneren Integumentes auf, und zwar schon auf einem Stadium, wo die Embryosackmutterzelle ihre definitive Größe noch nicht erreicht hat (Textfig. 3 *B*). Das Wachstum der Integumente geht rasch vor sich, und zwar zunächst derart, daß das äußere das innere Integument überholt (Textfig. 3 *D*). Während der Tetraden-

bildung wölben sich die Integumente mehr und mehr über den Scheitel des Nuzellus (Textfig. 3 *E*, *F)*, bis sie schließlich im Stadium des zweikernigen Embryosackes den Nuzellus vollständig umschlossen haben. Zwischen den herangewachsenen Integumenten bleibt vorn eine schmale Spalte offen, die den Mikropylenkanal bildet (Textfig. 4 *A*). Beide Integumente sind zweischichtig, nur an der Stelle, wo sie an der Ausbildung des Mikropylenkanals beteiligt sind, entstehen manchmal durch vermehrte Zellteilungen drei bis vierschichtige Wülste, die einen Mikropylenhügel bilden.

Während dieser Zeit finden auch am Nuzellus verschiedene Veränderungen statt; durch mehrmalige Teilung seiner Zellen hat er bedeutend an Größe zugenommen. Die Zellen seiner äußersten Schicht strecken sich mit Ausnahme derjenigen der Chalazaregion in radialer Richtung (Textfig. 4 *A*). Gleichzeitig ändern auch die Zellen der inneren Nuzellusschichten ihre Form.

Die Oberflächenzellschicht des Nuzellus — ausgenommen dessen Mikropylen- und Chalazaregion —, die Außenseite des inneren Integumentes, sowie der vom inneren Integument gebildete Teil des Mikropylenkanals sind von gelblich gefärbten, kutikularisierten Membranen umgeben. Die Unterbrechung derselben an der Mikropylen- und Chalazaregion gestattet oben den Pollenschläuchen den Durchtritt und an der Basis die Zuleitung der Nährstoffe aus der Chalaza zum Embryosacke.

Die Kutikularisierung der Membranen ist schon auf den ersten Entwicklungsstadien der Samenanlage deutlich zu erkennen (Textfig. 3 *A*, *B*). Bei der weiteren Entwicklung der Samenanlage halten sie Schritt mit dem Wachstum derselben. In den Abbildungen sind sie durch dicke Striche bezeichnet. Die Bedeutung der kutikularisierten Membranen für die Samenanlage wird später bei der Besprechung der Samenschalenentwicklung zu besprechen sein.

Kehren wir vorerst zur Besprechung der weiteren Entwicklung des Embryosackes zurück. Schnitte mit einkerniger Embryosackzelle konnte ich öfters auffinden, so daß man annehmen darf, daß dieses Stadium längere Zeit andauert. Die ganze Zelle ist zunächst von feinkörnigem Plasma ausgefüllt. Erst während der ersten Teilung des Kerns und der Größenzunahme der Zelle erscheinen Vakuolen im Plasma. Die beiden Tochterkerne wandern ein jeder gegen einen Pol des Embryosackes hin, wo sie von dichterem Plasma umgeben werden (Textfig. 4 *A*). Die Vakuolen sammeln sich in der Mitte der Zelle an, so daß sich fast das ganze Plasma an den beiden Enden des Embryosackes anhäuft. Auf diesem Stadium sind auch die Reste der beiden

oberen Zellen noch zu beobachten; die untere derselben erscheint aber stärker degeneriert als die obere. Dies läßt wohl annehmen, daß in den weiteren Stadien, wo oberhalb des Embryosackes nur noch eine Kappe vorhanden ist, diese als Überrest der oberen Zelle zu betrachten sein wird. Auf das zweikernige Stadium folgt die Verdoppelung der beiden Kerne. Von den entstandenen Kernpaaren, die schief zur Längsachse des Embryosackes liegen, befindet sich je ein Kern einem Pole genähert, während die beiden anderen etwas mehr nach der Mitte des Embryosackes gelagert sind. Alle vier Kerne sind kugelförmig und

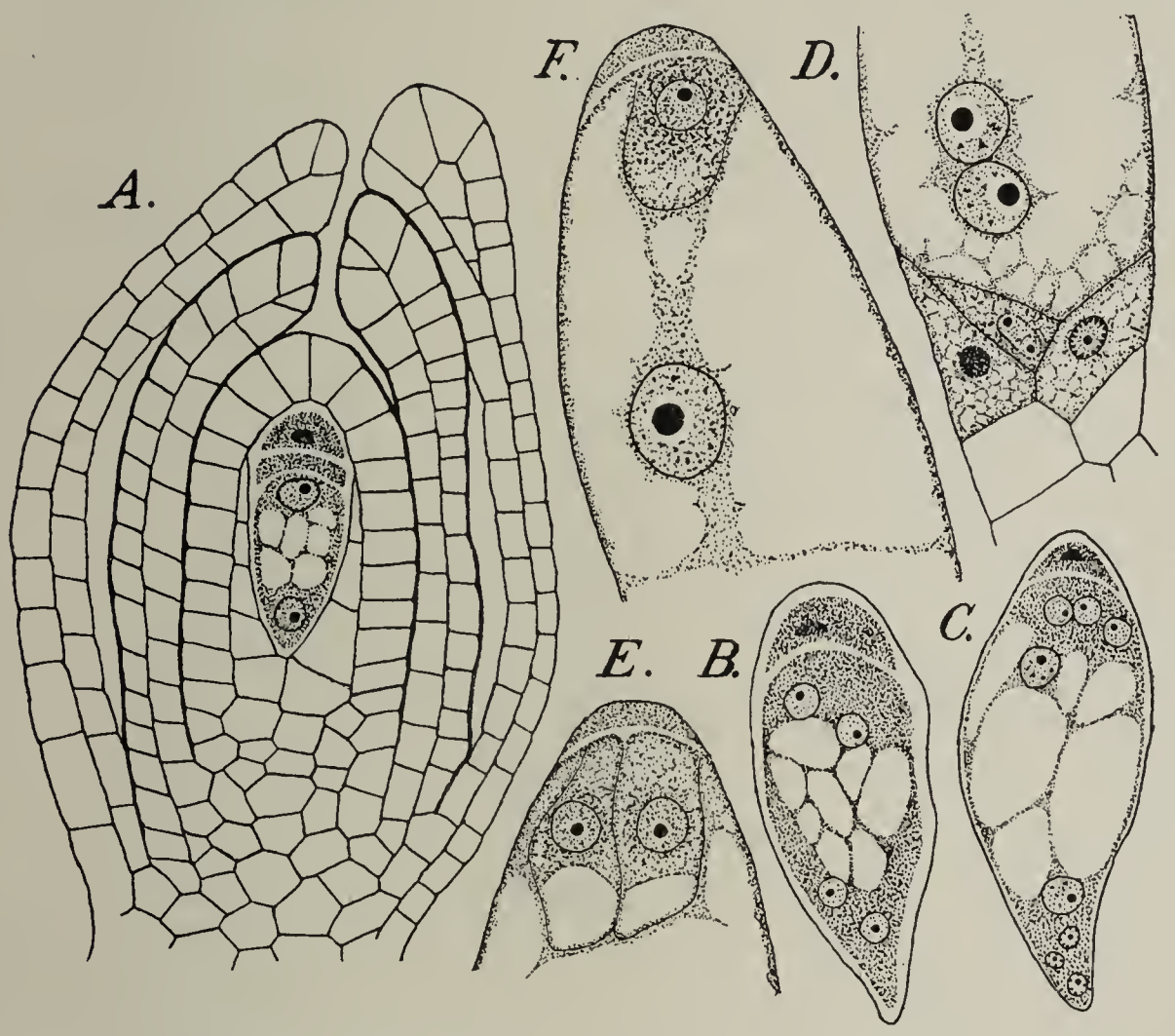



Fig. 4. Entwicklung des Embryosackes. *A* Zweikerniger Embryosack mit den Resten der degenerierenden Tetradenzellen; Vergr. 490 : 1. *B* vierkerniger Embryosack; *C* achtkerniger Embryosack; Vergr. 620 : 1. *D* unteres Ende des Embryosackes mit den drei Antipodenzellen und den Polkernen; *E* und *F* Synergiden und Eizelle desselben Eiapparates mit primärem Endospermkern und Überresten der obersten degenerierten Zelle; *D*—*F* Vergr. 1040 : 1.

besitzen je einen Nukleolus (Textfig. 4 *B*). Der Embryosack zeigt zu dieser Zeit ein intensives Wachstum, das ein Zerquetschen und Absorbieren der benachbarten Nuzelluszellen zur Folge hat. Eine besonders starke Dehnung findet im oberen Teil des Embryosackes statt.

Das Stadium des achtkernigen Embryosackes konnte ich ebenfalls auffinden, doch nur auf einer solchen Entwicklungsstufe, wo zwar die acht Kerne noch frei im Embryosack liegen, aber bereits in den Ruhe-

zustand gelangt sind. Am oberen Ende des Embryosackes liegen in dichtem Plasma drei Kerne von gleicher Form und Größe; um diese bilden sich nachher die Zellen des Eiapparates und zwar ist anzunehmen, daß der mittlere der drei Kerne zum Kern der Eizelle wird und die zwei seitlichen zu Synergidenkernen bestimmt sind. Am unteren Ende des Embryosackes befinden sich ebenfalls drei Kerne, die sich von den oberen drei deutlich unterscheiden. Sie sind kleiner und von anderer Struktur, mit dem umgebenden Plasma füllen sie den schnabelförmigen Teil des Embryosackes vollständig aus. Die zwei übrigen, den beiden Kerntetraden entstammenden Kerne befinden sich fast gleichweit von den beiden Polen des Embryosackes entfernt. Sie bilden die zwei Polkerne, die durch ihre Größe schon hier sich leicht von den übrigen Kernen des Embryosackes unterscheiden lassen. Beide sind von gleicher Größe und enthalten, wie die übrigen sechs freien Kerne, je ein Kernkörperchen (Textfig. 4 *C*). Es darf nicht unerwähnt gelassen werden, daß ich dieses Stadium in meinen Präparaten nur einmal beobachten konnte; auch Stadien des vierkernigen Embryosackes waren sehr selten; man kann also daraus vielleicht schließen, daß die beiden letzten Teilungsschritte im Embryosack sehr rasch vor sich gehen, wie dies auch von zahlreichen anderen Forschern erwähnt wird.

