

Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Getreideendosperma  
und seines Verhaltens bei der Keimung  
Von ORTWIN GUENTHER (Bonn-Poppelsdorf)

Das Endosperm der Zerealien nimmt, wie in dieser Arbeit für Weizen und Gerste besonders gezeigt wird, in der für die meisten Angiospermen bekannten Weise seinen Ausgang von der im Innern des empfängnisfähigen Embryosackes liegenden Polkerngruppe. Das Bild, welches die zur Befruchtung reife Samenanlage bietet, ist folgendes:

Es ist eine Samenanlage vorhanden, die anatrophe Stellung eingenommen hat. Der von zwei Integumenten umhüllte Nuzellus weist einen Embryosack mit folgendem von M. KOERNICKE (1896) für Weizen mit der nachstehenden Schilderung gekennzeichneten Inhalt auf: „Nach der Teilung des ersten Embryosackkernes sieht man.....die zwei ausgebildeten Tochterkerne durch eine Vakuole getrennt an den entgegengesetzten Enden des Embryosackes liegen....., bald beginnen diese sich zu teilen, so dass vier Kerne alsdann im Embryosacke liegen, und zwar zwei am Chalazaende, zwei am Mikropylende des Embryosackes. Beide Paare sind durch zwei grosse Vakuolen getrennt. Durch die folgende Zweiteilung der Kerne entstehen zwei Kerngruppen von je vier Kernen. Von den am Mikropylende liegenden vier werden zwei zu Kernen der Synergiden, einer wird zum Kern der Eizelle, während der vierte..... frei im Embryosack liegen bleibt. Von der diesen gegenüber am entgegengesetzten Ende des Embryosackes liegenden zweiten Gruppe von vier Kernen werden drei zu Antipodenkernen. Auch hier bleibt der vierte frei und liegt am meisten im Innern des Sackes. Dieses Stadium, in dem der Embryosack acht Kerne enthält, ist bei *Triticum* nur selten anzutreffen. Es beginnt nämlich sofort eine ungeheure Vermehrung der Antipodenkerne..... Während der Embryosack sich vergrößert, wandern die beiden Polkerne aufeinander zu..... Vor dem Befruchtungsakte lösen sich die trennenden Wandteile..... vollständig auf, wobei anzunehmen ist, dass eine Verschmelzung der Inhalte beider Kerne sich vollzieht..... Die Zahl der Antipoden steigt sehr. Ich habe.....36 und mehr Antipoden zählen können. Der fertig ausgebildete Embryosack zeigt birnförmige Gestalt, und zwar liegt der weiter ausgebuchtete Teil der Chalaza zu und birgt die Antipoden in sich, der engere, sich zuspitzende Teil enthält den sekundären Embryosackkern, die beiden Synergiden und das Ei.“

Meine Aufgabe war es, die Entwicklung des Endosperms und sein weiteres Verhalten im Zusammenhang zu studieren, da bisher nur lückenhafte Angaben darüber bestanden.

Für die Untersuchung dienten mir *Triticum vulgare* (STRUBES „Roter Schlanstedter Sommerweizen“) und *Hordeum distichum* (Gebr. DIPPEs Hanna-Gerste) der Ernte 1924. Sämtliche in der Arbeit gemachten Angaben beziehen sich sowohl auf *Triticum* als auf *Hordeum* wenn nichts anderes bemerkt ist. An Fixierungsmitteln wurden FLEMMINGsche Lösung (stark), JUELS Gemisch (II), KOLOSSOWsche Mischung, Pikrinsäure und einige Pikrinsäure-Mischungen angewandt<sup>1)</sup>. Folgende Färbungen wurden benutzt: HEIDENHAINs Eisenhämatoxylin, Safanin - Gentianaviolett - Orange G., Safanin - Lichtgrün, Fuchsin - Jodgrün.

Bei der Fixierung der Plasmodesmen wurde eine besondere Methode angewandt, deren Beschreibung an der betreffenden Stelle erfolgt.

Wie bekannt, entstehen die ersten Endospermzellen aus den mit dem zweiten Spermakern verschmolzenen Polkernen. In dem Augenblick der Befruchtung liegen diese Polkerne an der Stelle im Embryosack, wo er sich nach der Chalaza zu dem ausgebuchteten Teile erweitert, in dem die Antipoden liegen. Mit diesen sind die Polkerne durch eine dünne Plasmabrücke verbunden. Ist die Vereinigung des Spermakernes mit dem sekundären Embryosackkern eingetreten, so sieht man von dem

1.) Die Einzelheiten über die Anwendung der Fixierung und Färbemethoden vergl. in: STRASBURGER-KOERNICKE, „Das botanische Praktikum“, 7. Auflage 1923, p.63 ff.

so entstandenen Endospermkern einen plasmatischen Wandbelag, oder, wie ihn einige Autoren nennen, „Plasmaschlauch“ durch den ganzen Innenraum des verbreiterten Teiles des Embryosackes sich erstrecken. Dieser Wandbelag umschliesst eine immer grösser werdende Zentralvakuole und liegt mit seiner Aussenfläche, soweit er nicht an die bei der weiteren Entwicklung des Embryosackes seitlich verlagerten Antipoden anstösst, der inneren Nuzelluswandung an. Da die Verlagerung der Antipoden, wie wir sehen werden, in Beziehung zur Endospermentwicklung steht, sei zunächst das Verhalten der Antipoden geschildert.

Die Tatsache ist bekannt, dass bei den Gräsern statt der normalen Dreizahl die Antipoden in einer Zahl bis zu 36 und mehr auftreten, wie KOERNICKE (1896) berichtete. Er und GOLINSKI (1893) haben schon für *Triticum* als die typische Graminee ihre Entwicklung und einige dieser Desorganisationserscheinungen beschrieben. GOLINSKI bemerkte eine Vergrösserung der Nukleolen und schwammige Vakuolisierung. KOERNICKE beschreibt diese Erscheinungen genauer, verfolgt die Desorganisation der Antipoden aber nicht ganz bis zum Schluss. Da die Entwicklung des Endosperms und die Auflösung der Antipoden in innigem Zusammenhange stehen, sei es mir gestattet, auf diesen Gegenstand näher einzugehen.

Zur Zeit der Befruchtung liegen im Embryosack von *Triticum* als auch von *Hordeum* die ich untersuchte, die Synergiden ganz im unteren Mikropylenende des an dieser Stelle sehr schmalen Embryosackes. Darüber liegen die beiden Polkerne, von denen aus sich ein Plasmastreifen nach dem verbreiterten Chalazateil zieht, in dem die Antipoden liegen. Diesen bei weitem grössten Teil füllen die Antipoden vollkommen aus. KOERNICKE beschreibt die Antipodenkerne an seinem mit dem FLEMMINGschen Gemisch fixierten und mit Dreifachfärbung gefärbten Weizenmaterial in diesem Stadium wie folgt: „In jüngeren Stadien kann man einen dunklen, intensiv rötlich gefärbten Plasmakörper unterscheiden, in welchem viele Kerne eingebettet sind. Diese besitzen einen tiefviolett gefärbten Kernfaden und führen gewöhnlich ein bis zwei rötlich gefärbte Kernkörperchen. Bald bemerkt man, wie in dieser anscheinend ungeformten Plasmamasse eine gewisse Struktur auftritt. Um jeden Kern grenzt sich im Bogen ein Teil des Cytoplasmas ab, welcher Vorgang sich auch wiederholt, wenn durch Teilung neue Kerne gebildet werden.“

Diese Abgrenzung des Cytoplasmas um die Antipodenkerne ist das erste Zeichen, das auch auf eine Veränderung in ihnen hinweist. Sie tritt zugleich mit der beginnenden Teilung der Endospermkerne ein. Diese verdrängen aus dem verbreiterten Chalazateil des Embryosackes die Antipoden allmählich. Nahmen die Kerne mit dem Cytoplasma zuerst den grössten Teil des Embryosackhohlraumes ein, so sieht man sie bald nur noch als Vorwölbung von der Nuzelluswand sich abheben, schliesslich sich immer mehr abplatteten und zwischen dem jetzt entstehenden Endospermplasma-schlauch und der Innenwand des Nuzellus als schmalen Streifen erstrecken. Noch zur Zeit, wenn die Zellwandbildung in der Endospermplage begonnen hat, ja selbst wenn das Endosperm schon mehrschichtig geworden ist, sieht man die letzten Spuren der Antipoden und zwar ihre Nukleolen, dann aber verschwinden sie völlig. Im Cytoplasma der Antipoden geht abgesehen von der fortschreitenden Vakuolisierung und Zusammenpressung keine besonders bemerkbare morphologische Veränderung vor sich, es verschwindet langsam, indem es allem Anschein nach von dem dabei sich weiter entwickelnden Endosperm absorbiert wird. Die Kerne zeigen merkwürdige Veränderungen, deren erste Stadien von KOERNICKE und GOLINSKI beschrieben wurden. KOERNICKE sagt: „Das.....Kernkörperchen wird grösser und grösser und nimmt verschiedenartige, meist gelappte Gestalten an, während in seinem Innern Vakuolen verschiedener Grösse auftreten. Der Kernfaden ist in Stücke zerfallen, welche eine krause Oberfläche besitzen.“ KOERNICKE schliesst dann aus gleichen Farbreaktionen des Endosperm- und Antipodenplasmas, dass eine Aufzehrung der Antipoden durch das Endosperm erfolgt.

Ich beschäftige mich besonders mit den Einzelheiten der Antipodenauflösung und stelle da fest, dass zuerst die Abgrenzung des Kernes gegen das Cytoplasma undeutlich wurde. Gleichzeitig zerfiel das Kernfadenwerk. Da aber die Grenze zwischen Kern- und Cytoplasma verschwunden war, die einzelnen Bruchstücke in ihrer Färbung immer blasser wurden, ihre Struktur sich immer mehr der des Cytoplasmas

anglich, so war bald der Übergang zu diesem nicht mehr deutlich, stellenweise überhaupt nicht zu erkennen. Nur der Nukleolus, der hier immer in Einzahl auftrat, zeigte ein auffallendes Verhalten. Er war zu ganz ungeheuren Dimensionen angeschwollen, indem er etwa die zehnfache Grösse eines gewöhnlichen Nuzelluskernes erreichte. (Vergl. Fig. 1). Seine Färbbarkeit wurde intensiver, seine Vakuolen zeigten sich vermehrt und in ihrer Form verändert. Er wurde oval, länglich, bohnenförmig eingeschnürt, lappig, schliesslich zerfiel er in mehrerer Stücke. Einzelne von diesen zeigten sich schwächer tingiert, schienen weniger konsistent und waren reicher an Vakuolen, wodurch sie ein wabenförmiges Aussehen gewonnen hatten. Andere Stücke

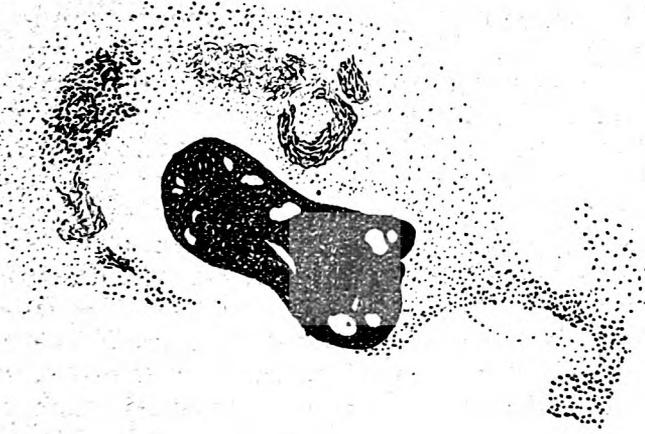


Fig. 1.

wiesen bis zu ihrer definitiven Auflösung keine innere Struktur auf. Wenn auch der Hof, der sich meist nach der Fixierung im Innern des Kernes um den Nukleolus herum zeigt, kaum als Merkmal für die Desorganisation selbst angesehen werden kann, so weist doch seine fortschreitende Vergrösserung auf eine Lösung der Kernbestandteile hin. Immer ist zu beobachten, dass Cytoplasma, Kerngerüst und Kernmembran sich vollkommen auflösen, ehe an den Nukleolen eine auffallende Veränderung vor sich geht. Aus Nukleolarsubstanz bestehen die Reste der Antipoden, die bis zur Zellwandbildung im Endosperm sichtbar sind.