Dagegen dauert nach der Bildung der acht Kerne die Ausbildung des befruchtungsfähigen Embryosackes ziemlich lang. Zunächst wandern die beiden Polkerne gegen einander, oder der eine zum anderen hin, so daß sie bald in der unteren oder oberen Region, bald in der Mitte des Embryosackes aufeinander treffen. In der Textfigur 4 *D* sehen wir einen Fall, wo sich die Polkerne in der Nähe der Antipoden begegnen. Während der Annäherung und Verschmelzung der Polkerne werden den übrigen sechs freien Kernen bestimmte Mengen von Plasma zugeteilt. Am Mikropylenende bildet sich der Eiapparat, am unteren Ende des Embryosackes entstehen die drei Antipodenzellen. Ihre Form kann verschieden sein, sie passen sich den räumlichen Verhältnissen des Embryosackes an, der zu dieser Zeit auch am unteren Ende durch Auflösung der benachbarten Nuzelluszellen an Breite zunimmt. Die Antipodenzellen sind in Form und Größe normal entwickelt und beginnen früh zu degenerieren. Schon in Embryosäcken mit erst genäherten Polkernen (Textfig. 4 *D*) sehen wir, daß die Antipodenkerne in Auflösung begriffen sind, und zwar erfolgt dieselbe nicht in allen drei Antipodenzellen gleichzeitig. Die Kerne des Eiapparates und die beiden Polkerne haben inzwischen ihre Form wenig geändert, sondern nur an Größe zugenommen, besonders die Polkerne. Die beiden bei-

sammen liegenden Polkerne sind von einer dünnen Plasmaschicht umgeben, von welcher schwache Plasmastränge in den Embryosack hinausstrahlen und ein längerer Strang die Verbindung der Polkerne mit dem Eiapparat herstellt. Später verschmelzen die beiden Polkerne miteinander, ihre Nukleolen bleiben aber zunächst noch unvereinigt. Nach der völligen Verschmelzung besitzt der primäre Endospermkern einen großen, etwas exzentrisch gelagerten Nukleolus, der durch seine intensive Färbung sehr scharf hervortritt. Der sekundäre Embryosackkern selbst ist infolge seiner bedeutenden Größe und seines reichen Chromatingehaltes sehr leicht von seinen Komponenten, den Polkernen, zu unterscheiden. Kurz nach der Verschmelzung erscheinen Kern und Nukleolus von ellipsoidischer Form (Taf. VII, Fig. 28); nach einiger Zeit runden sich beide etwas mehr ab (Textfig. 4 *F*). Durch die ganze Länge des Embryosackes verläuft zu dieser Zeit ein Zytoplasmastrang, der den primären Endospermkern mit den Polen des Embryosackes verbindet. Die Antipoden sind zu dieser Zeit bereits ganz aufgelöst, nur hie und da sind noch Überreste derselben aufzufinden. Schon aus diesem Grunde kann daher von einer Beteiligung derselben an der Zuleitung von Nährstoffen, welche für die Entwicklung des Embryos und des Endosperms nötig sind, nicht die Rede sein. Nach der Ausbildung des Eiapparates erscheinen die Synergiden in der Ansicht zunächst als zwei ungefähr rechtwinklige Dreiecke, in deren unteren zwei Ecken je eine Vakuole zu beobachten ist. Die Eizelle befindet sich fast in der Mitte des Eiapparates und bedeckt einen Teil der beiden Synergiden; sie erscheint auf diesem Stadium fast birnförmig und ungefähr um ein Drittel kürzer als die Synergiden (Taf. VII, Fig. 28). Nach kurzer Zeit streckt sich der ganze Eiapparat in die Länge, die Synergiden bekommen eine länglich-sackförmige Gestalt, ihre Vakuolen vereinigen sich und bilden je eine große Vakuole, die den ganzen unteren Teil der Synergide einnimmt (Textfig. 4 *E*). Auch die Eizelle nimmt bedeutend an Breite und Länge zu (Textfig. 4 *F*). Die Abbildungen *E* und *F* der Fig. 4 wurden einem und demselben Schnitt entnommen, aber separat gezeichnet, um die Synergiden und die Eizelle besser darstellen zu können.

Kurz vor der Befruchtung verändern die Synergiden ihre Gestalt noch mehr. Sie erscheinen zuletzt stark aufgeblasen, im besonderen sind ihre Vakuolen bedeutend größer geworden. Der primäre Endospermkern wandert zu dieser Zeit den Synergiden zu und schmiegt sich denselben dicht an. Diese neue Lage des primären Endospermkerns neben den Synergiden ist für seine Vereinigung mit dem einen

Spermakern vorteilhaft. Unmittelbar nach der Aufnahme des Spermakerns wandert das Verschmelzungsprodukt nach der Mitte des Embryosackes, wo auch seine erste Teilung stattfindet.

Während der Entwicklung des befruchtungsreifen Embryosackes vollziehen sich auch im Nuzellus etwelche Veränderungen. Die äußerste Zellschicht tritt jetzt noch deutlicher hervor; nur am oberen Ende des Embryosackes erscheinen ihre Zellen etwas lockerer und von unregelmäßiger Form. Die seitlich vom Embryosack liegenden Nuzelluszellen werden durch dessen Wachstum, mit Ausnahme der äußersten Schicht, verdrängt. Infolge der Auflösung der Antipoden und der anschließenden Nuzelluszellen hat der Embryosack auch basalwärts an Länge zugenommen und reicht nun ungefähr bis zur Mitte des Nuzellus. Am unteren Teil des Nuzellus finden bis zu diesem Zeitpunkt mehrmalige Zellteilungen statt, so daß die Zahl der Zellen sich bedeutend vergrößert. Durch ihre Form und den reichen Plasmainhalt sind sie von den angrenzenden Zellen der Integumente und des Funikulus sehr leicht zu unterscheiden. Die Auflösung der äußersten Nuzellusschicht erfolgt erst während der Entwicklung des Endosperms. Bis dahin fällt ihr eine schützende Aufgabe gegenüber dem Embryosack zu. Sie spielt also eine ähnliche Rolle, wie sie manche Autoren dem sogenannten „Tapetum“ vieler Samenanlagen zuschreiben.

## V. Bestäubung und Befruchtung.

Nach Engler (1889, pag. 20) soll die Bestäubung zufolge der verschiedenen Stellung der Antheren und der Narbe, sowie der lebhaft gelbgefärbten Blütenkrone durch Insekten vermittelt werden. Ich bin derselben Ansicht und kann ergänzend beifügen, daß auch die mikroskopische Untersuchung für diese Annahme spricht. Auf Insektenbestäubung deuten nämlich auch die warzige Oberfläche der Pollenkörner sowie der reichliche Pollenbelag der Narben einzelner Blüten des fixierten Materials hin.

Das Öffnen der Staubbeutel geschieht extrors durch zwei seitliche Längsspalten. Während der Anthese findet man stets eine große Menge von Pollenkörnern auf der Narbe, wo auch ihre Keimung stattfindet. Der Pollenschlauch, der durch einen der zwei Keimporen austritt, gelangt in senkrechter Richtung durch den Griffelkanal abwärts in die Fruchtknotenhöhle. Oft konnte ich ein ganzes Bündel von Pollenschläuchen am Grund des Griffelkanals beobachten. Beim weiteren Hineindringen in den Fruchtknoten verteilen sie sich gruppenweise an die einzelnen Samenanlagen. Es tritt dann der sonst bei Angiospermen

nicht sehr häufige Fall ein, daß man mehrere Pollenschläuche in einer Mikropyle beobachten kann. Sie wachsen dann gemeinschaftlich durch den ganzen Mikropylenkanal hinunter und es dringen auch zwei oder noch mehr in den Embryosack ein. In einer größeren Anzahl von Präparaten sind dann als Folge einer solchen Überbefruchtung auch mehr als zwei Spermakerne im Embryosackplasma gefunden worden. Hie und da gelangen auch nicht alle Pollenschläuche in den Embryosack. In einem Fall konnte ich z. B. beobachten, daß ein Pollenschlauch auf der kutikularisierten Membran des Nuzellus ein Stück weit zwischen Nuzellus und innerem Integument hingewachsen war.

Wenn die Pollenschläuche durch die Mikropyle bis zum Scheitel des Nuzellus gelangt sind, erfahren sie an dieser Stelle eine Wachstumshemmung. Das weitere Vordringen durch die einzige Schicht des Nuzellus zum Embryosack geschieht interzellular. Taf. VII, Fig. 27 zeigt einen Pollenschlauch, der die Nuzellusschicht über dem Eiapparat eben durchstoßen hat und im Begriffe ist, in den Embryosack einzudringen.

Das Schlauchplasma ist sehr dicht und färbt sich so intensiv, daß die Beobachtung der Kerne im Pollenschlauch sehr erschwert wird, so lange derselbe sich noch auf dem Wege zum Embryosack befindet. Dagegen kommen die Spermakerne im Embryosack selbst ganz deutlich zum Vorschein. Den vegetativen Kern konnte ich im Pollenschlauch nie beobachten. Er wird wohl, wie ich bereits bemerkte, schon vorher aufgelöst. Jedenfalls verlassen, wie aus Taf. VII, Fig. 26 zu ersehen ist, nur Spermakerne das Pollenkorn.

Über das Verhalten des Pollenschlauches resp. der Pollenschläuche nach ihrem Eintritt in den Embryosack, kann ich nichts Bestimmtes sagen. Auf Längsschnitten durch den Embryosack ist zur Zeit der Befruchtung in der Umgebung der Eizelle ein intensiv gefärbter, ungefähr halbmondförmiger Sack sichtbar, der aus Pollenschlauchplasma besteht. Daß es sich dabei oft um den Inhalt etlicher Pollenschläuche handelt, geht aus dem gelegentlichen Vorhandensein von mehr als zwei Spermakernen in diesem Plasma hervor. Gegen die Vermutung, daß die oben erwähnte halbmondförmige Figur eine Synergide darstellt, in welche sich die Pollenschläuche entleeren, spricht vor allem ihre nach unten scharf zugespitzte Form. Eher könnte es sich dabei um einen Pollenschlauch handeln, der auf dem Wege zwischen den Synergiden bis zum primären Endospermkern gelangt ist und diese Form angenommen hat. Dafür sprechen auch manche Querschnitte durch den Eiapparat. Es sind aber auch Anzeichen vorhanden, die gegen diese Annahme sprechen, so daß ich vorläufig keine bestimmte Deutung dieser

Vorgänge zu geben imstande bin. Jedenfalls handelt es sich dabei um eigenartige Befruchtungsverhältnisse, die noch einer speziellen Untersuchung bedürfen. Ich gedenke später diesbezügliche Untersuchungen vorzunehmen. Ebenso war es mir unmöglich, wegen der Lage der Eizelle und des sich intensiv färbenden Plasmas, welches während der Befruchtung den Eiapparat meist vollständig verdeckt, den Übertritt des Spermakerns in die Eizelle und die Verschmelzung beider Kerne zu beobachten. Daß aber eine Befruchtung der Eizelle stattfindet, ist sicher anzunehmen, darauf weist schon der Umstand hin, daß in der Nähe der Eizelle sehr oft ein Spermakern zu beobachten ist. Dagegen konnte der Übertritt eines Spermakerns zum primären Endospermkern und die Verschmelzung mit demselben gut verfolgt werden. Zunächst legt sich der Spermakern der Oberfläche des primären Endospermkerns an (Taf. VII, Fig. 29). Erst nach einiger Zeit verschmelzen beide, wobei das Verschmelzungsprodukt an Größe zunimmt. Es findet also eine Doppelbefruchtung statt, wie sie nun schon bei vielen Angiospermen nachgewiesen ist. Nach Strasburger (1900, pag. 304) und anderen Autoren ist diese Verschmelzung des einen Spermakerns mit dem primären Endospermkern nicht als eigentliche, generative, sondern als vegetative Befruchtung aufzufassen, deren Zweck darin gesehen wird, daß infolge der Verschmelzung der beiden Kerne der primäre Endospermkern zur Weiterentwicklung und raschen Teilungstätigkeit angeregt wird.

## VI. Entwicklung des Embryos.

Die befruchtete Eizelle liegt am oberen Ende des Embryosackes in Zytoplasma eingebettet. Sie ist selbst zunächst noch plasmaarm (Textfig. 5 *A*). Reste des Pollenschlauchinhalts sind noch zu sehen, wenn der junge Embryo schon mehrzellig geworden ist. Die erste Teilung der Eizelle erfolgt erst, wenn im Wandbelag des Embryosackes schon zahlreiche Endospermkerne vorhanden sind; es bildet sich eine Querwand senkrecht zur Längsachse der Eizelle, so daß zwei Zellen von gleicher Größe und etwa halbkugeliger Form entstehen (Textfig. 5 *B*). Es kommt auch vor, daß die erste Teilung der Eizelle nicht in horizontaler, sondern in mehr oder weniger schiefer Richtung stattfindet. Auch waren zweizellige Embryonen zu beobachten, an denen die gegen die Mikropyle gerichtete Zelle ihre Schwesterzelle an Größe übertrifft. Im allgemeinen unterscheidet sich der zweizellige Embryo in seiner Größe nicht wesentlich von der Eizelle. Die weiteren Teilungen werden eingeleitet durch eine Teilung der scheitelständigen Zelle durch eine

Wand, die die erste horizontale unter einem nahezu rechten Winkel trifft (Textfig. 5 *C*). Nach kurzer Zeit teilt sich auch die obere Zelle durch eine schiefe Wand in zwei ungleiche Stücke (Textfig. 5 *F*); schon während der Kernteilung ist eine etwas schiefe Stellung der Äquatorialplatte zu beobachten (Textfig. 5 *D*). Nicht immer erfolgt der zweite Teilungsschritt zuerst in der unteren Zelle, es kommen auch Fälle vor, wo die der oberen Zelle vorausgeht (Textfig. 5 *E*); die Richtung der Teilungswände bleibt jedoch dieselbe. Wir sehen also, daß schon beim Entstehen des vierzelligen Embryo, des sogenannten Quadrantenstadiums, keine ganz bestimmte Regel in der Teilungsfolge innegehalten wird.

Die weiteren Teilungsvorgänge des Embryos verlaufen ebenfalls recht verschieden, so daß es unmöglich ist, ein Schema der Segmentierung aufzustellen. Embryonen im Oktantenstadium wurden nicht aufgefunden. Später (Taf. VII, Fig. 36 u. 38) entsteht im Innern des Embryos ein Komplex von kleinen Zellen, die durch schiefe Wände von größeren, peripheren getrennt sind. Mit dem Unterschied in der Zellgröße geht auch eine auffallende Ungleichheit der Kerne einher. Die größten Kerne im Embryo erreichen fast Endospermkerngröße, während die kleinen ungefähr 2—3mal kleineren Durchmesser haben. Kernteilungsfiguren sind in Embryonen nicht selten anzutreffen, doch gelang es mir nicht, die Zahl der Chromosomen festzustellen. Auch Kerne mit zwei Nukleolen sind auf diesen Stadien oft zu sehen, was die Embryokerne den Endospermkernen (s. pag. 420), die ebenfalls zwei Kernkörperchen enthalten, noch ähnlicher erscheinen läßt. Es lassen sich auf diesen Stadien bereits zwei verschiedene Teile des Embryos unterscheiden. In der dem Embryosack zugewandten Hälfte geht nämlich der Teilungsprozeß schneller vor sich, als in der Mikropylenhälfte, so daß der Scheitel des Embryos an Breite zunimmt.

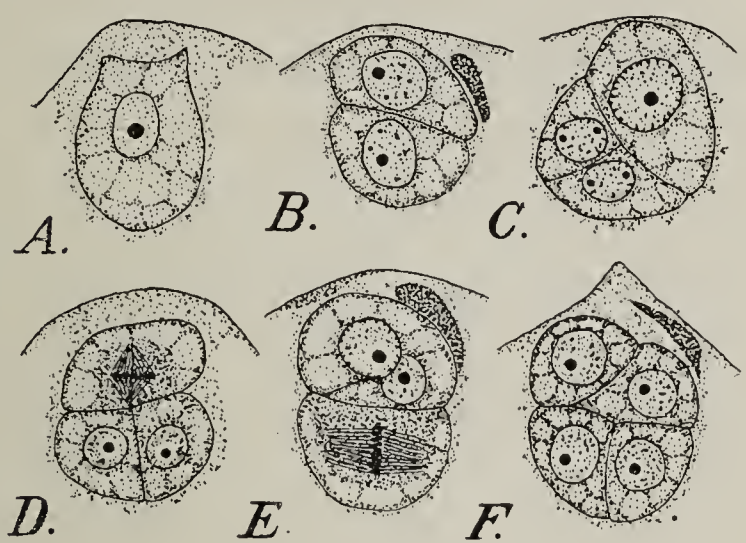



Fig. 5. Entwicklung des Embryos bis zum Quadrantenstadium. *A* befruchtete Eizelle; *B* zweizelliger Embryo mit Überresten des Pollenschlauches; *C* dreizelliger Embryo; *D* Kernteilung in der basalen Zelle; *E* Kernteilung in der distalen Zelle des dreizelligen Embryos; *F* vierzelliger Embryo. Vergr. 620 : 1.

Taf. VII, Fig. 37 stellt einen Querschnitt durch die untere Hälfte des jungen Embryos dar; hier läßt sich noch eine gewisse Regelmäßigkeit in der Entstehung der Zellen beobachten; wir sehen nämlich inner-

halb der vier großen, äußeren Zellen vier gleichgroße, dreieckige kleinere Zellen. In der Mikropylenhälfte dagegen fehlt auch auf Querschnitten eine solche Regelmäßigkeit. Mit der weiteren Entwicklung erhält der Embryo eine mehr kugelige, am Scheitel häufig etwas abgeplattete Gestalt (Taf. VII, Fig. 39 und Textfig. 6). Auf diesen Stadien ist der Embryosack gewöhnlich auch schon vollständig mit Endosperm ausgefüllt, das auch den Embryo völlig umschließt. Auffallend ist die geringe Differenzierung der Zellen des Embryo. Nur die Zellen der oberflächlichen Schicht heben sich von dem Innengewebe etwas ab. Sonst bleibt der Embryo äußerlich wie innerlich völlig ungegliedert. Eine Besprechung ähnlicher Befunde bei anderen Angiospermen und entsprechende Abbildungen finden sich bei Ernst (1913, pag. 256).

Solche ungegliederte Embryonen ohne Suspensor wurden schon von verschiedenen Autoren nachgewiesen. Bei einer mit Xyris nahe verwandten Pflanze, bei Eriocaulon septangulare, aus der Familie der Eriocaulaceae, die von Engler (1912, pag. 138) direkt neben die Xyridaceen gestellt wird, hat R. W. Smith (1910, pag. 285) gefunden, daß der Embryo ebenfalls keinen Suspensor besitzt. Der entwickelte Embryo dieser Pflanze (s. Smith, Pl. XX, Fig. 36) ist demjenigen von Xyris (Textfigur 6) außerordentlich ähnlich. Auch für Arisaema triphyllum hat Gow (1908, Fig. 23, 24) entsprechende Bilder gegeben. Es sei ferner noch verwiesen auf die ungegliederten Embryonen bei verschiedenen Dikotyledonen, wie bei Barringtonia (Treub 1884, pag. 101), Peperomia (Campbell 1901, pag. 103), Nelumbo (York 1904, pag. 167) und Gunnera chilensis (Modilewski 1908, pag. 550).

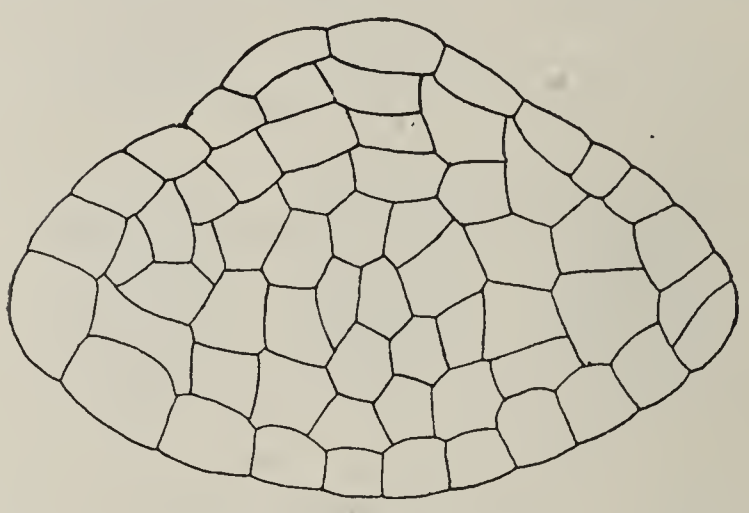


Fig. 6. Medianer Längsschnitt durch den ausgebildeten Embryo. Vergr. 620 : 1.

## VII. Entwicklung des Endosperms und seines vielkernigen Basalhaustoriums.

Wie schon im Abschnitt über die Entwicklung des Embryosackes erwähnt wurde, findet die Verschmelzung der beiden Polkerne frühzeitig statt, noch bevor der Eiapparat seine endgültige Form erhalten hat. Der primäre Endospermkern, der während der Befruchtung in der Nähe des Eiapparates sich befindet, wandert nach der Verschmelzung

mit dem Spermakern nach der Mitte des Embryosackes, wo auch seine erste Teilung stattfindet. Taf. VII, Fig. 30 zeigt den primären Endospermkern in einer vorgerückten Prophase der Teilung. Der Nukleolus liegt in der Mitte des Kerns und enthält mehrere Vakuolen. Von seiner Peripherie aus gehen dünne Fäden in verschiedenen Richtungen, was wohl annehmen läßt, daß die Substanz des Nukleolus in irgendeiner Weise in den Verlauf der Teilung eingreift. Bekanntlich herrschen über die Rolle des Nukleolus beim Kernteilungsvorgang verschiedene Meinungen. Manche Autoren — wir finden solche z. B. bei Miyake (1905, pag. 101) zitiert — behaupten, daß die nukleolare Substanz wahrscheinlich bei der Chromosomenbildung verbraucht wird. Strasburger (1900, pag. 125) ist dagegen der Ansicht, daß der Nukleolus hauptsächlich das Material zur Bildung der Spindelfasern liefere. Diese Meinung wird auch von Němec (1899, pag. 251), Schmid (1906, pag. 100), Lagerberg (1909, pag. 31) u. a. geteilt. Miyake (1905, pag. 101) dagegen ist geneigt, sich in dieser Frage Strasburger anzuschließen, hält es aber doch nicht für unwahrscheinlich, daß wenigstens ein Teil der Nukleolarsubstanz zur Ernährung der Chromosomen diene.