Wenn KOERNICKE schon aus ihrer besonderen Färbbarkeit auf die Funktion der Antipoden schloss, so können aus dem Verhalten ihrer Nukleolen ähnliche Folgerungen gezogen werden. Denn sind diese etwa als Reservestoffe des Kernes aufzufassen, wie man neuerdings fast allgemein annimmt, so besonders A. MEYER (1920) und TISCHLER (1922/23), so muss die enorme Vermehrung ihrer Substanz, dann ihre zeitlich mit der Zunahme des Endosperms zusammenfallende Auflösung der Nukleolen zu dem Schluss berechtigen, dass in den Antipoden Reservestoffe vorhanden sind, die allmählich dem Endosperm im Laufe seiner Entwicklung zugeführt werden, und dass bis zur Verselbstständigung der Endospermzellen bei der simultanen Zellwandbildung diese Funktion erhalten bleibt. TISCHLER nennt die vorhin geschilderten Veränderungen des Kernes Karyocholose, er benennt alle Vorgänge so, in denen bei „Geringwerden der färbaren Gerüstsubstanz eine enorme Vermehrung der Nukleolarstoffe korrelativ verknüpft ist“, und schliesst aus dieser Anreicherung auf eine Lähmung des Gesamtstoffwechsels des Kernes. TISCHLER beobachtete die Erscheinung bei *Cytisus Adami* (1903), ROSEN (1896) bei Raphidenzellen der Hyacinthuswurzel. Wörtlich sagt TISCHLER: „Die Nuklei können schliesslich ganz farblos werden, und bei ungenügender Technik ist man versucht, die Nukleolen für die Kerne selbst zu halten und die übrigen Kernteile zum Cytoplasma zu rechnen. Die Grenzen zwischen diesem und dem Cytoplasma werden dabei ebenso unscharf wie bei manchen Gallen.“ In einer Auslassung über denselben Gegenstand sagt HUSS (1906), der seine Untersuchungen an Ranunculaceen, Berberidaceen und Papaveraceen anstellte, dass die Antipoden infolge besonderer physiologischer Verhältnisse (nach KÜSTER) zu Zellhypertrophien geworden sind. Sie sind Riesenzellen geworden, zeichnen sich durch reichlichen Plasmagehalt und ausserordentlich grosse Kerne aus, denen häufig noch die Fähigkeit zu mehr oder weniger typisch verlaufender Karyokinese innewohnt. Die Antipoden liegen in der Leitungsbahn, durch welche dem Endosperm und dem Embryo die Nährstoffe von der Leitbündelendung in der Chalaza zugeführt werden. Ein Teil der sie passierenden Nährstoffe wird von ihnen zur eigenen Vergrösserung verbraucht. Anhaltspunkte zur Annahme einer resorbierenden, verarbeitenden, haustoriellen oder sekretorischen Tätigkeit zu Gunsten des Embryosackinhaltes sind dagegen nicht vorhanden. Diese Beobachtungen und die daraus gezogenen Schlüsse möchte ich für die Gramineen wenigstens nicht unbedingt gelten lassen, da, wie

ich weiter unten zeigen werde, die Antipoden vor ihrem Zugrundegehen wohl die Stoffe der benachbarten Nuzelluszellen resorbieren, zur Vergrösserung ihrer eigenen Masse verarbeiten, also doch eine haustorielle Funktion ausüben. Von neueren Arbeiten auf dem Gebiete sei die von SCHADOWSKY (1926) erwähnt, die eine gute Übersicht über die historische Entwicklung der Frage bringt. Meine Beobachtungen an *Triticum* und *Hordeum* führen mich dazu, der Ansicht derjenigen Forscher beizupflichten, die in den Antipoden Speicherorgane sehen, deren Stoffe zum Aufbau des sich entwickelnden Endosperm verwandt werden.

Ausser den Antipoden haben die ihnen benachbarten Zellen des Nuzellus dieselbe Aufgabe zu erfüllen, nämlich das wachsende Endosperm mit Nahrung zu versorgen. Nun ist es interessant, festzustellen, wie anders die Auflösung und Aufzehrung der Kerne dieser Zellen verläuft. Bei ihnen löst sich im Anfang gleich die chromatische Substanz auf, die Kernkörperchen verschwinden restlos, der ganze Kern erhält eine gleichmässig hyaline Struktur. In dieser gleichmässig färbaren Kernmasse treten Vakuolen auf, die sich vermehren. Schliesslich zerfällt der Kern und verschwindet. Diese Art der Kernauflösung, die man als Karyo- oder Chromatolyse bezeichnet, hervorgerufen durch die Einwirkung autolytischer Enzyme oder vielleicht der Antipoden, steht in krassem Gegensatz zu der vorher beschriebenen Art; wir werden darauf zurückkommen, wenn von der Degeneration der Endospermkerne die Rede sein wird. Da ich die eben beschriebenen Bilder vornehmlich in den Kernen derjenigen Nuzelluszellen gefunden habe, die in der Nähe der Antipoden liegen und zwar zur Zeit, wo deren Kerne noch ziemlich funktionsfähig erscheinen, so möchte ich annehmen, dass die Antipoden erst einen Teil der Kernstoffe des Nuzellus und zwar in ihren Nukleolen aufnehmen, ehe sie selbst dem Endosperm verfallen. So glaube ich, es wahrscheinlich gemacht zu haben, dass (wie schon KOERNICKE vermutete) neben den Stoffen der Antipoden die der inneren Nuzelluszellen auf dem Umweg über die Antipoden dem Endosperm als Nahrung zugeführt werden.

Betrachten wir die weiteren Vorgänge bei der Endospermentwicklung, so lässt sich zuerst eine gleichmässige Verteilung der Endospermkerne durch schnelle Kernteilungen beobachten. Die Kerne verteilen sich gleichmässig in dem plasmatischen Wandbelag. Um jeden einzelnen Kern erscheint, im Querschnittsbild gesehen, das Plasma etwas hervorgewölbt. Sonst bildet es einen gleichmässig schmalen Streifen rings um die Zentralvakuole. In diesem Stadium sind die Endospermkerne etwas über normal gross und besitzen zwei bis mehrere intensiv gefärbte Kernkörperchen; deutlich ist der Kernfaden mit den Chromatinkörnern zu erkennen. Der Kernfaden erscheint in regelmässigen Windungen im Kern verteilt. Das Karyoplasma ist dabei völlig hyalin. Wie BRENCHELEY (1909) feststellte, ist dieses Entwicklungsstadium etwa ein bis zwei Tage nach der Bestäubung eingetreten, während eine Teilung des befruchteten Eies sich erst am 5. Tage nach der Bestäubung zeigte. Das ist ein Zeichen dafür, dass das Endosperm dem Embryo in seiner Entwicklung bedeutend vorausseilt. Sieben bis acht Tage nach der Bestäubung ist der Embryosack stark in die Länge gewachsen, die Kerne des Endosperms in dem Plasmaschlauch haben sich weiter vermehrt, wobei der Embryosack fast seine endgültige Längsausdehnung erreicht hat.

In einer Arbeit von MARY GORDON (1922) wird bei der Beschreibung der ersten Endospermkerne von *Triticum* ein Bild gebracht, dessen Deutung meiner Ansicht nach nicht richtig ist. Es zeigt einen Plasmaschlauch, in dem die zahlreichen Kerne in ziemlich regelmässigen Abständen verteilt sind. In der von dem Plasmaschlauch eingeschlossenen Vakuole liegt eine Plasmamasse, die zelluläre Struktur und Kerne mit grossen Vakuolen aufweist. Sowohl die Kerne des Plasmaschlaches als auch die des innerhalb der Zentralvakuole liegenden Plasmahaufens hält M. GORDON für Endospermkerne. Gegen diese Annahme spricht schon der Umstand, dass das Plasma des Schlauches homogen, das des innen liegenden Kernhaufens aber vakuolig und zellulär geteilt erscheint. Nach meinen Beobachtungen ist das Endosperm in dieser Entwicklungsstufe immer im Stadium des vielkernigen Plasmaschlaches. Im Innern der Zentralvakuole sah ich nie einen ähnlichen Plasmahaufen, wie ihn M. GORDON beschreibt. Ich vermute, dass sie die absterbenden Antipoden für Endospermbestandteile gehalten hat und so zu der irrigen Annahme kam, das Endosperm setze sich aus verschiedenartigen Kernen und zweierlei Plasmamaterial zusammen. Sodann nehme ich an, dass

das betreffende Bild durch eine Schnittführung erhalten wurde, die den seitlich anliegenden Antipodenapparat als mittelständig erscheinen lässt, sodass GORDON zu der irrigen Annahme kam, die eingezeichnete Kern- und Plasmamasse gehöre zum Endosperm. In der weiteren Entwicklung würde man den rundlichen Plasmahaufen sich mehr und mehr abplattten, vakuolisieren und schliesslich ganz verschwinden sehen; jedenfalls ist es unberechtigt, anzunehmen, dass das Endosperm zwei verschiedene Kernarten führe.

Die eigenen Untersuchungen über die Weiterentwicklung der Endospermanlage sowohl bei *Triticum* als auch bei *Hordeum* ergaben folgendes: Der plasmatische Wandbelag, in den die Kerne eingebettet sind, erscheint zuerst dicht, fein granuliert und ohne Vakuolen; mit der Vermehrung der Kerne und dem Längenwachstum des Embryosackes hält das Wachstum des Cytoplasmas nicht ganz Schritt. Es entstehen so in ihm nach und nach kleine Vakuolen, die sich immer weiter vermehren und vergrössern, bis jeder Kern durch eine Anzahl von ihnen umgeben ist. Dann werden schon jetzt im Plasma die Einflusssphären jedes einzelnen Kernes deutlich. Dieser Zustand stellt das letzte Stadium des vielkernigen Endosperms dar, ehe es zu den Vorbereitungen der Zellwandbildung schreitet. Bei *Triticum* wie bei *Hordeum* beginnt die Membranbildung in genau der gleichen Weise am Chalazaaende und zwar auf der Seite des Kernes, die der sich entwickelnden Furche gegenüberliegt. Man kann beobachten, dass, wie auch sonst vielfach bei der Endospermbildung, Kern- und Zellteilung nicht unmittelbar miteinander verknüpft sind, sie auch hier nicht im seitlichen Zusammenhang stehen, sondern dass bei einem bestimmten Zahlenverhältnis zu der Cytoplasmamenge eine simultane Zellwandbildung einsetzt. Die Kerne zeigen sich dabei alle in gleichen Stadien etwa am Ende der Telophase; ihre Gestalt ist meist rundlich oder oval, ihre Grösse etwa um ein Drittel gegenüber der im Anfangsstadium reduziert. Meist besitzen die Kerne ein bis zwei grosse runde oder längliche Kernkörperchen, die je eine Vakuole erkennen lassen. Das Karyoplasma erscheint hyalin; in ihm ist ein in regelmässigen Schleifen angeordnetes Kernfadenwerk sichtbar. Der Kernfaden ist mit zahlreichen kleinen Chromatinkörnern perlschnurartig besetzt. Die Teilungsrichtung der Kerne liegt in der Fläche des Plasmabelages. Die ersten Phragmoplasten bilden sich schon, wenn das Endosperm noch einschichtig ist. Man kann daher dieses Verhalten als typisch für alle Gramineen annehmen. Zentrifugal von jedem Kern aus und nach jedem benachbarten Kern hin ziehen sich cytoplasmatische Verbindungsfasern, die an Zahl und Länge zunehmen (Vergl. Fig. 2). An ihnen treten etwa in der Mitte Verdickungen auf in Form von Knöpfchen, bald vereinigen sich diese und bilden eine erste Begrenzung der neuen Zelle. Wo das eingetreten ist, verschwinden die Phragmoplasten. Allmählich wird die Wandbildung deutlicher, und schliesslich unterscheidet man eine Primärlamelle von den später gebildeten Schichten. Gleichzeitig sondert der Plasmaschlauch nach innen - der Zentralvakuole zu - eine Haut ab. Hier entstehen keine Phragmoplasten, sondern das Plasma selbst scheint an seiner Innenfläche eine Membran abzuschneiden. Es ist hier besonders reich an Vakuolen, die sich in einer Längsreihe an der inneren Haut entlangziehen. Diese ist nur durch dünne Fäden mit der Hauptmasse des Cytoplasmas verbunden. Sind die Kerne samt zugehörigem Plasma alle von einer Zellwand umschlossen, was immer bei jedem für sich besonders geschieht - niemals beobachtete ich in diesem frühen Stadium mehrere Kerne in einer Zelle - dann setzt in rascher Folge eine Kern- und Zellteilung nach allen Richtungen ein, bis die Zentralvakuole völlig ausgefüllt ist. BRENCHLEY (1909) stellte fest, dass der Vorgang der Zellwandbildung innerhalb zweier Tage beendet ist; am Schlusse dieser Zeit ist aus dem mehrkernigen Plasmaschlauch ein fertiges Gewebe geworden, das die innere Vakuole verdrängt

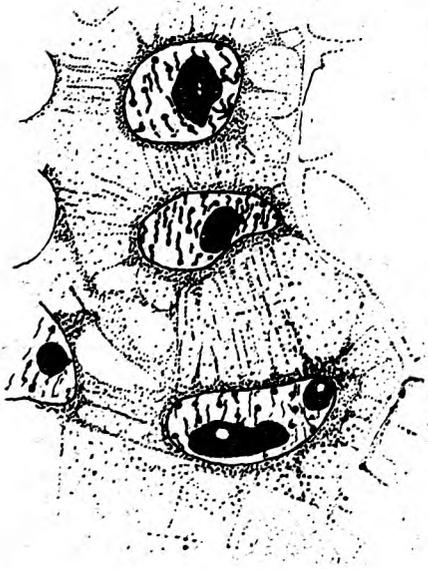


Fig. 2.