Von den übrigen Phasen der Teilung des primären Endospermkerns konnte ich die ausgebildete Äquatorialplatte beobachten, ohne jedoch die Zahl der Chromosomen feststellen zu können. Die Spindelfasern verlaufen in der Längsrichtung des Embryosackes (Textfig. 7 *A*). Im nächsten Stadium sehen wir die beiden Tochterkerne kurz nach ihrer Entstehung. Sie enthalten je drei Kernkörperchen, die vielleicht auf die Kerne, aus denen der primäre Endospermkern durch Verschmelzung entstanden ist, hindeuten (Textfig. 7 *B*). Kurz darauf streckt sich der Embryosack mehr in die Länge, ein großer Teil seines Plasmas häuft sich um die beiden Kerne an. Ein Kern verbleibt in der Nähe der Eizelle, der andere wandert nach unten (Textfig. 7 *C*), so daß die beiden Kerne ungefähr dieselbe Stellung im Embryosack einnehmen, wie früher die Polkerne im achtkernigen Embryosacke. Im Vergleich mit dem vorigen Stadium (Textfig. 7 *B*) haben die Kerne an Größe zugenommen und ihre Form geändert. Die drei Kernkörperchen jedes Kerns vereinigen sich wieder zu je einem großen Nukleolus, der sich in der Mitte des Kerns befindet. Auffallend ist, daß der untere Kern von dichterem Plasma umgeben ist als der obere. Diese Erscheinung wird wohl mit der baldigen Entstehung der Haustoriumzelle in Verbindung zu setzen sein. Die Teilung des oberen Endospermkerns konnte ich nicht auffinden, dagegen fand ich in einem Präparat den unteren Kern im Stadium der ausgebildeten Äquatorialplatte.

Spindelfigur, wie auch die Chromosomen sind ähnlich wie bei der Teilung des primären Endospermkerns, sie sind nur entsprechend der geringeren Größe des Kerns von kleineren Dimensionen. Die Spindel, die von dichtem Plasma umgeben ist, nimmt eine etwas schiefe Lage zur Querachse des Embryosackes ein (Textfig. 7 *D*). Auch die aus dieser Teilung hervorgehenden zwei unteren Endospermkerne haben zunächst je drei Kernkörperchen (Textfig. 7 *E*). Bei der weiteren Entwicklung des Endosperms konnte ich in den Kernen niemals drei Nukleolen beobachten, dagegen sehr oft deren zwei. Schon im nächsten Stadium, das uns im unteren Teil des Embryosackes in dichtes Plasma eingebettet vier Endospermkerne zeigt, sehen wir einen Kern mit zwei Nukleolen (Textfig. 7 *F*). Textfig. 7 *G* stellt ein etwas älteres Stadium dar, auf welchem im unteren, dichten Plasma sich bereits mehrere Endospermkerne befinden, die von ellipsoidischer Form sind und sich dadurch von den jüngeren Stadien, wo sie mehr kugelig erscheinen, unterscheiden. Die Zahl der freien Endospermkerne, die aus dem oberen Tochterkern des primären Endospermkerns entstehen, ist ziemlich groß. Sie sind in dem plasmatischen Wandbeleg des Embryosackes in verschiedenem Abstand voneinander verteilt und ragen als kleine Hügel in den Saftraum hinein. Teilungen der Endospermkerne konnte

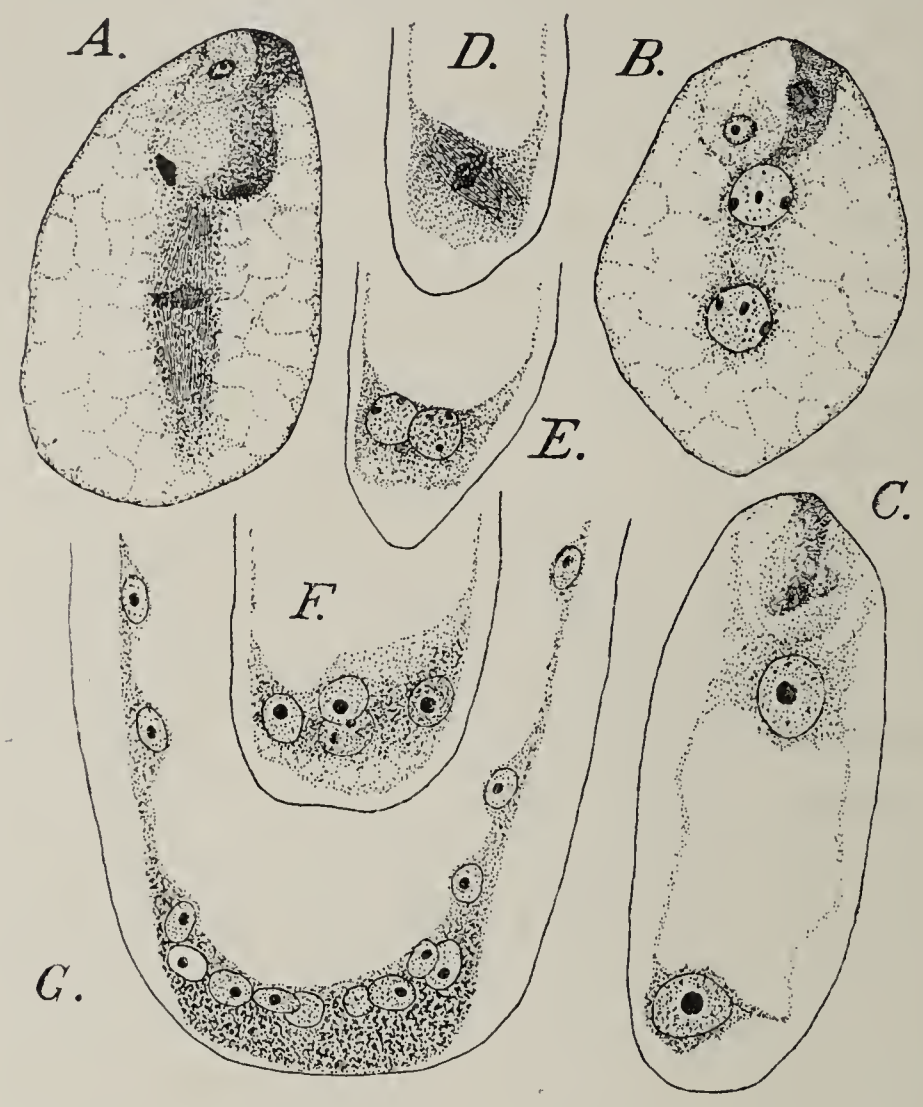



Fig. 7. Erste Stadien der Endospermbildung. *A* Teilung des primären Endospermkerns; *B* Tochterkerne des primären Endospermkerns kurz nach ihrer Entstehung; *C* ein Tochterkern in der Nähe der Eizelle, der andere an der Embryosackbasis von dichtem Plasma umgeben; *D* Teilung des unteren Tochterkerns; *E* zwei Endospermkerne, die aus der Teilung des unteren Tochterkerns entstanden sind; *F* vier Endospermkerne im unteren Teil des Embryosackes; *G* Längsschnitt durch die untere Hälfte des Embryosackes mit Wandbelag und zahlreichen Kernen. Vergr. 490 : 1.

ich vielfach beobachten, sie erfolgen im ganzen Embryosack gleichzeitig. Ihre Bilder erinnern durchaus an diejenigen, die Strasburger in seinem „Botanischen Praktikum“ (1897, Fig. 218) von den Kernen des Wandbelages von Fritillaria gibt.

Der Plasmawandbelag ist am chalazalen Ende besonders stark ausgebildet und enthält auch eine größere Anzahl von freien Kernen. Ein Unterschied derselben von denjenigen des seitlichen Wandbelages ist vorerst noch nicht wahrnehmbar. Zur Zeit der Vielzellbildung, etwa auf dem Stadium des 20-zelligen Embryos (s. pag. 422) wird die plasma- und kernreiche Embryosackbasis vom übrigen Endosperm durch eine Wand als Haustorium abgetrennt. Etwa 20 seiner Kerne häufen sich am vorderen Rand und in der Mitte an und werden allmählich aufgelöst. Nur auf den Seiten bleiben einige Kerne erhalten (Taf. VII, Fig. 31). An Stelle der aufgelösten Kerne sind im Plasma des Haustoriums noch lange größere Mengen von Chromatin sichtbar. Ungefähr gleichzeitig mit der Auflösung der Haustorialkerne erfolgt im Haustorium auch eine reichliche Bildung von Stärke. Später rückt der Vorgang der Stärkebildung allmählich von der Embryosackbasis gegen den Scheitel vor (Textfig. 8 *B*).

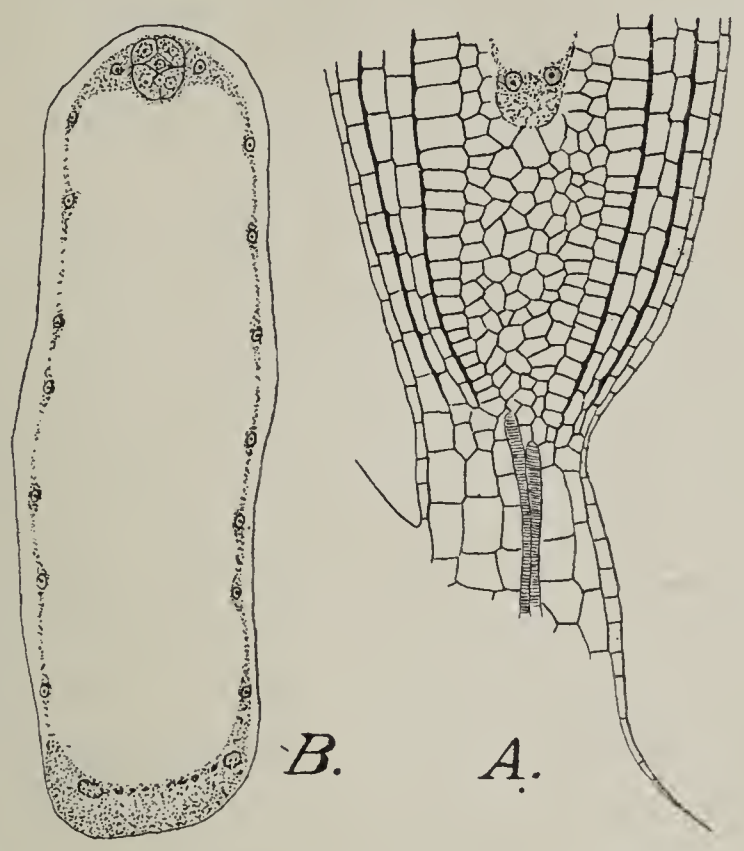



Fig. 8. Teile der Samenanlage zur Zeit der Endospermbildung. *A* basaler Teil der Samenanlage mit kurzem Funikulus, Basis von Nuzellus und Integumenten; Vergr. 200 : 1. *B* Längsschnitt durch den Embryosack mit dünnem, seitlichem Wandbelag und größeren Plasmaansammlungen um den Embryo und an der Basis. Vergr. 150 : 1.