hat. In der Frage nach dem Wesen der Phragmoplasten möchte ich mich der Ansicht

TISCHLERs (1922) anschliessen, indem ich in ihnen lediglich Diffusionsströme im Cytoplasma erblicke, durch die das Material zur Zellwandbildung den dafür bestimmten Zellen zugeführt wird. Auch ich würde die Phragmoplasten nicht als Produkte der Spindelfasern der normalen Kernteilung erfassen, wohl können sie im Zusammenhang mit den Spindelfasern entstanden sein. Sie verschwinden, wie TISCHLER angibt, von innen nach aussen mit dem Fortschreiten der Membranbildung. So kommt TISCHLER zu dem Schluss, dass aus der zuerst geringen, dann auffallend vergrösserten Zahl von Spindelfasern sich neue Fasern absondern. Er lehnt die Annahme ab, dass sich neue Fäden bilden und beweist seine Behauptung durch Beobachtungen am lebenden Material, bei der in der Pro- und Metaphase niemals faserige Struktur feststellbar war, während nachher, also im Zustande der Ausbildung der Phragmoplasten, sogar am lebenden Körper von vielen Autoren feine Streifen beobachtet werden konnten. So ist die Annahme berechtigt, dass die Phragmoplasten und damit die Zellmembranen in Endospermen nicht direkt aus den Spindelfasern der Kernteilung hervorzugehen brauchen, sondern diese Ausbildung völlig getrennt von der Kernteilung vor sich gehen kann. NEMEC (1910) untersuchte die Zellwandbildung im Endosperm von *Corydalis pumila* und fand das Cytoplasma ebenfalls kleinvakuolig strukturiert. Auch hier trat die Zellwandbildung nachträglich vermittels der Phragmoplasten ein; aber ebenso wie bei der danach untersuchten *Corydalis cava* fand er, dass nicht zwischen allen Kernen die Phragmoplasten sich bildeten, sondern dass mehrere Kerne zusammenrückten und so die anfänglich gleichmässige Verteilung verloren ging. Nur zwischen diesen neuen Gruppen von Kernen wurden Phragmoplasten gebildet. Wie TISCHLER (1900) für *Corydalis cava* angibt, erscheinen die Scheidewände da, wo sich die Verbindungsfasern verdicken. Die Querwände wachsen zugleich mit der Vermehrung der Kerne in die Höhlung hinein, so dass die radialen Scheidewände mit Hilfe der Phragmoplasten so lange zunehmen, bis das Endosperm fertig ausgebildet ist. Gleiches konnte er bei *Ranunculus ficaria* feststellen. NEMEC fand bei *Secale*, dass regelmässig Phragmoplasten zwischen allen Kernen ebenso entstehen, wie ich bei *Triticum* und *Hordeum* beobachtet habe. Ein persistierender Phragmoplast, wie bei *Corydalis* trat nicht in Erscheinung; das Cytoplasma des Schlauches wurde gleichzeitig mit der Membranbildung gegen die Zentralvakuole mit einer Zellhaut abgeschlossen. Dann wucherte das Gewebe des sich bildenden Endosperms nach innen zu und verdrängte allmählich die Zentralvakuole. Die äussersten Zellen behielten ihre Teilungsfähigkeit noch länger als die inneren, in denen schon sehr bald mit der Ablagerung der Reservestärke begonnen wurde, was wohl darauf zurückzuführen ist, dass hier ein gewisses Ruhestadium erreicht war. Auch die Tatsache, dass nach dem Innern der Zentralvakuole zu, eine Zellwandbildung eintritt, ist in der Literatur z. B. bei den oben erwähnten *Corydalis* (TISCHLER) und bei Palmen, ferner für *Anthericum* und *Hosta* von BERTHOLD (1886) erwähnt worden. TISCHLER schliesst aus der Zelluloseausfällung ausserhalb des Fadensystems der Phragmoplasten darauf, dass diese nicht unbedingt auftreten müssen, wo eine simultane Membranbildung vor sich geht. Auch HABERLANDT (1919) zweifelt daran, dass für diese Art der Wandbildung besondere Differenzierungen notwendig sind. LUNDGARDE (1921/22) hat Endosperme nachgewiesen, in denen die Zellwände ohne jede Andeutung von phragmoplastischen Verbindungsfasern entstehen. Auch er fasst sie als cytoplasmatische Strömungen auf, durch die eine Wandbildung nur erleichtert wird. Schliesslich veröffentlichte SCHWARF (1926) eine Arbeit, in der er eine Zusammenstellung gibt über Endosperme, bei denen Phragmoplastenbildung nachzuweisen ist und andere, bei denen keine festgestellt werden konnte. So darf man zusammenfassend sagen, dass die Phragmoplasten keine richtigen Fäden darstellen, sondern nur als Artefakte so in Erscheinung treten und im Lebendzustand die Diffusionsströme von Kern zu Kern im Cytoplasma darstellen, durch die der Transport der Membranstoffe zur Stelle der Wandbildung erfolgt. Ausserdem stehen diese Bildungen bei der Kernteilung und bei der Zellwandbildung wohl im Zusammenhang mit der Entstehung von Spindelfasern, können aber, wie viele Beobachtungen ergeben haben, oft allein auftreten.

Ist die Zentralvakuole vollkommen ausgefüllt, so nimmt man eine eigenartige Veränderung der Grössenverhältnisse unter den Zellen des Endosperms wahr. Es dokumentiert sich damit der Beginn der Differenzierung in Aleuron- und Stärkeschicht.

Die peripheren Schichten bleiben isodiametrisch, während die darunter liegenden Schichten sich in radialer Richtung bedeutend strecken. Allerdings wird die Zellschicht dicht unter der Aleuronschicht nicht so sehr von diesem Vorgang betroffen, ihre Zellen nähern sich mehr der Form der darüber liegenden Zellen. Bezüglich ihres Inhaltes weichen die beiden Zellarten voneinander ab; die oberste Schicht der späteren Aleuronzellen enthält noch relativ viel Plasma mit ganz kleinen Vakuolen, in denen sich später die Aleuronkörner ausfällen. Die darunter liegenden Zellschichten zeigen zahlreichere und grössere Vakuolen, die frühzeitig durch die mit Hilfe der Amyloplasten produzierten Stärkekörner verdrängt werden. Ein weiterer im Laufe der Entwicklung hervortretender Unterschied ist die ungleiche Verdickung der Zellwände. Während diese bei den Schichten des inneren Stärkeendosperms sich auf ein Minimum beschränkt, schreitet die Verdickung der Wände der Aleuronschicht in besonders starker Weise fort; die Anlagerung von Membranstoffen beträgt hier  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{4}$  des Zelldurchmessers; sie erstreckt sich nach allen Richtungen ziemlich gleichmässig. Die Verdickung setzt sich etwas weiter fort in die erste Zelllage unter der Aleuronschicht, so dass ein allmählicher Übergang zu der bedeutend schwächeren Membran der Stärkezellen festzustellen ist. Das Bild bei *Hordeum* weicht von dem eben geschilderten Zustand bei *Triticum* insofern ab, als die Aleuronschicht, die in 3 Zellagen angeordnet ist, nicht ganz so starke Wandverdickungen aufweist, während die Stärkezellen dickere Membranen als die entsprechenden des Weizens besitzen. Auf die Vorgänge bei der Keimung, durch welche die Wände angegriffen werden, komme ich weiter unten zurück.

Die Kerne der Aleuronschicht haben in Bau und Grösse keine bemerkenswerten Eigentümlichkeiten auf der Entwicklungsstufe, während der sich die beiden Schichten voneinander absondern. Die Kerne stehen in einem normalen Verhältnis zur Grösse der Zelle und zur Menge des Cytoplasmas, teilen sich noch lange und bilden überhaupt im ganzen Endosperm die am längsten lebenden Organe. Die Kerne des Endosperms sind ihrer Entstehung nach triploid, da sie sich ursprünglich aus zwei Polkernen und dem zweiten generativen Spermakern vereinigt haben. Ebenso wie die Kerne der Aleuronschicht die dreifache Chromosomenzahl der haploiden Geschlechtsgeneration besitzen die Kerne der Stärkeschicht triploide Kerne. Dieselben Grössenverhältnisse wie die Zellen der Aleuronschicht zeigen die der darunter gelegenen Schicht. Dagegen erfahren die Zellkerne der nach innen folgenden Zellschichten eine der Längenausdehnung der zugehörigen Zellen entsprechende Vergrösserung, die entweder zu erklären ist aus nachträglicher Intussuszeption von Kernnährstoffen ohne eine organische Veränderung der Kerne oder aus einer Verschmelzung mehrerer Kerne, woraus dann die ditriploiden bis polytriploiden Kerne resultieren. Es käme darauf an, zu untersuchen, ob in den Kernen bei der Teilung grössere Chromosomensätze als in der Aleuronschicht zu beobachten wären, oder ob Kernverschmelzungen eintreten oder schliesslich nur eine Stoffaufnahme erfolgt, die sich durch allerlei Befunde, wie Kernhypertrophie beweisen lässt. In ziemlich ausgewachsenen Endospermen untersuchte ich die Kerne auf ihre Teilungsfähigkeit hin. Dabei konnte ich feststellen, dass in der äussersten Schicht die Teilungen am längsten vor sich gingen; sie erfolgten teils in tangentialer, teils radialer Richtung, d. h. sie vermehrten teils die Aleuronzellen, teils gaben die Zellen Tochterzellen nach dem Innern des Endosperms ab, die zu Stärkespeicherzellen wurden. In diesen äusseren Stärkezellagen beobachtete ich relativ zahlreiche Kernteilungen. Seltener waren die Teilungen in den nächsten - nach innen zu gelegenen - Schichten. In den innersten Zellschichten habe ich nur selten eine Teilungsfigur beobachtet; auch waren die Zellen der Spitze dabei weniger beteiligt, als die nach dem Embryo zu gelegenen. Die Teilungsfähigkeit nimmt also sowohl von aussen nach innen als auch vom Embryo aus nach der Spitze des Kornes ab. Hierin stimmen *Triticum* und *Hordeum* überein. Da schon in der zweiten Zelllage unter der Aleuronschicht die Vergrösserung der Kerne erheblich war, auch in ihr noch häufig Kernteilungen zu sehen waren, glaubte ich, hier schon in den Teilungsfiguren Besonderheiten zu finden. Waren die Kerne aus der Verschmelzung zweier kleiner Kerne entstanden, musste in ihnen eine gegen die Kerne der Aleuronschicht vermehrte Chromosomenzahl zu erkennen sein. So mussten sich theoretisch normal bei Weizen  $2 \cdot 3 \cdot 21 = 126$  Chromosomen bei ditriploiden und bei den mehrfach zusammen-

gesetzten Kernen  $X \cdot 3 \cdot 21$  ergeben. NEMEC hat diese Annahme gemacht, um die grossen Kerne des inneren Endosperms genetisch zu erklären. Er spricht von di-, tri- bis zu octotriploiden Kernen. Da die von ihm untersuchte Pflanze *Secale cereale* nur 8 Haploidchromosomen besitzt, ist die Feststellung leichter. Ich möchte aber bezweifeln, dass bei Weizen und Gerste im Endosperm eine Verdoppelung oder noch stärkere Vermehrung der Chromosomen eintritt. Ich verglich die Teilungsfiguren der Kerne in der äussersten Zellschicht mit denen der anderen Schichten und beobachtete die Grösse der Teilungsfigur und die Zahl der Chromosomen, die allerdings nicht ganz genau festgestellt werden konnte. Es handelte sich aber nur darum, in grossen Zügen die Vervielfältigung nachzuweisen. NEMEC müssen bei seinen Angaben auch Bedenken gekommen sein; denn er macht die Einschränkung, dass eine Reduktion der Chromosomenzahlen in den polytriploiden Kernen vor sich geht. Nach seinen Beobachtungen lässt sich eine geringe Vergrösserung der Teilungsfiguren in der Breite erkennen, vielleicht ist damit eine Änderung der Chromosomenzahl verknüpft. NEMEC stellte dieselben Verhältnisse nicht nur bei *Secale*, sondern auch bei *Corydalis cava* fest. Damit wäre anzunehmen, dass nicht nur bei den Gramineen, sondern auch bei anderen Familien eine Reduktion der Chromosomen im Endosperm vorkommt. Erklärt man aber die Erscheinung so, dass die Kerne der grösseren Zellen sich nach der Teilung vereinigen, dass aber keine Teilungen mehr eingehen, oder dass die Kerne entsprechend der Vergrösserung der Zellen durch Aufnahme von Nährstoffen mitwachsen, dann lassen sich NEMECs Beobachtungen über die Kerngrösse des Endosperms einfacher erklären. Dann wäre es nicht erforderlich, eine Reduktion anzunehmen. Tatsächlich liegen für die Vereinigung mehrerer Kerne gewisse Anzeichen vor. Der Vorgang verlief dann so, dass bei der Kernteilung in den inneren Zellen des Endosperms die beiden Schwesternkerne nicht durch eine Zellwand geschieden werden, sondern in einer Zelle bleiben. Sie nähern sich darauf einander und vereinigen sich. Ich sah wiederholt einige Zellen mit zwei Kernen, allerdings nicht im Stadium der Vereinigung. Nur fanden sich in den grossen Kernen eigenartige, übermässig grosse und unregelmässig geformte Nukleolen mit Zipfeln und pseudopodienartigen Fortsätzen, so dass die Möglichkeit der Verschmelzung von Nukleolen und Kernen vorliegen konnte. So zählte ich in einzelnen Kernen bis zu neun Kernkörperchen. Von vielen Forschern ist beobachtet worden, dass sich unter dem Einfluss der beginnenden Kernteilung die Nukleolen in ihrer Form verändern und auflösen. A. MEYER (1920) spricht hier direkt von amöboiden Nukleolen, obwohl man den Kernkörperchen im allgemeinen keine Eigenbewegung zuschreibt. Die Verschmelzung in den Endospermen wäre für den vorliegenden Fall eine Erklärung. Kommen wir aber auf die oben erwähnten Möglichkeiten zurück, so kann ich mich den Argumentationen NEMECs nicht anschliessen, sondern möchte die Vorgänge für Weizen und Gerste anders erklären. Ich verglich die Ruhekerne in der äusseren Schicht mit denen der unteren Schichten, dann die Kernteilungsfiguren, um aus den Chromosomenzahlen Schlüsse zu ziehen. Einige Kerne der inneren Schichten zeigten die beschriebenen Nukleolenformen, andere die normalen Formen. Im Innern waren die Kernteilungen seltener anzutreffen, wohl deshalb, weil hier das Ende der Entwicklung schon erreicht war. Dazu sei noch folgendes erwähnt: TISCHLER (1922/23) und A. MEYER (1920) geben als Kennzeichen für das Kernaltern an, dass die Zahl der Nukleolen sich vermehrt und vergrössert. Wie wir schon bei der Schilderung der Antipoden gesehen haben, ist da eine allerdings ungeheure Vergrösserung der Nukleolen eingetreten. Bei den Endospermen hingegen weist auf das Altern der Kerne die Vermehrung der Nukleolen hin. Zusammenfassend stelle ich fest, dass die Kerne des Endosperms die verschiedenste Grösse, Zahl und Form der Nukleolen besitzen. Es treten aber keine unregelmässigen Teilungen auf, sondern Kernverschmelzungen, deren Produkte nicht mehr teilungsfähig sind.

Das wichtigste Unterscheidungsmerkmal der beiden Zellarten im Endosperm, der Aleuron- und Stärkezellen, liefern die Einschlüsse an Reservematerial, die sich etwa 9-10 Tage nach der Bestäubung bilden (BRENCHLEY 1909). Die Stärkekörner sind zuerst ganz klein. Die ersten zeigen sich in der Nähe der Kerne. Das führte zu der Frage, welche Bedeutung die Kerne bei der Reservestoffeinlagerung haben, ob z.B. die Kerne als Bildungsstätten der Plastiden zu betrachten sind. SCHIMPER (1883) und A. MEYER (1883) hatten die Lehre aufgestellt, dass die Plastiden, un-

ter ihnen die Stärkebildner oder Amploplasten des Endosperms immer nur durch Teilungen schon vorhandener Plastiden entstehen. Die verschiedenen Behauptungen, dass sie aus dem Kern stammen, und vielleicht mit den Kernkörperchen verwandt sind, wurden allgemein zurückgewiesen. Aber die eben angegebene Beobachtung weist auf die Möglichkeit einer Beziehung zwischen dem Kern und der Reservestoffkörperbildung hin. Erst später werden die Stärkekörner in den entfernteren Teilen der Zelle sichtbar.

Die Entstehung der Aleuronkörner erklärt man anders. Der Vollständigkeit halber sei zuerst eine Ansicht erwähnt, die PEKLO (1913) über ihre Entstehung äusserte. Er führte ihren Ursprung auf die sekretorische Tätigkeit gewisser Pilzhyphen zurück, die in die Aleuronschicht von aussen eindringen und an ihrer Oberfläche im Plasma der Zellen die Körner ausfallen sollen. Diese Angaben wurden von NETOLITZKY (1914) und später von ARNOLD (1925) einer Prüfung unterzogen und als unrichtig zurückgewiesen. GRIS und WAKKER begründeten die Theorie, dass die Aleuronkörner im Lebendzustand mit Eiweiss gefüllte Zellsaftvakuolen darstellen. Diese Annahme hat allgemeine Zustimmung gefunden und ist von anderen erweitert und bestätigt worden. MOTTIER (1921) behauptete, dass die Aleuronkörner aus Plastiden bzw. Chondriosomen, ähnlich wie die Stärkekörner aus Leukoplasten und die Fett- und Oeltropfen aus Elaioplasten entstehen. VOUK (1925) schloss sich der Meinung MOTTIERs an. Diese Theorie ist aber verschiedentlich widerlegt worden. Die ursprüngliche Ansicht, nach der die Aleuronkörner der reifen Samen aus dem eingetrockneten Inhalt der Zellsaftvakuolen bestehen, ist jedenfalls nicht erschüttert.

Bei der weiteren Entwicklung vom Beginn der Eiweisseinlagerung in die Vakuolen gehen in der Aleuronschicht keine weiteren Veränderungen mehr vor sich als eine fortschreitende Verdickung der Zellwände, eine Vermehrung und Vergrösserung der Eiweissvakuolen. Die Kerne behalten ganz unverändert ihre Form, ihre gut sichtbaren Nukleolen und ihr Chromatingerüst bei. Im Stärkeendosperm nimmt die Verdickung der Zellwände nicht den Umfang wie in der Aleuronschicht an, die Bildung der Reservestoffkörper und zwar der Stärkekörper geht jedoch schneller vor sich. Bei weiterer Entwicklung der Stärkekörner wird das Cytoplasma immer mehr zusammengepresst und lässt sich vielfach kaum noch erkennen. Ein gleiches Schicksal erfährt der Kern. Seine anfänglich noch runde oder ovale Gestalt verändert sich unter dem Druck der benachbarten Stärkekörner bis er ähnlich dem Cytoplasma nur noch als Netzwerk (Vergl. dazu Fig. 4) zwischen den Stärkekörnern zu erkennen ist, das sich durch seine starke Färbbarkeit bei Verwendung von Eisenhymatoxylin vom Cytoplasma unterscheidet. Mit der äusseren Veränderung geht eine innere Umgestaltung der Kerne Hand in Hand. Zuerst wird das Kernfadengerüst unkenntlich oder löst sich in kleine Schnüre auf, die sich weiter zerteilen und schliesslich verschwinden (Vergl. dazu Fig. 3). Das Innere des Kernes erscheint dann völlig hyalin, Einzelheiten sind nicht mehr zu unterscheiden, zumal auch die Nukleolen sich unterdessen aufgelöst haben, nachdem sie zunächst vakuolig wurden oder in viele kleine Bruchstücke unregelmässiger Gestalt zerfallen waren. Die geschilderten Vorgänge treten nicht

in allen Zellen zugleich und in derselben Form auf, sondern die innersten Zellen verändern sich zuerst und am meisten, während der Inhalt der nach den Aleuronzellen gelegenen Schichten keine so starken Veränderungen erfährt. Dort besitzen die Kerne meist noch eine rundliche Gestalt, da die Stärkekörner sie, weil in geringerer Zahl vorhanden, nicht so stark bedrängen. Die letztgenannten Zellen enthalten eine beträchtliche Menge Eiweisstoffe in Körnerform, ihre Kerne lassen fast immer noch Nukleolen erkennen, die Hauptmasse des Chromatins ist unregelmässig nach einer Seite verlagert. Die Zellen des Stärkeendosperms in der Nähe des Scutellums zeigen besondere Erscheinungen während der Reife. Nachdem der Embryo zuerst gegenüber dem Endosperm im Wachstum zurückgeblieben ist, schreitet er

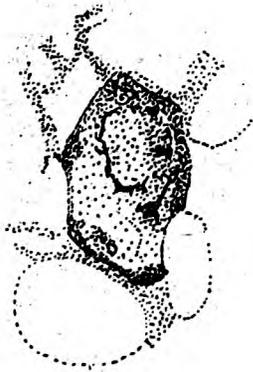


Fig. 3.

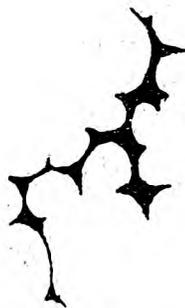


Fig. 4.

später in der Entwicklung schneller vorwärts. Da aber inzwischen das Innere des Embryosackes vom Endosperm vollkommen ausgefüllt ist, muss jetzt der Embryo die benachbarten Zellen des Endosperms verdrängen, bis er schliesslich seine normale Lage seitlich am Endosperm und seine endgültige Grösse erreicht. Bei diesem nachträglichen Wachstum des Embryo werden die Nachbarzellen im Endosperm zuerst ihres Inhaltes an Reservestoffen beraubt, dann verschwinden Kern und Plasma, bis vom ganzen Zellinhalt nur noch die Zellwände übrig sind, die dann zusammengedrückt werden und später als eine Schicht übereinanderliegender Zellwände längs der Oberfläche des Scutellums sich hinziehen. In dieser Schicht sieht man nur spurenweise noch Kernreste, sonst ist diese Schicht nur aus Zellwänden zusammengesetzt. Die eben geschilderten Vorgänge sind insofern bemerkenswert, als bei ihnen die Auflösung der Stärkekörner schichtenweise erfolgt, während bei der Keimung die Körner typische Korrosionsbilder aufweisen. Das führte zu der Annahme, dass der lebende Zellinhalt aktiv sich an der Auflösung der Stärke beteiligt, wenn die Verdrängung der Endospermzellen erfolgt, während bei der Keimung die Auflösung von aussen her ohne Mitwirkung des Zellinhaltes der betreffenden Zellen stattfindet. Auch das Aussehen der Kerne scheint darauf hinzudeuten, dass sie bei der Auflösung der Stärkekörner wirksam sind, da zu der Zeit ihre innere Struktur noch keine Desorganisationserscheinungen aufweist. Ausserdem sind nicht wie bei der Keimung die Zellwände die ersten Bestandteile, die angegriffen werden, sondern die letzten. Die Auflösung geht also von innen nach aussen vor sich, während bei der Keimung ein umgekehrter Weg beschritten wird. Sind die Stärkekörner aufgelöst, beobachtet man an diesen Kernen eine andere Art der Aufzehrung als im übrigen Endosperm. Da eine Deformation durch den Druck der Stärkekörner nicht erfolgt, behalten sie ihre rundliche Form, verlieren ihre Kernkörperchen und das Chromatingerüst, werden vakuolig und gehen schliesslich zu Grunde. Im Plasma ihrer Zellen erkennt man eine Zeitlang die Hohlräume, aus denen die Stärkekörner herausgelöst sind.

In ihrer Arbeit über die Gerste stellten BROWN und MORRIS (1890) besonders die erwähnten verschiedenartigen Wachstumsvorgänge von Embryo und Endosperm, die Art der Auflösung der Stärkekörner und die Bildung der Schicht aus zusammengepressten Wänden verdrängter Endospermzellen fest, die sie als eine „depleted layer“ bezeichneten. Neben den genannten Forschern beschäftigte sich KÖPPEN (1887) mit der Kernveränderung im reifenden Samen. Er konstatierte, dass in fast allen Reservestoffe führenden Samen die Kerne im Ruhezustand noch vorhanden sind, nur bei Typhaceen und Phytolaccaceen nicht, bei ihnen lösen sie sich angeblich vorher auf. In stärkefreien Endospermen sind Kerne regelmässig vorhanden wie bei *Ricinus* und *Curcubita*. Stärkeführende Endosperme untersuchte er bei *Zea Mays*, *Arrhenatherum*, *Pennisetum*, *Tradescantia*, *Oryza*. Bei ihnen fand er eine allmähliche Desorganisation. Überall fehlten die Kernkörperchen, von denen er sagt: „.....dass sie unter zahlreich auftretenden Chromatinkörnern verschwinden.“ KÖPPEN lässt es unentschieden, ob die Kerne der stärkeführenden Endosperme ganz tot sind, glaubt aber, dass erst nach der Entleerung der Reservestoffe der Kern abstirbt, dass ihm also noch Lebensfähigkeit zugesprochen werden kann. Er meint, dass die Veränderungen nur passiv durch den Druck der Stärkekörner hervorgerufen werden, die Kerne selbst unterlägen keinen Veränderungen, wie sie bei Nekrosezuständen anzutreffen sind. RACIBORSKI (1893) beobachtete bei *Zea Mays*, dass die Kerne des Endosperms sich während der Reifungsvorgänge zu fädigem Netzwerk auseinanderziehen, und die Kernkörperchen in dem vollkommen hyalinen Kerninhalt nicht mehr zu sehen sind. TISCHLER (1922/23) nimmt an, dass bei der Mehrzahl der beobachteten Kernveränderungen in Endospermen Zwangsformen vorliegen, hervorgerufen durch den Druck der Einschlüsse in den Zellen. Man muss aber die Einschränkung machen, dass bei Stärkeendospermen mit der Formveränderung innere Umgestaltungen verknüpft sind, die nicht allein durch den äusseren Druck erklärt werden können. Ich wenigstens glaube annehmen zu können, dass der Beginn der Desorganisation vom Kern selbst ausgeht, dass er in einer organischen Veränderung, nämlich der Erschöpfung durch die Aufspeicherung der Reservestoffe und dem Altern des ganzen Gewebes zu su-

chen ist, das damit seine Funktion erfüllt hat. Hierbei ist die Zwangsform erst eine sekundäre Erscheinung, bei der die begonnene Entwicklung zu Ende geführt wird. Schliesslich glaube ich, dass bei der Endospermreife die Lebenstätigkeit der Kerne erloschen sein muss, es sind wenigstens bei ihnen nicht jene Regenerationserscheinungen zu beobachten, wie in den Zellen der Kotyledonen der Erbse und Bohne (KÖPPEN 1887). STOWARD (1908) lässt die Frage der Lebenstätigkeit der Kerne bei Mais und Gerste gelegentlich seiner Studien über die Atmung der Zellen unentschieden. DIANA BRUSCHI (1908) unterscheidet ein stufenweises Zugrundegehen der Endosperme: bei Roggen hält sie die Kerne für ganz abgestorben, weniger bei Gerste und Weizen; die Kerne des Maisendosperms sind nach ihr teilweise lebensfähig. So ist es verständlich, dass bei den Keimungsvorgängen in den Kernen des Stärkeendosperms keine Veränderungen zu beobachten sind. Durch die bei der Keimung stattfindende Wasseraufnahme wird höchstens eine geringfügige Schwellung des Kernrestes bewirkt, die eine weniger intensive Färbung des Kernes mit sich bringt. Erst nach der Auflösung der Stärke wird der Zellkern im ganzen Umfang kleiner, nur punktförmige oder strichförmige Reste sind noch zu sehen, wie RACIBORSKY auch bei *Zea Mays* feststellen konnte.