Textfig. 8 *A* stellt den unteren Teil der Samenanlage mit dem Funikulus dar, zur Zeit, da das Endosperm erst begonnen hat sich zu entwickeln; die Chalazagefäße sind ganz deutlich zu beobachten. Die Nuzelluszellen zwischen der Chalaza und dem Embryosack, die als Leitungsgewebe funktionieren, erscheinen zu dieser Zeit noch in großer Zahl. Erst mit der weiteren Entwicklung des Endosperms und der Streckung des Embryosackes nach unten werden sie mehr und mehr resorbiert, bis schließlich nur noch wenige den Embryosack vom Funi-

kulus trennen, auch diese degenerieren nachher bei der Bildung der Samenschale.

Gehen wir jetzt über zur Besprechung der weiteren Entwicklung des Endosperms. Nach Beginn der Stärkebildung im ganzen Wandbelag findet nach kurzer Zeit die Vielzellbildung statt. Taf. VII, Fig. 32 zeigt ein Stück des mit Stärkekörnern angefüllten Embryosackwandbelages in Flächenansicht noch vor der Zellbildung. Zwischen den Stärkekörnern ist das Zytoplasma in Form intensiv gefärbter, schmaler Streifen sichtbar. Die Endospermzellbildung erfolgt etwa auf dem Stadium des 20-zelligen Embryos. Die jungen Endospermzellen, die von fünf- und sechseckiger Gestalt erscheinen, erhalten zunächst sehr zarte Wände, die kaum zu bemerken sind; erst in den nächsten Stadien treten sie deutlicher hervor.

Es werden sehr häufig mehrere Kerne von einer Zelle eingeschlossen (Taf. VII, Fig. 33). Die Größe der Zellen variiert. Im allgemeinen sind diejenigen in der Umgebung des Embryos kleiner, als die weiter entfernten. Mit der weiteren Entwicklung und dem Wachstum des Endosperms nimmt die Zellgröße zu.

Außer der Stärke treten nun in denselben, bei Färbung mit Safranin und Gentianaviolett, dunkelrot gefärbte Kugeln aus Eiweißsubstanz hervor. Im älteren Endosperm erreichen diese Kugeln eine bedeutende Größe, ihr Durchmesser beträgt 7—8 $\mu$. Diese sowie auch ihre Zahl kann in den einzelnen Zellen verschieden sein (Taf. VII, Fig. 35). Während des Auftretens der Eiweißkörner beginnen sich die Endospermkerne allmählich aufzulösen. In denjenigen Zellen, in denen sie noch nicht gänzlich resorbiert sind, treten sie als Körner von unregelmäßiger Gestalt nur noch schwach hervor.

Mit der fortschreitenden Entwicklung des Endosperms wird auch die äußerste Schicht des Nuzellus, mit Ausnahme der kutikularisierten Außenwand, aufgelöst, so daß das Endosperm jetzt unmittelbar von dieser Kutikula umkleidet ist (Taf. VII, Fig. 34). Ohne Kenntnis des ganzen Entwicklungsganges der Samenanlage könnte man bei diesen Stadien über den Ursprung der Kutikula im Zweifel sein, die nun zwischen dem Endosperm und dem inneren Integument liegt. Auch in dem basalen Haustorium (Taf. VII, Fig. 34) haben unterdessen Umwandlungen stattgefunden, über die im nächsten Abschnitt näheres mitgeteilt werden soll. An dieser Stelle möchte ich nur noch kurz auf die Entstehung und Bedeutung des Haustoriums zu sprechen kommen.

Endospermhaustorien sind schon bei vielen Angiospermen nachgewiesen worden, wie z. B. von Billings (1901, pag. 253—318) bei

den Linaceae, Polemoniaceae und Globulariaceae. Bei den Scrophulariaceae wurden sie von Balicka-Iwanowska (1899, pag. 47—68) und Schmid (1906, pag. 103—111) nachgewiesen. Von weiteren Familien mit Haustorien nennt Balicka-Iwanowska noch die Gesneraceae, Pedalinaceae, Plantaginaceae und Campanulaceae. Lang (1901, pag. 149—206) erwähnt Endospermhaustorien für Polypompholyx und Byblis gigantea usw.

Der Bau der Endospermhaustorien ist, worauf hier nicht näher eingetreten werden soll, ein sehr verschiedener. Ein, demjenigen von Xyris ähnliches Haustorium mit zahlreichen Kernen erwähnt Modilewski (1908, pag. 426 und 434) für Urtica Cannabina (Fig. 7) und Urtica pilulifera (Fig. 26). Ein Unterschied besteht darin, daß nach Modilewski die im unteren Teil des Embryosackes in dichtem Plasma eingebetteten Kerne von oben hinabgewandert sind, während sie bei Xyris von dem unteren Tochterkern des primären Endospermkerns abstammen (Textfig. 7 *C*). Auch gibt Modilewski an, daß die Vermehrung der Haustorialkerne nicht durch Teilung erfolge, sondern durch Zuwanderung weiterer Endospermkerne von oben. Bei Xyris hingegen scheint es mir fast sicher zu sein, daß sämtliche Kerne des Haustoriums durch Teilung des unteren, der beiden ersten Endospermkerne, entstanden sind (Textfig. 7 *D*—*G*).

Was die ernährungsphysiologische Bedeutung des Haustoriums von Xyris indica anbetrifft, bin ich geneigt mich der Ansicht Modilewskis (pag. 462 u. 463) anzuschließen, wenn er sagt: „Sie können wahrscheinlich nicht nur die quantitative Vergrößerung der Nahrungszufuhr verursachen, sondern haben auch eine qualitative Funktion, nämlich eine chemische Umwandlung der Stoffe herbeizuführen und die letzteren in eine für die Ernährung der oberen Endospermkerne und des Embryos mehr geeignete Form zu bringen.“ Es scheint mir, daß gerade diese letztere Funktion bei Xyris indica die Hauptrolle spielt, da ja gerade an dieser Partie des Embryosackes die Endospermstärke sich zuerst zu bilden beginnt.

## VIII. Mikrochemisches.

### 1. Bildung von Zellulosebalken im Haustorium.

Die Untersuchung des plasmareichen Basalendes des Embryosackes mit den freien Endospermkernen ergab in älteren Stadien eine teilweise Umwandlung von Plasma in Zellulose. Um den Entwicklungsgang der entstehenden Membranbalken festzustellen, wurden verschiedene Reaktionen ausgeführt. Die in Wasser liegenden Schnitte wurden zu-

nächst, um die Stärke zu entfernen, 4 bis 5 Stunden lang mit konz. Kalilauge behandelt, dann in Wasser ausgewaschen und 20 bis 30 Minuten in Javelle'sche Lauge gelegt; darauf ließ ich Chlorzinkjod einwirken. In Stadien mit ein- bis vierzelligen Embryonen löst sich das basale Protoplasma auf, nur an ihrem unteren Rande ist eine dünne Zellulosewand von ungefähr der Dicke der Membranen der benachbarten Nuzelluszellen sichtbar. Mit der fortschreitenden Entwicklung des Endosperms wird diese Zellulosewand dicker. Sie erreicht schließlich in Samenanlagen mit ausgebildeten Embryonen eine Dicke von 6—8 μ. Von ihr aus gehen aufwärts eine größere Zahl einfacher oder sich wieder verzweigender Zellulosebalken (Textfig. 9 *A*).

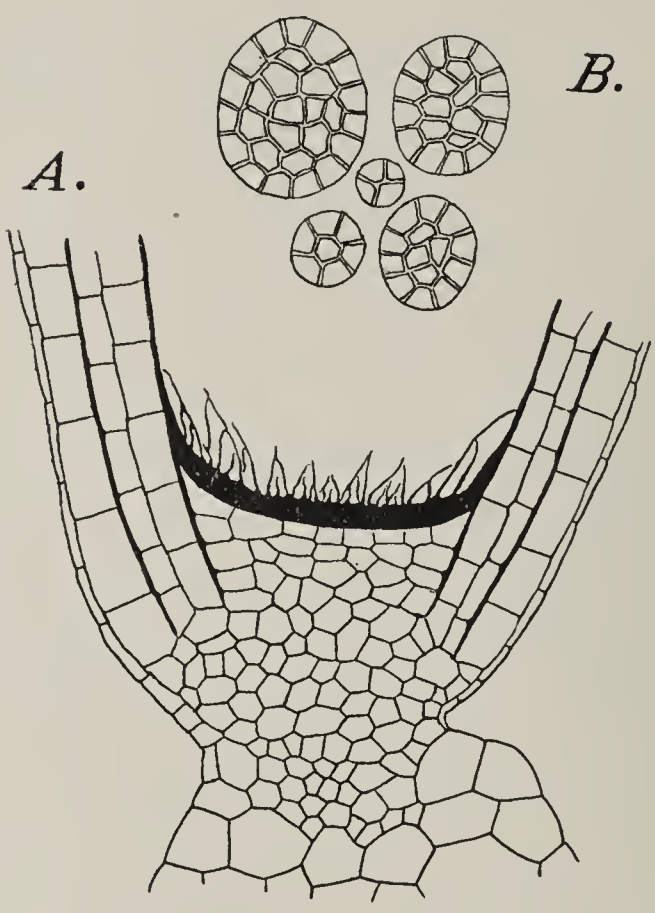



Fig. 9. *A* Basis eines reifenden Samens mit Funikulus, Integumenten, Zellulosebalken im Endospermhaustorium; Vergr. 200 : 1. *B* zusammengesetzte Stärkekörner. Vergr. 620 : 1.

Ähnliche Verhältnisse sind auch schon bei einigen anderen Angiospermen nachgewiesen worden. Es sei hingewiesen z. B. auf die Untersuchungen von Tischler (1899, pag. 5) an Pedicularis palustris und Pedicularis silvatica, Schmid (1906, pag. 111) an Pedicularis verticillata, recutita, tuberosa, Veronica chamaedris, Bartsia alpina, Digitalis purpurea, ambigua; Johow (1899, pag. 515) an der Gattung Gymnosiphon, sowie von Ernst und Bernard (1912, pag. 180) an Burmannia candida und B. Championii.

Bei Xyris indica erscheinen die Zellulosebalken in dem Haustorium zu einer Zeit, da der Zufluß der Nährstoffe durch die Durchtrittsstelle der Chalaza aufhört. Es macht den Eindruck, als ob hier ein Pfropf zum Verschluß einer früheren Öffnung eingeschoben werden solle.