Untersuchungen auf demselben Gebiete für andere Pflanzengruppen stellten ZIMMERMANN (1896), KOHL (1897), BEAUVÉRIE (1907), ERNST (1914) und A. MEYER (1920) an. ERNST zeigte bei *Balanophora*, dass der Kern durch die in Form von fettem Öl und Eiweiss abgelagerten Reservestoffe eingeeignet und zwischen einigen Vakuolen zu einem pseudopodienartigen Körper umgewandelt wird, der sich intensiv und gleichmässig färbt. Das sind aber passive Veränderungen des voll lebensfähig gebliebenen Kernes. TISCHLER aber meint, dass auch hier die Kerne selbst für den Anfang der Umgestaltung verantwortlich zu machen sind. Eine Tatsache verdient hier erwähnt zu werden, die zuerst von BROWN und MORRIS angegeben ist; in geeigneten Schnitten, bei denen Zellwände besonders gut gefärbt sind, kann man feststellen, dass die Wände der Zellen zum Teil schon aufgelöst sind, wenn ihr Inhalt an Plasma und Reservestoffen noch unverseht erscheint. In einer begrenzten Zone nahe dem Scutellum ist das der Fall. Es zeigt an, dass neben und sogar vor der Einwirkung der Stärkediastase ein zelluloselösendes Enzym erst die Zellwände auflöst, ehe die Körner gelöst werden. Ich vermute daher, dass der plasmatische Inhalt des Endosperms nicht an der Mobilisierung der Reservestoffe beteiligt ist; es müsste denn sein, dass ein Enzym die Zellwände angreift, ohne dadurch den Zellinhalt wesentlich zu beeinträchtigen. Es sei ausserdem auf die oben erwähnten Vorgänge hingewiesen, bei denen ein Unterschied festgestellt werden konnte zwischen der Art der Auflösung der Stärkekörner, die in den vom Embryo verdrängten Zellen sich befanden, und der Körner, die bei der Keimung korrodiert werden. Wenn auch allgemein angenommen wird, dass im Endosperm selbst gewisse Diastasemengen in inaktiver Form bis zur Reife aufgespeichert werden, so steht doch fest, dass die grösste Wirksamkeit diastatischer Art bei der Keimung an der Oberfläche des Scutellums nachweisbar ist, eine etwas geringere an der Berührungsstelle der Aleuronschicht mit dem Stärkeendosperm. Da durch die Versuche von BROWN und MORRIS und ESCOMBE einwandfrei nachgewiesen ist, dass eine Selbstaufzehrung des isolierten Stärkeendosperms nicht eintritt, so können die vorhandenen Spuren von Enzymen im Endosperm nicht durch die Kerne des Endosperms aktiviert werden, sondern man nimmt an, dass das Scutellum allein die Enzyme produziert, sie an der Oberfläche gegen das Stärkeendosperm ausscheidet, und dass die Aleuronschicht als Leitungsbahn dient und ihrerseits an der Berührungsstelle mit dem Stärkeendosperm Enzyme abgibt. Bei dieser Sachlage lässt sich annehmen, dass das Endosperm bei der Aussaugung sich passiv verhält. Was den Stofftransport innerhalb des Endosperms angeht, so spielen dabei die schon früher von verschiedenen Forschern wie TANGL, GARDINER, KIEBITZ-GERLOFF u. a. auch bei den Gramineen festgestellten Plasmodemen eine Rolle.

Da genauere Angaben über die Verteilung der Plasmodemen im Endosperm erwünscht waren, zog ich auch diesen Gegenstand in den Kreis meiner Untersuchungen (Vergl. dazu Fig. 5). Sehr erschwert wurde die Lösung der Frage durch die eigenartige, spröde Natur der Objekte, so dass ich zunächst eine Methode ausfindig zu machen suchte, mittels derer sich trotz der fast unüberwindlich erscheinenden Schwierig-

keiten günstige Erfolge erzielen liessen. Es war die Verbindung einer Methode von BROWN und MORRIS, durch welche die Stärkekörner aufgelöst wurden, die beim Mikrotomschneiden ein Bröckeln der Präparate verursachten, mit einer Silbernitratmethode (nach TRÖNDLER 1913), die mich in den Stand setzte, einwandfreie Präparate zu erhalten. Ich kochte unverletzte Körner 10 Minuten in 10prozentiger Silbernitratlösung, schnitt mit der Hand die Körner in schmale Scheiben und brachte diese in der üblichen Weise durch Alkohol, Chloroform in Paraffin. Nachdem die Schnitte 3 Stunden bei 55° im Wärmeschrank gelegen hatten, brachte ich sie für 10 bis 14 Tage in diffuses Tageslicht, um die Ausfällung des Silbernitrats zu erreichen. Dann wurde das Paraffin entfernt. Ich untersuchte die Schnitte in Glycerin. Die Plasmodemen fielen sofort in den Zellwänden der Aleuronzellen wegen ihrer Dicke auf. Sie erstreckten sich quer durch die ganze Zellwand von Plasma zu Plasma und in ihrer ganzen Längsausdehnung. Die mittleren Fäden erschienen vollkommen gerade, die äusseren stärker gekrümmt. In den Zellwänden zwischen Aleuron- und Stärkezellen sah ich sie auch, man konnte aber deutlich erkennen, dass sie zarter gebaut waren. In den äusseren Wänden der Aleuronzellen, die nach der Samenschale zu gelegen waren, zeigten sich keine Plasmodemen. Hier konnte man aber wie in den anderen Wänden deutlich die durch die einzelnen Verdickungsschichten verursachte tangentiale Streifung erkennen, diese Wand zeichnete sich durch keine Besonderheiten gegenüber den übrigen Zellwänden der Aleuronschicht aus. Bei der sich an die Aleuronschicht anschliessenden Schicht kleinerer Stärkezellen, die etwas stärkeren plasmatischen Inhalt als die Zellen der tieferen Lagen besaßen, waren die Wände im oberen Teile stärker verdickt. In ihnen fand ich auch Plasmodemen, die wiederum zarter gebaut waren. In ihrer Dichte bestand kein Unterschied, ebenso wenig in der Zahl. Besonderes Augenmerk wandte ich auf die Schicht, die eine Verbindung zwischen dem Endosperm und dem Scutellum herstellt. Hier lag die sogenannte „depleted layer“, die von Zellen des Endosperms herrührte, welche von dem wachsenden Embryo verdrängt wurden. Irgend eine Spur eines Plasmafadens oder ein Zeichen, war nicht aufzufinden. So hat wahrscheinlich niemals in der ganzen Kernentwicklung eine plasmatische Verbindung zwischen dem Scutellum und der benachbarten Endospermschicht bestanden. Ich untersuchte weiter die Stellen, an denen die Aleuronschicht das Scutellum berührt. Die Zellwände der Übergangszellen wiesen keine so starken Verdickungen auf und erschienen ähnlich den Parenchymzellen des Scutellums. Ihren Verlauf konnte man an der ganzen Oberfläche des Scutellums verfolgen, sie zogen sich in ihrer Schicht hin, waren tangential gestreckt und enthielten auch während der Keimung niemals transitorische Stärke, wie die Zellen des Scutellums. Auch hier bestanden Plasmodemen zwischen den einzelnen Zellen und denen des Scutellums.

Bei Fixierungen mit Silbernitrat zeigte sich das Cytoplasma körnig strukturiert, ebenso die Plasmodemen. Man kann annehmen, dass diese im Lebendzustand eine kontinuierliche Verbindung von Zelle zu Zelle herstellen. Durch die nachträgliche Zellwandverdickung wurde das Zellumen verengt, und die Plasmodemen wurden gezwungen, sich zu krümmen, um den Konnex zwischen dem Cytoplasma beider Zellen zu behalten, so dass die eigenartigen tonnenförmigen Figuren entstanden. Am besten waren die Plasmodemen an Schnitten aus ruhenden Samen zu beobachten. Mehrere Stunden gekeimte Körner zeigten nicht die Spur einer plasmatischen Verbindung mehr. Nach van WISSELINGH (1924) besteht die Zellmembran aus chemisch verschieden zusammengesetzten Schichten, zellulosereicheren und -ärmeren, mit Hemizellulosen und Pektinstoffen als Grundsubstanzen. Nach den Angaben von BROWN und MORRIS entsteht bei der Keimung zuerst ein zelluloselösendes Enzym, das vor der Stärkediastase die Zellulose auflöst. Daneben ist wichtig, dass, wie REINITZER (1897) feststellen konnte, die Hemizellulosen und Pektine teilweise wasserlöslich sind, dass also die Zellwände schon bei der Wasseraufnahme angegriffen werden. Dadurch werden wahrscheinlich die Plasmodemen in Mitleidenschaft gezogen, denn irgend eine Spur war in keinem Präparat mehr nachzuweisen, auch nicht in den Wänden, welche die Aleuronzellen voneinander trennen, obwohl deren Inhalt, sowohl Cytoplasma wie Zellkerne ihre Lebensfähigkeit beibehalten hatten. Dass ohne jede Spur einer plasmatischen Verbindung die Keimung und Stoffzufuhr aus dem Endosperm in das Scutellum vor sich gehen kann, ergibt sich aus den Versuchen, bei denen auf Endosperme,

deren Embryonen abgetrennt waren, andere Embryonen aufgepfropft wurden. Dabei ergab sich, dass sowohl im Endosperm als auch im Embryo bei der Keimung völlig normale Veränderungen auftraten, und dass die Entwicklung der jungen Pflanze regelmässig verlief. Es war bei diesen Versuchen nicht einmal die Verbindung der Aleuronschicht mit dem Scutellum mehr vorhanden.

Noch unbeantwortet ist die Frage, ob die Plasmodesmen befähigt sind, vor der Keimung die Enzyme aus dem Embryo, wo ihr Hauptsitz zu sein scheint, in die Aleuronszellen und so an die Stärkezellen der Peripherie zu leiten.

In Endospermen sollen die Plasmodesmen als Leitungswege für die lösenden Enzyme oder als Angriffspunkte für membranlösende Enzyme dienen, die dem Embryo die Nahrung zuführen. Meine Untersuchungen stehen dem entgegen - wenigstens, was die letzten Stadien anbelangt -. Ausserdem wurde schon erwähnt, dass eine Stoffüberleitung ohne Plasmodesmen vom Endosperm zum Scutellum bei aufgepfropftem fremden Endosperm möglich ist. Es ist jedoch verständlich, dass eine Diffusion dort, wo Plasmodesmen bestehen, gefördert und erleichtert werden kann.

TANGL (1863) untersuchte *Secale cereale*, *Avena sativa* und *Zea Mays*. Er wandte die Jod-Schwefelsäuremethode an und fand Plasmodesmen in der Aleuronschicht und zwischen Aleuron- und Stärkezellen; seine Angaben über Plasmodesmen in den Stärkezellen selbst wurden von BROWN und MORRIS und von GARDINER bezweifelt. GARDINER hat bei den Aleuronszellen in den Aussenwänden keine Plasmodesmen bemerkt, auch fand er, dass bei der Keimung die Plasmodesmen nicht mehr nachweisbar sind.

Nach meinen Beobachtungen im Endosperm von *Hordeum* und *Triticum* kann ich feststellen, dass wohl Plasmodesmen in den Wänden des Endosperms vorhanden sind, die bis zur Keimung bestehen bleiben, aber zugleich mit der Wasseraufnahme und dem Beginn der hydrolytischen Spaltung verschwinden. Ihre Bedeutung bei diesen Geweben besteht wohl vornehmlich in der Stoffleitung, vielleicht der Enzymleitung in den allerfrühesten Stadien der Keimung.