## 2. Die kutikularisierten Membranen.

Wie ich schon oben erwähnt habe, wird die noch ganz junge Samenanlage von einer Membran begrenzt, die sich durch ihre Färbung und Dicke von den anderen Membranen deutlich unterscheidet. Auf

den älteren Stadien, wenn die beiden Integumente entwickelt sind und den Mikropylenkanal bilden, kommen neben der genannten noch zwei weitere ähnliche Membranen zum Vorschein: eine um den Nuzellus, mit Ausnahme der Mikropylen- und Chalazaregion, die andere um die äußere Schicht des inneren Integumentes, wobei auch ein Stück des Mikropylenkanals, an dessen Ausbildung das innere Integument sich beteiligt, von dieser Membran ausgekleidet wird. Um die Beschaffenheit dieser Membranen festzustellen, wurden vergleichende Untersuchungen angestellt. Es ergab sich, daß die oben erwähnten Membranen bei Behandlung mit Sudanglyzerin dieselbe Färbung annahmen, wie die Kutikula von Aloe abyssinica und Agave americana. Man kann daraus schließen, daß die Oberflächenhäute der Samenanlage von Xyris indica kutikularisiert sind. Zu bemerken ist ferner, daß die charakteristische Kutikulareaktion der Membranen sich erst auf älteren Stadien zeigte, jüngere Stadien, d. h. solche bis zum Stadium des Eiapparates, dagegen einen gelbbraunen Farbenton annahmen. Erst nach vorhergehender 10—15 Minuten langer Behandlung mit Javelle'scher Lauge nahmen sie wie die älteren Stadien in Sudanglyzerin Orange-Färbung an.

### 3. Die Verteilung der Stärke und anderer Reservestoffe im Endosperm.

Zum Nachweis der Stärke wurde Jodjodkalium in Verbindung mit einer Chloralhydratlösung als Aufhellungsmittel verwendet. Bei dieser Behandlung traten auch die geringsten Stärkemengen bei starker Vergrößerung intensiv schwarz gefärbt, sehr scharf hervor.

In Fruchtknoten mit noch ganz jungen Samenanlagen mit Archesporzelle ist viel Stärke in der Fruchtknotenwand vorhanden, und zwar vorwiegend in der Umgebung des Plazentenansatzes. Mit fortschreitender Entwicklung der Samenanlagen nimmt der Gehalt an Stärke in den Fruchtblättern, vom Griffel an abwärts bis zu den Plazenten fortwährend zu. Sie findet sich jetzt auch in den Plazenten selbst und in den Stielen der Samenanlagen. Nach Beginn der Endospermbildung tritt Stärke in dem dichten Plasma der Embryosackbasis und schließlich auch im übrigen Wandbelag des Sackes auf. Dabei konnte festgestellt werden, wie die Stärke von dem Haustorium an allmählich im Wandbelag des Embryosackes nach oben rückt. Nach erfolgter Vielzellbildung, findet sich viel Stärke in den Endospermzellen; im Haustorium aber ist sie nur noch in Spuren vorhanden.

Die Stärkekörner der Endospermzellen sind zusammengesetzt. Ihre Größe ist verschieden, die meisten sind bis 30 $\mu$ lang und 24 $\mu$ breit (Textfig. 9 *B*).

Wie ich schon bei Besprechung der Endospermentwicklung erwähnte, entstehen in den Endospermzellen später große, stark färbbare Kugeln. Um die Beschaffenheit derselben festzustellen, wurden zunächst Probeschnitte aus Rizinussamen mit Schwefelkohlenstoff behandelt, um die Öltropfen zu entfernen, dann in Wasser ausgewaschen und mit wässeriger Eosinlösung gefärbt — die Eiweißkörner färbten sich dabei intensiv rot. — Dieselbe Methode wendete ich dann auf die endospermhaltigen Schnitte von Xyris indica an. Die in den Endospermzellen enthaltenen Kugeln nahmen denselben Farbenton an. Die Reste der Endospermkerne, welche man mit den kleineren dieser Kugeln leicht verwechseln könnte, bleiben bei dieser Behandlung ungefärbt. Es wurden dann noch weitere Versuche gemacht mit Jodjodkalium; die Kugeln färbten sich dabei nach Art typischer Proteinkörner gelb bis braun; ebenso zeigte sich bei Einwirkung von Salpetersäure die charakteristische Gelbbraunfärbung. Es geht also aus den Ergebnissen der Reaktionen hervor, daß die Zellen des reifen Endosperms von Xyris indica neben Stärke in diesen Körnern noch Reserve-Eiweiß enthalten.

## IX. Entwicklung der Samenschale.

Der Embryosack wird in jüngeren Samenanlagen vom inneren und äußeren Integument, und der äußersten Schicht des Nuzellus umgeben. Bis kurz vor der Befruchtung lassen sich im Bau der Zellen der beiden Integumente keine wesentlichen Unterschiede bemerken. Erst später beginnen sich die Zellen des äußeren Integumentes im Sinne der Längsachse des Embryosackes zu strecken, so daß sie schmäler und länger werden als die Zellen des inneren Integumentes (Textfig. 10 *A*). Während der Entwicklung des Embryos und des Endosperms, werden alle Nuzelluszellen allmählich aufgelöst, so daß schließlich der Embryosack, abgesehen von der Chalazaregion, wo noch ein mehr oder weniger großer Zellkomplex des Nuzellus erhalten bleibt, nur von den Integumenten und der erhalten bleibenden kutikularisierten Außenwand des Nuzellus umgeben ist. Diejenigen Nuzelluszellen, die dem Wachstum des Embryosackes nicht zum Opfer gefallen sind, degenerieren während der Bildung der Samenschale. Diese beginnt erst eigentlich im Stadium des ungefähr 10—12zelligen Embryos. Die Zellen der beiden Integumente haben bis dahin ihre Form bedeutend geändert, da sie dem Wachstum des Embryosackes nicht durch Vermehrung der Zellenzahl,

sondern durch Größezunahme folgen. Die Zellen der äußeren Schicht des äußeren Integumentes erscheinen viel schmäler, als diejenigen seiner inneren Zellschicht (Textfig. 10 *B*). Sie verlieren schnell ihre Form, fallen zusammen, und ihre Membranen werden schließlich bis auf vereinzelte kleine Überreste aufgelöst. In den Zellen der inneren Schicht des äußeren Integumentes bilden sich dicke Membranleisten, ihr Protoplasma verschwindet allmählich vollständig, die Zellen sterben schließlich wie diejenigen des inneren Integumentes ganz ab (Textfig. 10 *C*).

Die Zellen des inneren Integumentes sind ebenfalls von verschiedener Form und Größe, am stärksten verlängern sich beim späteren Wachstum der Samenanlage diejenigen Zellen, die auf halber Höhe des Embryosackes liegen.

Mit der Umwandlung der Integumente zur Samenschale sind mit den morphologischen Veränderungen ihrer Zellen auch chemische verbunden, die sich schon äußerlich durch eine Änderung in der Farbe dokumentieren. Durch die üblichen Reaktionen wurde festgestellt, daß die Wände der Samenschale verkorken und verholzen.

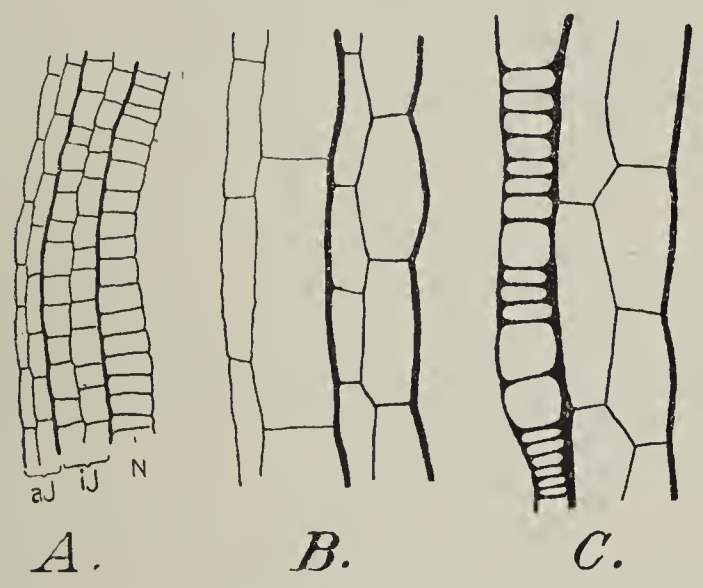



Fig. 10. Entwicklung der Samenschale. *A* Zellschichten des äußeren und inneren Integumentes mit erhalten gebliebener Nuzellusschicht; *B* nach Auflösung der Nuzellusschicht; *C* ausgebildete Samenschale. Vergr. 400 : 1.

An der Ausbildung der Samenschale beteiligen sich also die beiden kutikularisirten Membranen, die nach der Auflösung des Nuzellus direkt dem inneren Integument anliegen, beide Zellschichten des inneren Integumentes und die innere Zellschicht des äußeren Integumentes. In der Chalazagegend hat an ihrer Bildung auch die inhaltsarme und durch Umwandlung von Plasma in Zellulose dickwandig gewordene und mit Zellulosebalken versehene Haustoriumpartie des Embryosackes Anteil.

## X. Zusammenfassung der Resultate.

1. Die Blüten von Xyris indica sind zwitterig und stehen in einer Ähre. Sie sind nach dem pentazyklisch trimeren Typus der Monokotylen gebaut, wobei die äußeren Staubblätter durch Staminodien vertreten sind. Die Antheren der inneren Staubblätter haben typische Gestalt und Öffnungsweise. Die Tapetenzellen ihrer Pollensäcke sind zweikernig und bilden kein Plasmodium.

2. In den Prophasen des heterotypischen Teilungsschrittes der Pollenmutterzellen läßt sich ein Parallelverlauf von Fäden beobachten, aus denen nachher durch Segmentierung die Doppelchromosomen entstehen. Ihre Zahl beträgt 16. Die Kerne der Tochterzellen treten in einen Ruhezustand ein und erhalten Nukleolen.

3. Nach dem zweiten Teilungsschritt entstehen zwei Formen von Tetraden. Bei der häufiger vorkommenden Form liegen alle vier Zellen in einer Ebene, bei der zweiten liegen die vier Zellen zu je zweien in zwei senkrecht aufeinander stehenden Ebenen. Die Pollenkörner bleiben während des ganzen Verlaufs ihrer Entwicklung in Tetraden beisammen.

4. Die Teilung des primären Pollenkerns, sowie die Bildung der generativen Zelle erfolgt in den vier Zellen einer Tetrade gleichzeitig. Es findet ein allmähliches Loslösen und Einwandern der generativen Zelle in die vegetative statt. Die frei im Inhalt des Pollenkorns liegende generative Zelle ist spindelförmig. Auch die Teilung der generativen Zelle findet im Pollenkorn statt. Ob die Spermakerne von Eigenplasma umgeben oder nackt sind, war nicht mit Sicherheit festzustellen.

5. Die in der subepidermalen Zellschicht des Nuzellus auftretende Archesporzelle wird ohne Abgliederung von Tapetenzellen zur Embryosackmutterzelle. Die Tetradenteilung verläuft unvollständig, es entstehen drei Zellen, von denen sich die unterste in normaler Weise zum Embryosack entwickelt.

6. Die Antipodenzellen degenerieren, bevor der Eiapparat befruchtungsfähig geworden ist. Ungefähr zu derselben Zeit findet die Verschmelzung der beiden Polkerne zum primären Endospermkern statt. Die Eizelle ist kleiner als die Synergiden.

7. Die Außenwand des Nuzellus, mit Ausnahme der Mikropylen- und Chalazaregion und ebenso die Außenwand des inneren Integumentes, kutikularisieren frühzeitig.