Im Zusammenhang damit sei über den Inhalt der Zellen des Embryo während der Keimung, besonders dem des Scutellums und seines Epithels berichtet; wenn bei der Keimung die physiologischen Verhältnisse leidlich geklärt erscheinen, so ist es ausserordentlich beachtenswert, wenn mit Hilfe der cytologischen Beobachtungen mehr Licht in diese Vorgänge käme. Am wichtigsten waren die Fragen, welches Organ die Produktion der Enzyme bewirkt und die Nahrungsstoffe aus dem Endosperm saugt, welche Veränderungen im Embryo daraus resultieren, und welche Wege es sind, die zum Transport der Nährstoffe benutzt werden.

Von Untersuchungen früherer Autoren sind zu nennen die von REED (1904), TORREY (1902), GUILLERMOND (1908), WOODCOCK (1914). Sie stellten fest, dass in den Zellen des Zylinderepithels im Ruhezustand kleine Proteinkörner sich befanden, die mit dem Beginn der Secretion verschwanden. Das Chromatin vermehrte sich; die Nukleolen wurden kleiner und lösten sich auf. Der Austritt von Chromatinmaterial aus dem Kern ins Cytoplasma im Zusammenhang mit der Wirksamkeit der Diastase wurde nur von TORREY beobachtet, die übrigen bestreiten diese Möglichkeit. Ich konnte dazu folgendes feststellen: Betrachten wir zunächst das Scutellum im Ruhezustand, so fällt an ihm wegen der ungewöhnlichen Struktur die Oberflächenschicht auf, das sogenannte Zylinderepithel. Es besteht aus einer Schicht langgestreckter zylindrischer Zellen, die mit ihrer schmalen Basis dem Scutellarparenchym aufsitzen und sich gegen das Endosperm zu ausstrecken, das sie mit ihrem entgegengesetzten Ende berühren, ohne in organische Verbindung mit ihm zu treten. Die fast kugelförmig erscheinenden Zellkerne dieser Schicht befinden sich regelmässig im unteren Viertel der Zelle und bilden, im Längsschnitt gesehen, eine gerade Reihe, ja sie liegen fast der unteren, dem Scutellum zugewandten, Schicht an. Ihre Struktur ist ähnlich derjenigen der übrigen Kerne im Embryo. Alle besitzen mehrere - meist zwei - grosse Kernkörperchen, das Kerngerüst weist nur wenig Chromatin auf. Das Cytoplasma der Zellen zeigt an der dem Endosperm zugewandten Seite einige ganz zarte Körnelungen; sonst ist es ziemlich homogen. Vakuolen sind nicht zu erkennen. Tritt durch die Wasseraufnahme eine Aktivierung der Zellen ein, dann bemerkt man zuerst eine Streckung und Vergrösserung an den Zellen des Zylinderepithels nach dem Endosperm zu. Die Enden, die bis dahin eine gerade Linie als Begrenzung gegen das Endosperm bilden,

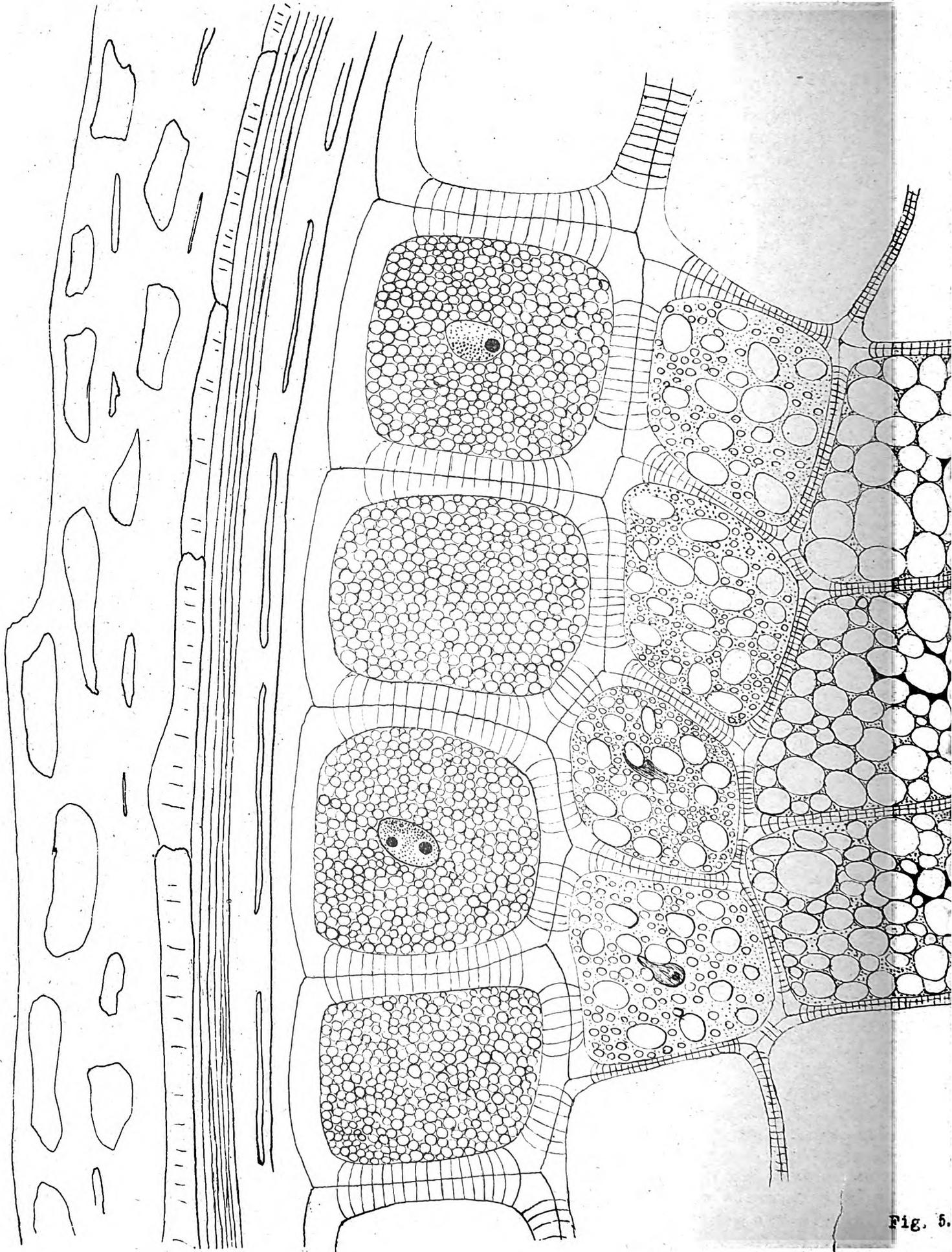
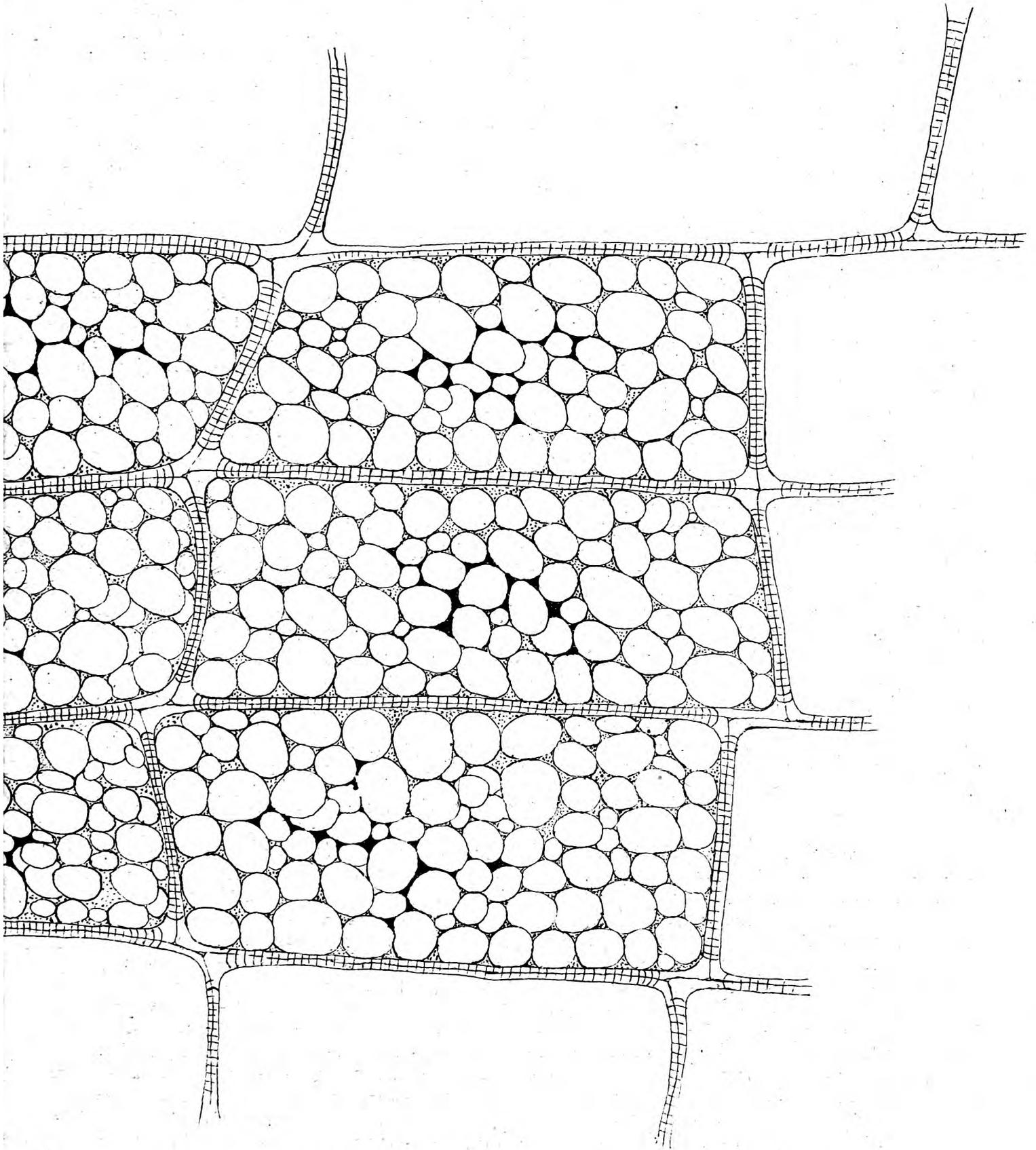


Fig. 5.



runden sich ab und wölben sich in das Endosperm vor. Das Cytoplasma wird am oberen Ende dichter, wenige grössere, rundliche Körner sind darin zu sehen. Ihren Reaktionen nach handelt es sich um Proteinkörner. In der Zellmitte treten kleine Vakuolen auf. Der Kern streckt sich zu ovaler Form und zeigt eine Neigung, nach der Mitte der Zelle zu wandern. Unter ihm bilden sich im Cytoplasma gegen das Parenchym des Scutellums hin mehrere grosse Vakuolen. Im Kern vermehrt sich das Chromatin, während die Kernkörperchen an Grösse abnehmen. Im Verlaufe einiger Tage werden die eben beschriebenen Erscheinungen auffallender. Dann treten im basalen Teile der Zelle neben grossen Vakuolen Proteinkörner auf. Die Kerne gelangen immer mehr in die Mitte und strecken sich ganz beträchtlich; die Kernkörperchen werden kleiner, das Chromatin vermehrt sich. Der Höhepunkt dieser Entwicklung ist etwa 10 bis 12 Tage nach der Keimung erreicht. Danach werden im Cytoplasma die Vakuolen grösser, die Kerne zeigen keine Vakuolen mehr, gehen aus der gestreckten wieder in die Kugelform über, wobei Vakuolen in ihrem Innern auftreten. Schliesslich erscheinen sie als rundliche, homogen gefärbte Körper, einer Längswand der Zelle dicht angeschmiegt. Das Cytoplasma hat sich als dünner Belag an die Zellwand zurückgezogen, den ganzen Innenraum der Zelle nimmt ein grosser Saft Raum ein. Zum Schluss verlieren die Zellen des Epithels ihren ganzen noch vorhandenen Inhalt.

Die gelösten Stoffe, die durch Vermittlung des Epithels dem Embryo zugeführt werden sollen, werden zunächst von den darunter liegenden parenchymatischen Zellen aufgenommen und dann in besonderen Leitungsbahnen dem Embryo zugeführt. Dies sind neben den durch ihre Form sofort auffallenden Schraubentracheiden, die anorganische Stoffe führen, langgestreckte Zellen, die gelöste organische Stoffe weiterleiten. In den letztgenannten, als Kambiformzellen zu bezeichnenden Zellen, lassen sich keine Stärkekörnchen nachweisen. Man muss annehmen, dass diese ähnlich wie in Epithel gelöst werden. Die langgestreckten Zellen sind teilweise zugespitzt, ihre länglichen Kerne liegen in der Mitte. Sie enthalten 2 bis 3 Nukleolen, gleichmässig locker im ganzen Volumen verteiltes Kerngerüst und Chromatinkörnchen, während das Cytoplasma ziemlich dicht und kleinvakuolig ist. Dieses geht ähnliche Veränderungen während der Entwicklung ein wie die Zellen des Epithels. Über den Bau der Kambiformzellen bei *Zea Mays* und *Cox Lacrima* berichtete KUMM (1889). Er fand bei seinen Objekten ähnliche Verhältnisse.