8. In der Mikropyle der befruchtungsreifen Samenanlagen lassen sich sehr oft mehrere Pollenschläuche beobachten. Auch das Eindringen von zwei Pollenschläuchen in den Embryosack, sowie die Entleerung ihres Inhaltes ist beobachtet worden. Es findet Doppelbefruchtung statt.

9. Die erste Teilung der befruchteten Eizelle erfolgt erst, wenn im Embryosack schon ein Wandbelag mit mehreren freien Endospermkernen ausgebildet ist. Der Embryo bleibt unentwickelt. Ein deutlicher Suspensor fehlt.

10. Die erste Teilung des primären Endospermkerns erfolgt in der Mitte des Embryosackes. Von den beiden Tochterkernen verbleibt

einer in der Nähe der Eizelle, der andere wandert in die Antipodenregion. Aus den weiteren Teilungen des ersteren geht das eigentliche Endosperm hervor, aus denjenigen des unteren entstehen die Kerne des Haustorialendes des Embryosackes.

11. Die Endospermbildung erfolgt durch freie Kernteilung und nachfolgende Vielzellbildung. Die entstehenden Endospermzellen sind mehrkernig. Die Kernzahl ist verschieden, je nach der Größe der Zelle.

12. Als Reservestoffe enthält das Endosperm von Xyris indica Stärke und Eiweiß.

13. An der Basis des Embryosackes bildet sich ein Haustorium mit ungefähr 20 freien Kernen, die wahrscheinlich alle durch Teilung des unteren Tochterkerns des primären Endospermkerns entstehen.

14. Vor der Samenreife wird das Haustorium allmählich entleert, durch Umwandlung des verbleibenden Plasmas entstehen Verdickungen der basalen Membran, sowie in den Zellraum vorragende Zellulosebalken.

15. An der Ausbildung der Samenschale sind die kutikularisierte Wand des Nuzellus, die beiden Zellschichten des inneren Integumentes, sowie die innere Schicht des äußeren Integumentes beteiligt.

---

## Literaturverzeichnis.


1) Andrews, F. M. (1902), Karyokinesis in Magnolia and Liriodendron with special reference to the behavior of the chromosomes. Beihefte z. botan. Zentralbl., Bd. XI.

2) Balicka-Iwanowska, G. (1899), Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains Gamopetales. Flora, Bd. LXXXVI.

3) Billings, F. H. (1901), Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora, Bd. LXXXVIII.

4) Boveri, Th. (1887), Über die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys., Bd. III. München.

5) Ders. (1904), Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

6) Campbell, D. H. (1901), The embryo sac of Peperomia. — Ann. of Botany, Vol. XV.

7) Engler u. Prantl (1889), Die natürlichen Pflanzenfamilien, II. Teil, 4. Abt. Leipzig.

8) Engler A. (1912), Syllabus der Pflanzenfamilien. 7. Aufl. Berlin.

9) Ernst u. Bernard (1912), Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas. Ann. du Jard. Botan. de Buitenzorg, 2. Ser., Vol. X.

10) Ernst, A. (1908), Ergebnisse neuerer Untersuchungen über den Embryosack der Angiospermen. Verhandl. d. Schweiz. naturforsch. Ges., 91. Jahresvers.

11) Ders. (1913), Fortpflanzung der Gymnospermen und Angiospermen. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. IV. Jena.

12) Friemann, W. (1910), Über die Entwicklung der generativen Zelle im Pollenkorn der monokotylen Pflanzen. Diss., Bonn.
13) Golinski, St. J. (1893), Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Andröceums und des Gynöceums der Gräser. Botan. Zentralbl., Bd. LV.
14) Gow, J. E. (1908), Embryogeny of Arisaema triphyllum. Botan. Gazette, Vol. XLV.
15) Gregoire, V. (1907), La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux. La Cellule, Tome XXIV.
16) Guignard, L. (1899), Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le Najas major. Arch. d'anat. microscopique, Tome II, Fasc. IV.
17) Hannig, E. (1911), Über die Bedeutung der Periplasmodien. Flora, Bd. CII.
18) Juel, H. O. (1900), Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. Jahrb. wiss. Botan., Bd. XXXV.
19) Ders. (1907), Studien über die Entwicklungsgeschichte von Saxifraga granulata. Nov. Acta Soc. Sc. Upsal., Ser. 4, Vol. I.
20) Johow, F. (1889), Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und anatomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XX.
21) Koernicke, M. (1896), Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von Triticum, mit besonderer Berücksichtigung der Kernteilungen. Verhandl. d. nat. Ver. der preuß. Rheinlande, Bd. LIII.
22) Lagerberg, T. (1909), Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von Adoxa moschatellina L. Kungl. sv. vet. akademiens handligar, Bd. XLIV, Nr. 4.
23) Lang, F. X. (1901), Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von Polypompholyx und Byblis gigantea. Flora, Bd. LXXXVIII.
24) Miyake, K. (1905), Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. wiss. Botan., Bd. XLII, Heft 1.
25) Modilewski, J. (1908), Zur Embryobildung von Gunnera chilensis. Ber. d. Deutsch. botan. Ges., Bd. XXVI.
26) Ders. (1908), Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren. Flora, Bd. XCVIII, Heft 4.
27) Mottier, D. M. (1897), Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen u. Monokotylen. Jahrb. wiss. Botan., Bd. XXX.
28) Ders. (1907), The development of the heterotypic chromosomes in Pollen Motter-cells. Ann. of Botany, Vol. XXI.
29) Němec, B. (1899), Über Kern- und Zellteilung bei Solanum tuberosum. Flora, Bd. LXXXVI.
30) Ders. (1899), Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Botan. Zentralbl., Bd. LXXVII.
31) Overton, J. B. (1905), Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. wiss. Botan., Bd. XLII.
32) Rosenberg, O. (1904), Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora, Bd. XCIII.
33) Ders. (1907), Zur Kenntnis der präsynaptischen Entwicklungsphasen der Reduktionsteilung. Särtryck ur Svensk Botan. Tidskrift, Bd. I.
34) Schaffner, H. (1897), The development of the stamens and carpels of Typha latifolia. Botan. Gaz., Vol. XXIV, No. 2.

35) Schmid, E. (1906), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceae. Diss., Zürich.
36) Shreve, F. (1906), The development and anatomy of Sarracenia purpurea. Bot. Gaz., Tome XLII.
37) Smith, R. W. (1910), The floral development and embryogeny of Eriocaulon septangulare. Botan. Gaz., Vol. XLIX.
38) Strasburger, Ed. (1879), Die Angiospermen und Gymnospermen. Jena.
39) Ders. (1897), Botanisches Praktikum. Jena.
40) Ders. (1900), Einige Bemerkungen zur Frage nach der doppelten Befruchtung bei den Angiospermen. Botan. Ztg.
41) Ders. (1900), Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Histol. Beitr., Bd. VI.
42) Ders. (1908), Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. wiss. Botan., Bd. XLV.
43) Tannert, P. (1905), Entwicklung und Bau von Blüte und Frucht von Avena sativa L. Diss., Zürich.
44) Tischler, G. (1899), Über die Verwandlung der Plasmastränge in Zellulose im Embryosack bei Pedicularis. Schr. d. phys.-ök. Ges. Königsberg.
45) Ders. (1901), Die Bildung der Zellulose. Biolog. Zentralbl., Bd. XXI.
46) Treub, M. (1884), Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg, Vol. IV.
47) Tröndle, A. (1911), Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Botan., Heft 9.
48) York, H. H. (1904), The embryo-sac and embryo of Nelumbo. Ohio Nat. 4.

---

# Figurenerklärung zu Tafel VI und VII.

## Tafel VI.

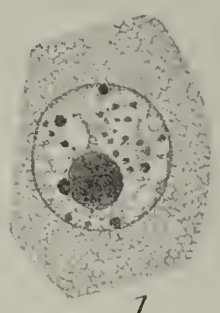
(Sämtliche Figuren sind mit Leitz Oel-Imm. $^1/_{20}$ und Komp.-Okular 4 gezeichnet worden. Vergr. 1040 : 1.)

Fig. 1. Ruhender Kern in junger Pollenmutterzelle.
Fig. 2. Ausbildung des Fadennetzes in der Pollenmutterzelle. Leptonemastadium
Fig. 3. Zygonemastadium des Kerns einer Pollenmutterzelle.
Fig. 4. Synapsisstadium des Kerns einer Pollenmutterzelle.
Fig. 5. Kernraum der Pollenmutterzelle wieder durch ein lockeres Spirem ausgefüllt. Pachynemastadium.
Fig. 6. Längsspaltung des Spirems. Strepsinemastadium.
Fig. 7. Eintretende Verkürzung der Doppelschlingen.
Fig. 8. Diakinese.
Fig. 9. Chromosomen der Pollenmutterzelle in der Äquatorialplatte vom Pol aus gesehen.
Fig. 10. Die Tochterchromosomen weichen auseinander.
Fig. 11. Stadium der ausgebildeten Tochterknäuel und Bildung der neuen Zellwand.
Eig. 12. Beide Tochterzellen der Pollenmutterzelle im Längsschnitt.
Fig. 13. Tangentialer Längsschnitt durch eine Tochterzelle.
Fig. 14. Tetrade. Alle vier Zellen befinden sich in einer Ebene.

Fig. 15. Ein etwas älteres Tetradenstadium, bei dem die Zellen in zwei sich kreuzenden Ebenen liegen.
Fig. 16. Längsschnitt durch zwei Zellen einer Tetrade mit Aquatorialplatten des primären Pollenkerns.
Fig. 17. Tetrade mit Dispiremstadium des primären Pollenkerns.
Fig. 18. Längsschnitt durch ein junges Pollenkorn während der Bildung der generativen und vegetativen Zelle.
Fig. 19. Längsschnitt durch ein Pollenkorn kurz nach der Entstehung der generativen Zelle.
Fig. 20. Eine Tetrade mit den ausgebildeten vegetativen und generativen Zellen.
Fig. 21. Längsschnitt durch ein etwas älteres Pollenkorn, die generative Zelle streckt sich nach der Mitte des Pollenkorns.
Fig. 22. Querschnitt durch ein Pollenkorn, bei dem die generative Zelle nur noch mit einem schmalen Ende die Pollenwandung berührt.
Fig. 23. Querschnitt durch ein Pollenkorn mit spindelförmiger generativer Zelle.
Fig. 24. Eine andere Form der generativen Zelle nebst vegetativem Kern.
Fig. 25. Längsschnitt durch ein Pollenkorn mit vegetativem Kern und beiden Spermakernen.