Achtzehn Tage nach Beginn der Keimung ist die Aussaugung des Endosperms beendet; bis dahin bleibt das Scutellum in Tätigkeit. Aber noch 7 - 8 Tage nachher sieht man plasmatische Inhaltsstoffe in den Zellen, besonders in den dem Embryo naheliegenden Parenchymzellen. Die Zellen des Zylinderepithels sind zu dieser Zeit, also 25 Tage nach Beginn der Keimung, so gut wie leer. Nur Spuren von Cytoplasma und Kernen sind hier und da noch zu sehen.

Über die Frage, in welchen Gewebeteilen die Diastasebildung vor sich geht, liessen sich somit keine absolut sicheren Anhaltspunkte gewinnen.

#### ZUSAMMENFASSUNG.

1. Der Embryosack der Gramineen, im besonderen der in der vorliegenden Arbeit untersuchten von *Triticum vulgare* und *Hordeum distichum*, enthält kurz vor der Befruchtung neben dem Eikern und den Synergiden im mikropylaren Teile die verschmolzenen Polkerne. In dem grösseren chalazalen Teile sind Antipoden vorhanden, deren Kernzahl sich vor der Befruchtung stark vermehrt. Nach der Befruchtung des Eikernes und der Vereinigung des zweiten Spermakernes mit den beiden Polkernen beginnt der Embryosack-Plasmaschlauch mit den ersten Endospermkernen in den bisher von den Antipoden ausgefüllten Raum einzudringen. Dann werden die Antipoden verdrängt. Es machen sich in ihnen Veränderungen bemerkbar, die ihre Desorganisation und Auflösung einleiten. In den Nuzelluszellen, die den Antipoden benachbart liegen, verläuft die Zerstörung und Aussaugung des Zellinhaltes etwas anders; nach den in dieser Arbeit niedergelegten Befunden ist es sehr wahrscheinlich, dass sie ernährungsphysiologisch mit den Antipoden eine Einheit bilden und dem wachsenden Endosperm als Nahrungsquelle dienen. Die Auflösung der Antipodenkerne erfolgt unter Auftreten eigentümlicher Erscheinungen, die man als Karyocholose bezeichnet. Die

Vorgänge, die bei der Auflösung der den Antipoden benachbarten Nuzelluszellen zu beobachten sind, sind als Chromato- oder Karyolyse anzusprechen.

2. Nachdem sich die Endospermkerne in dem eine grosse Zentralvakuole einschliessenden Plasmaschlauch stark vermehrt haben, beginnt simultan die Zellwandbildung - gleichzeitig vom Embryo nach der Spitze und von der Bauchseite nach der Furche - unter Entstehung von Phragmoplasten. Diese gruppieren sich immer nur um je einen Kern; jede neugebildete Zelle enthält ursprünglich einen einzigen Kern.

3. Sobald in der peripheren Schicht die Zellmembranen gebildet sind, füllt sich die Zentralvakuole durch weitere Teilungen und verschwindet völlig.

4. In der äusseren, späteren Aleuronschicht hält die Kernteilung am längsten während der Entwicklung an; die Teilungsbilder sind normal. In den inneren Schichten, im späteren Stärkeendosperm, verlieren die Kerne bald ihre Teilungsfähigkeit; es zeigen sich Mehrkernigkeit, Kernverschmelzungen und unregelmässige Kernteilungen, Zeichen beginnender Degeneration der Kerne.

5. Bei der Vollreife der Frucht weisen die Zellkerne des Stärkeendosperms weitere Veränderungen auf. Ihr Inhalt erscheint homogen. Durch das Grösserwerden der eingelagerten dicht gedrängten Stärkekörner sind die Kerne in netzartige Formen gezwängt worden. Ihre Vitalität hat dabei stark abgenommen, jedenfalls besitzen sie nicht die Fähigkeit, bei der Entleerung der Stärke aus dem Endosperm während der Keimung mitzuwirken. Die Auflösung der Stärkekörner erfolgt vielmehr nur durch die Einwirkung der vom Scutellum ausgeschiedenen und durch die Aleuronschicht geleiteten Fermente.

6. Es scheint insbesondere das Zylinderepithel zu sein, welches bei der Keimung die Fermente produziert. Durch dieses werden die aus dem Endosperm kommenden Nährstoffe in den Embryo übergeleitet. Von den bei der Keimung wirksam werdenden Enzymen löst das Zelluloseenzym zuerst die Zellwände der Stärkezellen auf; dann erst greift die Diastase die Stärkekörner an und ruft die bekannten Korrosionserscheinungen hervor.

7. Die Auflösung der Aleuronkörner findet erst statt, nachdem das ganze Stärkeendosperm aufgezehrt ist. Die Aleuronschicht bildet bis dahin einen gewissen Schutz gegen das Eindringen von Bakterien und Pilzen, zumal nur die Verdickungsschichten aufgelöst werden, ihre Primärmembranen jedoch erhalten bleiben.

8. Plasmodesmen lassen sich nachweisen in den Zellwänden zwischen den Aleuronzellen, zwischen der Aleuron- und äusseren Stärkezellenschicht, in den einzelnen Stärkezellwänden und in denen, die Aleuronschicht und Scutellum trennen. Sie fehlen in den Aussenwänden der Aleuronschicht und an der Berührungsstelle des Scutellums mit dem Stärkeendosperm. Ob die vorhandenen bei der Keimung resorbiert oder eingezogen wurden, liess sich nicht feststellen. Mit Sicherheit waren Plasmodesmen mit Hilfe der angegebenen Methode im Scutellarparenchym und Embryo nicht nachzuweisen.

9. Bei den Zellkernen und dem Cytoplasma des Zylinderepithels vom Scutellum zeigen sich beim Fortschreiten der Keimung folgende Veränderungen: Die Kerne wandern nach dem Ende der Zelle, das an das Endosperm grenzt, und strecken sich. Im Innern der Kerne erfolgt eine Vermehrung des Chromatins und eine Verkleinerung der Nukleolen. Das Cytoplasma erscheint im Ruhezustand homogen, zunächst kleinvakuolig. Im aktiven Stadium vergrössern sich die Vakuolen am basalen und apikalen Ende, Körnelungen treten auf. Langsam vermehren sich die Vakuolen, die Körnchen verschwinden, bis gegen Ende der Tätigkeit eine grosse Vakuole die Zelle erfüllt. Der Kern wandert langsam nach einer Seitenwand, rundet sich ab und geht allmählich zu Grunde.

10. Als Leitungswege der gelösten organischen Stoffe innerhalb des Scutellums dienen länglich gestreckte, mit dichtem plasmatischem Inhalt erfüllte Zellen - Kambiformzellen -, die nach Form und Inhalt den Zellen des Zylinderepithels ähneln, und deren Kerne und Plasma bei den Keimungsvorgängen fast dieselben Veränderungen aufweisen wie diese.

#### ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

Fig. 1. Antipodenkerne von *Triticum* in Desorganisation begriffen. Fixierung: FLEMMINGSches Gemisch. Färbung: Eisenhymatoxylin. Ok. 5. Obj. 1/12. Oelimm. Tub. 170mm.

Fig. 2. Phragmoplastenbildung bei *Triticum*. Fixierung: JUEL II. Färbung: Dreifachfärbung. Ok. 4. Obj. 1/16. Oelimm. Tub. 170 mm.

Fig. 3. Alternder Kern des Stärkeendosperms von *Hordeum*. Fixierung: CARNOY. Färbung: Eisenhämatoxylin. Ok. 4. Obj. 1/12. Oelimm. Tub. 170 mm.

Fig. 4. Endospermkern aus einem völlig reifen Kern von *Triticum*. Fixierung: JUEL II. Färbung: Eisenhämatoxylin. Ok. 4. Obj. 1/12. Oelimm. Tub. 170 mm.

Fig. 5. Übersichtsbild der Plasmodemesmenverteilung im Weizenendosperm.

#### BENUTZTE LITERATUR.

- I. ARNOLD, PEKLOs Hypothese über den mykogenen Ursprung der Aleuronkörner. Acta Botanica Inst. Bot. R. Univ. Zagreb I, p.32 ff 1925. - J. BEAUVÉRIE, a) Evolution des corpuscules métachromatiques des graines pendant la germination. Compt. Rend. Bd. 145 (1907) p.1345 ff. b) Evolution de la protéine, des cristalloïdes et du noyau dans les graines au cours de la germination. Soc. Biol. 1906, Bd. 61, p.376; 556 ff. c) Observations sur la formation des graines d'aleurone pendant la maturation de la graine. Ann. Sc. Nat. 1908 (9) Bd. 8, p.147 ff. - R. BEER und A. ARBER, On the occurrence of binucleate and multinucleate cells in growing tissues. Ann. of Bot. 1915 Bd. 29 p. 597 ff. - G. BERTHOLD, Studien über die Protoplasma-mechanik, Diss. Leipzig 1886. - W. W. BRENCHLEY, On the strength and the development of the grains of wheat (*Triticum vulgare*), Ann. of Bot. 1909 B. 23 p.117 ff. Tafel 8 - 9. - W. H. BROWN und W. ESCOMBE, On the depletion of the endosperm of *Hordeum vulgare* during germination. Trans. Guinness. Research. Lab. 1903, Bd. I, Teil 1, p.123 ff. - W. H. BROWN und J. MORRIS, Researches on germination of some of the Gramineae. Journ. of the Chemical Soc. 1890 Bd 57 p. 458 ff. - D. BRUSCHI, Researches on the vitality and selfdigestion of the endosperm of some Gramineae. Ann. of Bot. 1908 Bd 22 p. 435 ff. - J. BUDER, Studien an *Laburnum Adami*, Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 1911, V. Heft 4. - D. COURT, a) On the use of antiseptics in autolysis of animal and vegetable matter. Proc. of the Edinb. Soc. 1895, Bd. 32 p.252 ff. b) Enzymatic autolysis in germinating seeds. Proc. of the Edinb. Soc. Bd. 34 p.113 ff. - A. ERNST und K. BERNARD, Entwicklungsgeschichte des Embryosackes von *Burmannia candida* Engl. und *Burmannia Championi* Thr., Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg, 1922, Bd. 25, II. Serie, p.13 ff, 10 Tafeln. - A. ERNST, Embryobildung bei *Balanophora*, Flora 1914 Bd. 106, p.129 ff. - N. L. GARDINER, a) On the continuity of the Protoplasm through the walls of vegetable cell. Philos. Transact. of the Royal Soc. 1883, Bd. 174, p.817. b) Methods for the demonstration of connecting threads in the cell wall. Proc. of the Cambridge Phil. Soc. 1898, Bd. 9, p.504. c) The genesis and development of the wall and connecting threads in the plant cell. Proc. of the Royal Soc. 1900, Bd. 66, p.186. - C. GOLINSKI, Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Andrözeums und des Gynäzeums der Gräser. Bot. Zentralbl. 1893, Bd. 55, p.117, 65-72, 129-135. - M. GORDON, The development of endosperm in cereals. Proc. of the Royal Soc. of Victoria 1922, Bd. 34 New Serie. - N. GUIGNARD, Sur l'origine du sac embryonnaire et la rôle des antipodes. Bull. de la Soc. Bot. de la France, 1881, Bd. 28. - A. GUILLIERMOND, a) Nouvelles recherches sur la cytologie des graines de graminées. Compt. Rend. de l'Acad. des Sciences, Paris 1907, Bd. 145, p.272 ff. b) Recherches cytologiques sur la germination de quelques graminées et contribution à l'étude des graines d'aleurone. Arch. d'anat. microscop. 1908, Bd. 10, p.141-226, Tafeln 4 - 7. - G. HABERLANDT, Zur Physiologie der Zellteilung, 3. Mittlg. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Berlin, 1919, p.341, 8 Figuren. - A. HILL, The distribution and character of connecting threads in the tissues of *Pinus silvestris* and other allied species. Proc. of the Royal Soc. of London, 1901, Bd. 67, p.437 ff. - H. A. HUSS, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden, Bot. Zentr. Blatt, Beihefte, 1906, Bd. 20. - F. KIENITZ-GERLOFF, a) Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebelementen in der Pflanze, Bot. Zeitg, 1891, S.1. b) Neue Studien über Plasmodemesmen, Ber. d. Dt. Bot. Ges. 1902, Bd. 20, p.93. - F. G. KOHL, Zur Physiologie des Zellkerns, Bot. Zentr. Blatt, 1907, Bd. 72. - M. KOERNICKE, Untersuchung über die Entstehung und Ent-