**Tafel VII.**

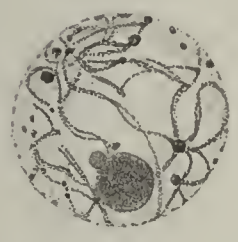
Fig. 26. Querschnitt durch ein Pollenkorn mit degeneriertem vegetativem Kern und beiden Spermakernen. Vergr. 1040 : 1.
Fig. 27. Vorderer Teil eines Pollenschlauches mit Spermakernen vor dem Eindringen in den Embryosack. Vergr. 1040 : 1.
Fig. 28. Teil des Embryosackes mit Eiapparat und Überresten der obersten degenerierten Zelle; primärer Endospermkern kurz nach der Verschmelzung der beiden Polkerne. Vergr. 1040 : 1.
Fig. 29. Primärer Endospermkern mit Spermakern vor der vollständigen Verschmelzung. Vergr. 1040 : 1.
Fig. 30. Spiremstadium des primären Endospermkerns. Vergr. 1040 : 1.
Fig. 31. Protoplasmakappe im unteren Teil des Embryosackes mit aufgelösten haustoriellen Kernen. Vergr. 400 : 1.
Fig. 32. Stück vom Wandbelag des Endosperms in Flächenansicht vor der Vielzellenbildung. Die Zwischenräume zwischen den Stärkekörnern sind von Zytoplasma erfüllt. Vergr. 490 : 1.
Fig. 33. Stück des jungen Endospermgewebes. In jeder Zelle befinden sich mehrere Kerne. Vergr. 490 : 1.
Fig. 34. Unterer Teil des Embryosackes mit älterem Endosperm und Haustorium. Vergr. 200 : 1.
Fig. 35. Zelle des reifen Endosperms. Die dunklen Kugeln sind Eiweißkörner. Vergr. 490 : 1.
Fig. 36 u. 38. Längsschnitte durch mehrzellige Embryonen. Vergr. 620 : 1.
Fig. 37. Querschnitt durch den unteren Teil eines mehrzelligen Embryos. Vergr. 620 : 1.
Fig. 39. Älterer Embryo umgeben von Endospermzellen. Vergr. 620 : 1.


1


2

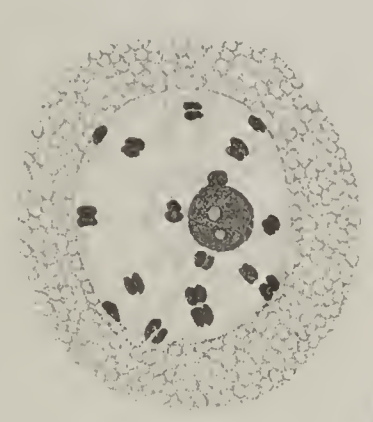

3

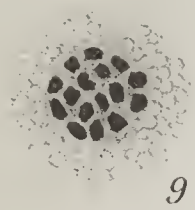

4


5


6


7


8


9

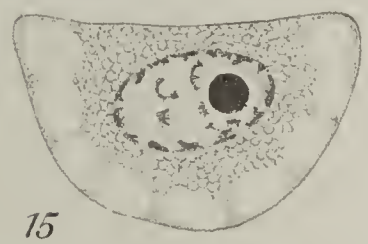

10

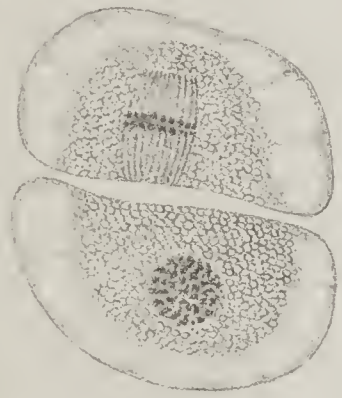

11


12


13

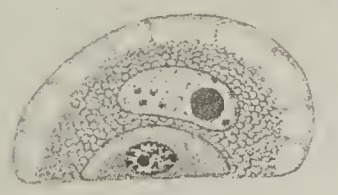

14


15

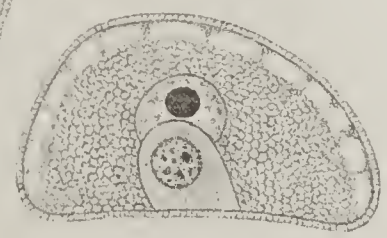

16


17

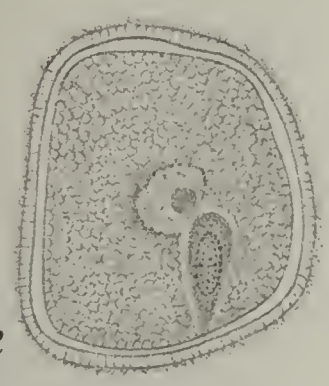

18

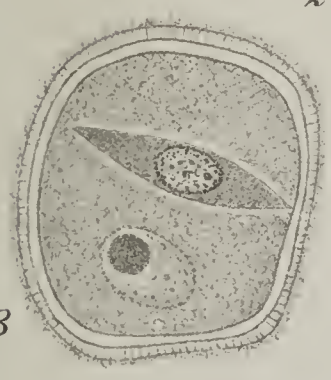

19

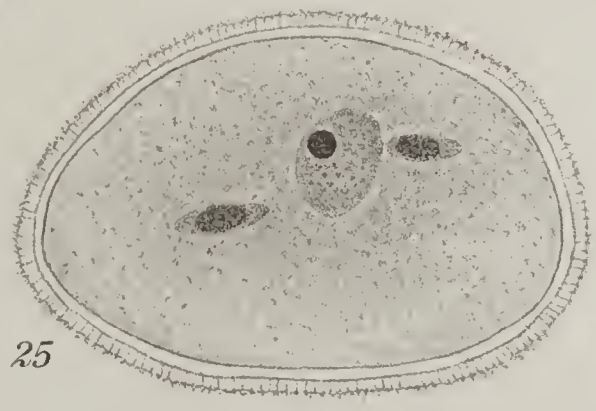

20


21


24


22


23


25

S. Weinzieher del.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



26



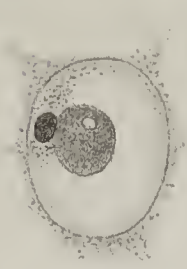
27



28



31



29



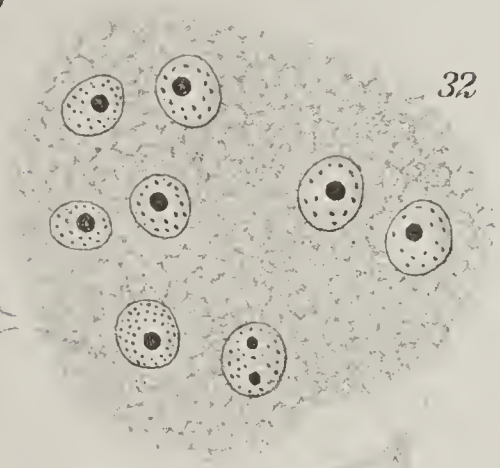
30



36



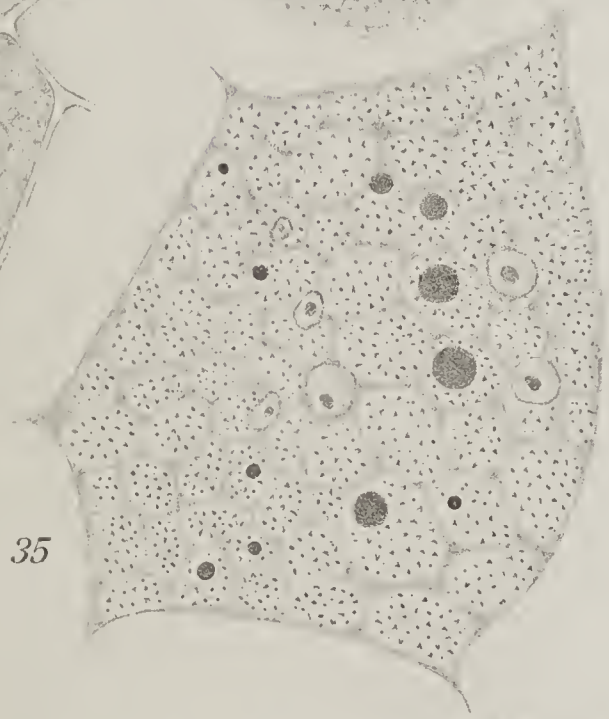
33



32



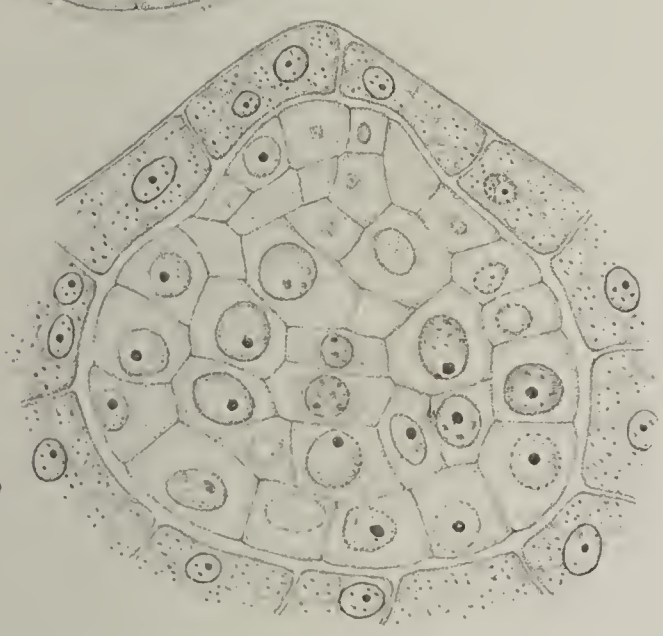
37



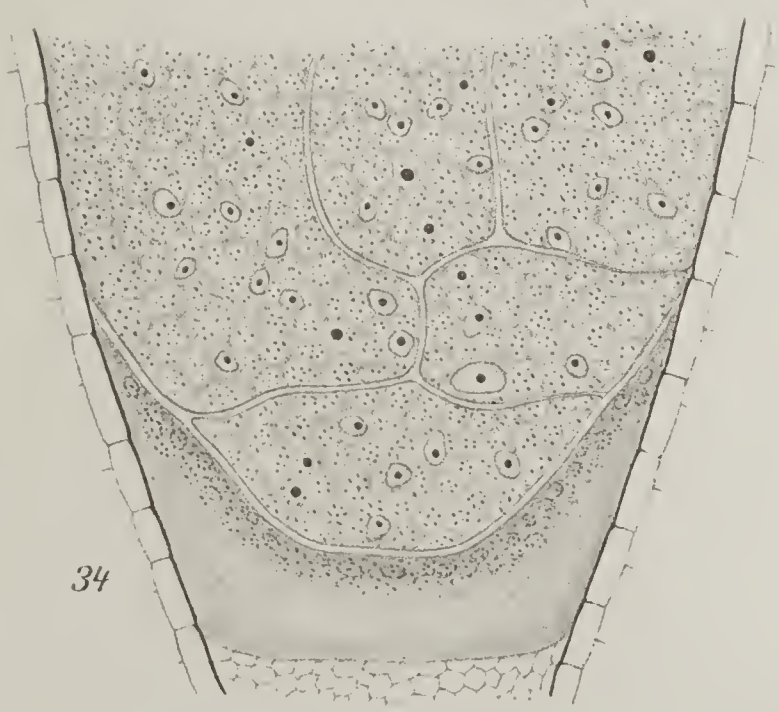
35



38



39



34

S.Weinzieher del. E.Laue, Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: 106

Autor(en)/Author(s): Weinzieher Simon

Artikel/Article: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Xyris indica L. 393-432