wicklung der Sexualorgane von *Triticum*, mit besonderer Berücksichtigung der Kernteilungen, Verhdl.d.Nat.hist.Ver.d.preuss.Rheinld.,Westfalens u.d.Reg.Bez. Osna-brück, 1896, Jg. 53. - E. KÜSTER, Über die Verschmelzung nackter Protoplasmen, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1909, Bd. 27, p.589-598. - O. W. KOEPPEN, Über das Verhalten des Zellkerns im ruhenden Samen, Diss. Jena, 1887. - F. KUHLA, Die Plasma-verbindingen bei *Viscum album*, Bot. Zeitg. 1900, Bd. 3, Heft 1, p.29 ff. - K. LÖT-SCHER, Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage, Flora, 1905, Bd. 94. - F. KUMM, Zur Anatomie der Keimblätter bei *Zea Mays*, Diss. Berlin, 1889. - H. LUNDEGARDH, Zelle und Cytoplasma, Hdb.d.Planz.Anatomie, 1921/22, I. Teil, 2. Bd. - M. O. MALTE, On cellkärnans byggnadhos Euphorbeaceerna, Bot.No-tiser, 1908, p.75-87, 14 Fig. - A. MEYER, a) Untersuchungen über die Stärkekörner, Bot.Zeitschr. 1881, p.841 ff. b) Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologi-scher und biologischer Beziehung, Beitr.z.Kenntnis des Chlorophyllkorns der An-giospermen, Leipzig, 1883. c) Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere, 1920, I. Teil, S.629, 205 Fig., Jena. - D. M. MOTTIER, On certain plastids with special reference to the protein-bodies of *Zea Mays*, *Ricinus* u. *Conopholis*, Ann. of Bot. 1921, Bd. 35, p.349-364. - M. NAKAC, Cytological studies on the nuklear division of the pollen-mothercells of some cereals and their hybrids, Journ.coll.agricult. Tokoku Imp. Univers. Sapore, 1911, Bd. 4, p.3 p.173-190, Tafel 10-14. - B. NEMEC, Das Problem der Befruchtungsvorgänge, 1910, p.96 ff. - B. NEMEC, Über Degeneration der Zellkerne, Bull. Int. Acad. Science, Bohême, 1910, Sep. 8 Seiten, 1 Tafel. - F. NETOLITZKY, Anatomische Beobachtungen an Cerealienfrüchten, Oesterr.Bot.Zeitschr. 1914, Bd.64, p.268 ff. - Th. OSBORNE, A collection of pa-pers on proteid consistents of several seeds, New Haven Con. 1890/91. - J. PEKLO, Über die Zusammensetzung der sogenannten Aleuronschicht, Ber.d.Deutsch. Bot. Ges. 1913, Bd. 31, p.370-384. - Th. PETERS, Untersuchungen über den Zellkern in den Samen während ihrer Entwicklung, Ruhe und Keimung, Diss.Rostock, 1891. - M. RACI-BORSKI, Zur Morphologie des Zellkerns der keimenden Samen, Anzeiger d.Akad.der Wissenschaften, Krakau, 1893. - H. S. REED, A study of the enzyme-secreting cells in the seedlings of *Zea Mays* and *Phoenix dactylifera*, Ann. of Bot. 1904, Bd.18, p. 267-287, Tafel 20. - F. REINITZER, Zeitschr.f.physikalische Chemie, 189, Bd.23, p.175. - F. ROSEN, Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben, COHNS Beitr.z.Biologie d.Pflanzen, 1896, Bd. 7, p.225-312, Tafel 3-5. - E. RUSSOW, Über den Zusammenhang der Protoplasmakörper benachbarter Zellen, Sitzg. Ber. der naturf. Ges. Dorpat, 1883, p.562 ff. - A. E. SCHADOWSKY, Der antipodale Apparat bei Gramineen, Flora, 1926, Bd.20, (neue Folge) p.344-370. - A. F. W. SCHIMPER, Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper, Bot.Zeitg. 1883, Bd. 41, Tafel 1. - K. SCHNAPF, Über die Samenentwicklung einiger Gramineen, Oesterr. Bot. Zeitschr. 1926, p.105 ff. - P. SCHÜRHOFF, Das Verhalten des Kernes im Wundgewebe, Beihefte z.Bot.Zentr.Blatt, 1906, Abt.I, Bd. 19, p.359 ff, Tafel 9. - M. STOWARD, On endospermic respiration in certain seeds, Ann. of Bot. 1908, Bd. 22, p.415 ff. - E. STRASBURGER, a) Über Befruchtung und Zellteilung, Jenaische Zeitschr.f.Naturwiss. 1878, Bd.11, p.435-536. b) Die Angiospermen und die Gymnos-permen, Jena 1879. - E. STRASBURGER, Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen, Jb.f.wiss.Bot., 1901, Bd. 36, p.430 ff. - E. STRASBURGER und M. KOERNICKE, Das bo-tanische Praktikum, 7. Aufl. Jena, 1923. - E. TANGL, a) Studien über das Endosperm einiger Gramineen, Sitz.Ber.der K.Akad.d.Wiss. zu Wien, 1885, Math.nat.wiss.Klasse 92, B. p.Abth. b) Zur Lehre von der Kontinuität des Protoplasmas im Pflanzengewe-be, Sitz.Ber.d.K.Akad.d.Wiss.zu Wien, 1885, Math.nat.wiss.Klasse 92, Bd.90, p.10-38. - G. TISCHLER, Untersuchungen über die Entwicklung des Endosperms und der Samen-schale von *Corydalis cava*, Verhdlg.d. naturhist. med. Ver. zu Heidelberg, 1900, neue Folge, Bd.6, p.361-380, Tafel 8-9. - G. TISCHLER, Über eine merkwürdige Wachs-tumserscheinung in den Samenanlagen von *Cytisus Adami* Potr. Ber.d.Dt.Bot.Ges. 1903, Ges.Bd.21, p.82-89, Tafel 5. - G. TISCHLER, Allgemeine Pflanzenkaryologie, Hdb.d. Pflanzenanatomie, 1922/23, I, I. - J. C. TORREY, Cytological changes accompanying the secretion of diastase, Bull. TORREY Bot.Club. 1902, Bd.29, p.421-435, Tafel 10-13. - A. TRÖNDLE, Eine neue Methode zur Darstellung der Plasmodemen, Verh.d. schweiz.naturf.Ges. 1913, Bd.44, 2.Teil, p.214. - V. VOUK, Über den plastidogenen

Ursprung der Aleuronkörner, Acta bot. Inst. Bot. R. Univ. Zagreb, 1925, I. p. 37 ff. - E. F. WOODCOCK, Observations on the development and germination of the seed in certain Polygonaceae. Americ. Journ. of Bot. 1914, Bd. 1, p. 454 ff. - A. ZIMMERMANN, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns, - eine kritische Literaturstudie, Jena 1896.

#### ABSTRACT.

The embryo sack of the Gramineae, especially that of *Triticum vulgare* and *Hordeum distichum*, examined in the work in question, contains shortly before the fertilisation, besides the egg nucleus and the synergides in the micropylare part, the fused polar nuclea. In the larger chalazale part there are antipodes whose number of nuclea increased strongly before the fertilisation. After the fertilisation of the egg nucleus and the junction of the second sperm nucleus with the two polar nuclea, the embryo sack-plasma tube with the first endosperm nuclea begin to force their way into the room, so long occupied by the antipodes. Then the antipodes are turned out. Changes become perceptible introductory to their desorganisation and consumation. In the nucellus-cells being near the antipodes, the course of destruction and exhaustion is somewhat different; according to the results of this work it is probable that they nutrient physiologically, from a unit with the antipodes and serve as nutrient medium to the growing endosperm. The dissolution of the antipode nuclea happens under peculiar appearances which are termed karyocholose. The events which are to be observed during the dissolution of the nucellus-cells neighbouring to the antipodes, are to be termed chromato-karyolose.

After the endosperm nuclea have increased considerably in the plasma tube which encloses a large vacuole, there begins simultaneously the formation of the cell wall, at the same time from the embryo to the apex, and from the ventral side to the suture during formation of phragmoplastes. These always group around one nucleus only; each newly formed cell originally only contains one single nucleus.

As soon as the cell membranes have been formed in the periphery layer, the central vacuole is filled by means of further division and disappears altogether.

The division of the nuclea for the longest time during the development continues in the outer layer, later on the aleuron layer; the appearances are normal. In the inner layers, later the starchy endosperm, the nuclea soon lose their ability of division, there appears a formation of large numbers of grains, a fusion of grains, and irregular divisions, a sign of beginning degeneration of the nuclei.

When the fruit is fully matured the nuclei of the starchy endosperm show further changes. Their contents appear homogenous. The nuclei have been forced by the growing of the inclosed and starchy grains into a kind of network forms. Thereby their vitality has been strongly diminished, at all events they do not have the ability to cooperate in the removal of the starch from the endosperm during the germination.

The dissolution of the starch grains on the contrary occurs only through the influence of the ferments which have been separated by the scutellum and conducted through the aleuron layer.

It seems to be especially the cylinderepithel which produces the ferments during germination. This leads the nutrient material coming from the endosperm into the embryo. Of the enzymes, active in the germination, the cellulose-enzyme firstly dissolves the cell walls of the starch cells; after this the diastase attacks the starchy grains and causes the well known corrosion appearances.

The dissolution of the aleuron grains does not happen before the whole starchy endosperm has been consumed. Until then the aleuron layer serves as a certain protection against the intruding of bacteria and fungi, particularly so, as only the thickened layers become dissolved, while the primary membranes are preserved.

Plasmodesm have been proved in the cell wall between the aleuron cells, between the aleuron and the primary starch cell layer, in the single starch cell walls and in those which separate the aleuron layer and the scutellum. They are missing in the primary walls in the aleuron layer, and on the point where the scutellum meets the starch endosperm. It was not possible to be certain whether they were resorbed

in the germination. Plasmodesm could not be determined in the scutellar parenchym with aid of the stated method.

In the nuclei and the cytoplasm of the cylinder-epithel of the scutellum, the following changes appear during the proceeding germination: the grains move to the end of the cell near the endosperm and stretch. Inside the grains follows an increase of the chromatin and a decrease of the nucleoles. The cytoplasm appears homogenous in a state of repose, at first small vacuole. In the active stage the vacuoles increase on the basal and apical end, and granulations appear. Slowly the vacuoles increase, the grains disappear, till towards the end of activity the cell is filled out by a large vacuole. The nucleus slowly moves to a side wall, rounds off, and gradually perishes. Oblong stretched cells, filled with a dense plasmatic content, - kambiform cells - which are similar as to kind and form to the cylinder-epithel, and whose grains and plasma show nearly the same changes during the process of germination as these, serve as conducting ways of the dissolved organic material within the scutellum.

## Ueber Unterschiede im Chemismus

der Trennungsgewebe bei periodischem und Frostlaubfall  
nebst einer Klassifizierung der pflanzlichen  
Trennungsmechanismen überhaupt.

Von HANS PFEIFFER (Bremen)

Nach den übereinstimmenden Angaben von WIESNER, MOLISCH, TISON, VOLKENS, SORAUER, JOST, LOEWL, BAESECKE, KÜSTER u.a. (vergl. auch PFEIFFER 1927!) ist das Trennungsgewebe bei periodischem oder Herbstlaubfall aus lebenden Elementen aufgebaut, während zufolge WIESNER (1905, 55) bei eintretendem Frostlaubfall das Protoplasma der Trennungszellen oft durch Erfrieren getötet ist. Indem in beiden Fällen der Abstoß der Blätter erfolgt, ergibt sich die Frage, in welcher Weise beide Male derselbe Effekt erzielt wird. Nach WIESNER soll der Frostlaubfall auf dem Auftreten von Säuren im Lumen der Trennungszellen beruhen und daraus resultieren, dass die Säure durch Diffusion zu den Mittellamellen der Zellen gelangt und durch die Lyse der Membranen das Gewebe zum Zerfall in die einzelnen Elemente bringt (vergl. KÜSTER 1925, 364!). Im übrigen erfolgt die Separation nach WIESNER auch durch solche Momente, die auch den normalen (periodischen) Blattfall kennzeichnen: Spannungsunterschiede zwischen den eingetrockneten Elementen der Trennungsschicht und denen des weiter turgeszierenden Stumpfes; mechanische Ablösung in der gleich der Spreite abgestorbenen Trennungsebene usw. Bei der normalen Entblätterung nimmt die Literatur die Mitwirkung einer Mazeration durch Säuremoleküle nicht an. Da WIESNER (1905, 60) seine Ausführungen nur als vorläufige Mitteilung gewertet wissen will, schien mir eine Nachuntersuchung des Blattfalles durch Frost oder als Abschluss der Vegetationsperiode im Herbst wünschenswert.

Gleichzeitig soll hier eine Übersicht über die vorkommenden Trennungsmechanismen der Pflanzen versucht werden. Es ist bereits von MUEHLDORF (1925, 27) erörtert worden, wie bis auf WIESNER (1871) der energetische Effekt im Mechanismus so sehr mit der Beschreibung des anatomischen Bauplanes vereinigt worden ist, dass keine klare Systematisierung erzielt werden konnte, und wie in der Folge die Verwendung mehrerer Einteilungsprinzipien zu gleicher Zeit zu der logisch unrichtigen Koordinierung des Rundzellen- (MOHL 1860), Mazerations- (WIESNER 1871, KUBART 1906), Turgenszens- (WIESNER), Hartzellen- (BRETTFELD 1879, MOLISCH 1886) und Auflösmechanismus (van TIEGHEM und GUIGNARD 1882, TISON 1900), eventuell

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1927

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Guenther Ortwin

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Getreideendosperma und seines Verhaltens bei der Keimung 299-319](#)