

Die Zellkernkrystalloide von *Alectorolophus*.

Ein Beitrag zur Kenntnis der physiologischen Bedeutung
dieser Kerninhaltskörper.

Von

Adolf Sperlich.

Mit 4 Tafeln.

Vorbemerkungen.

Die Massen krystallisierten Eiweißes, die verhältnismäßig häufig bald innerhalb der Zellkerne, bald in den Chromatophoren oder frei im Plasma und im Zellsafte gefunden werden, faßt man jetzt allgemein als Reservestoffe, die je nach Bedarf in den Stoffwechsel der Pflanze wieder einbezogen werden, auf.¹⁾ Es sind die Experimente Leitgeb's, die Beobachtungen Zimmermann's, die letzten Untersuchungen über das Vorkommen der genannten Gebilde bei *Lathraea* von Heinricher und ganz besonders die Versuche Stock's, die zu dieser Auffassung führten.²⁾ Neben den erwähnten Forschern haben sich noch andere entweder direkt mit dem Gegenstande beschäftigt oder gelegentlich anderweitiger Untersuchungen des Vorkommens von krystallisiertem Eiweiß Erwähnung getan. Eine Aufzählung aller dieser Arbeiten erscheint mir überflüssig, da auf Veröffentlichungen hingewiesen werden kann, in welchen sich die einschlägige Literatur bald mehr bald weniger vollständig angegeben findet, die Arbeiten von Zimmermann, Stock, Amadei und Bambeke.³⁾

¹⁾ Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. III. Auflage. Leipzig 1904. S. 373.

²⁾ Leitgeb, Krystalloide in Zellkernen. (Mitteilungen des botan. Instit. zu Graz. Heft 1. 1887.)

Zimmermann, Beiträge zur Morphol. u. Physiolog. der Pflanzenzelle. Heft 1. Tübingen 1890. S. 54 ff. und Heft 2. 1891. S. 112 ff.

Heinricher, Über die Arten des Vorkommens von Eiweißkrystallen bei *Lathraea* und die Verbreitung derselben in ihren Organen und deren Geweben. (Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. XXXV. Heft 1.)

Stock, Ein Beitrag zur Kenntnis der Proteinkrystalle. (Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. VI. Breslau 1892.)

³⁾ Zimmermann, a. a. O. und: Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Eine kritische Literaturstudie. Jena 1896. S. 44—47.

Stock, a. a. O. S. 7—10 des Separatabdruckes.

Lernen wir durch die Einsichtnahme in die ziemlich umfangreiche Literatur zunächst die Tatsache kennen, daß Eiweißkrystalle in vielen Verwandtschaftskreisen des Pflanzenreiches¹⁾ sehr verbreitet sind, so ist es vor allem die schon genannte Arbeit Heinricher's, die uns über die Verbreitung dieser Inhaltskörper in den Organen und Geweben einer Pflanze unterrichtet. Heinricher weist die Eiweißkrystalle des Zellkernes und die bei *Lathraea* von ihm entdeckten freien Plasmakrystalle in allen Organen und in nahezu allen Geweben nach, für viele Zellen wird die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens ausgesprochen. Von Bedeutung für die Rolle, welche die Eiweißkrystalle im Haushalte der Pflanze spielen, ist ihr Auftreten „in nächster Nähe des Vegetationspunktes, in den unausgewachsenen jugendlichen Organen dieses und der Keimpflanzen, ihr stetes Vorkommen in den lebenskräftigsten Perioden der Stamm- und Blattgebilde.“²⁾ Das weitere Schicksal der nachgewiesenen Krystalle konnte indes Heinricher nicht verfolgen, *Lathraea* ist „mit ihrer unterirdischen Lebensweise und bei den Schwierigkeiten, welche ihre Aufzucht bietet,“ hierzu kein geeignetes Objekt. „Doch haben wir,“ schreibt Heinricher³⁾ weiter, „in dem Vorkommen der Zellkern-Eiweißkrystalle, in wie es scheint allen halbparasitischen grünen *Rhinanthaceen* die Möglichkeit gegeben, durch variierte Kultur zur Lösung dieser Frage mehr minder entscheidend beizutragen. Eine derartige Untersuchung ist in meinem Institute in Angriff genommen.“

Wie Heinricher an anderer Stelle⁴⁾ mitteilt, ist diese angekündigte Untersuchung nicht zur Veröffentlichung gelangt.

Durch meine Arbeit über die Saugorgane der grünen *Rhinanthaceen*⁵⁾ wurde ich auf den Gegenstand gelenkt und begrüßte es mit großer Freude, als sich Prof. Heinricher damit einverstanden erklärte, daß ich erneute Untersuchungen über die Eiweißkrystalle bei *Alectorolophus* durchführe.

Vor allem mußte die Untersuchung, um eine möglichst genaue Kenntnis vom Schicksale der Krystalloide in den einzelnen Geweben zu gewinnen, eine sehr ausgedehnte sein. Es wurden von der Keimung bis zur Samenreife alle Entwicklungsstadien sämtlicher Organe der normal ernährten Pflanze zu Präparaten verarbeitet.

Amadei, Über spindelförmige Eiweißkörper in der Familie der Balsamineen. (Botan. Centralbl. Bd. LXXIII. 1898.)

Van Bambeke, Le mycélium de *Lepiota meleagris* (Sow.) Sacc. (*Coccobotrys xylophilus* [Fr.] Boud. et Pat.), (Mémoires de l'acad. Royale des sciences, des lettres et des beaux arts de Belgique. Tom. LIV. 1902. S. 11—16 des Separatabdruckes).

¹⁾ Daß diese Gebilde auch dem Tierreiche nicht fehlen, ist bekannt. Vergl. Zimmermann, Morphol. u. Physiol. des pflanzl. Zellkerns. S. 44. Bambeke, a. a. O. S. 11 ff.

²⁾ Heinricher, a. a. O. S. 37 und 38.

³⁾ A. a. O. S. 38.

⁴⁾ Die grünen Halbschmarotzer. IV. (Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. XXXVII. Heft 2. S. 285. Fußnote.)

⁵⁾ Beiträge zur Kenntnis der Inhaltsstoffe in den Saugorganen der grünen *Rhinanthaceen*. (Botan. Centralblatt. Beihefte. Bd. XI. Heft 7. 1902.)

Dazu kamen Individuen, die in Dichtsaat ohne Beigabe einer anderen Pflanzenart als Wirt gezogen wurden, und vollkommen autotrophe Exemplare. Endlich wurde auch versucht, den Halbschmarotzer selbständig in Nährlösung zu kultivieren, um auch die Produkte dieser Kultur in die Untersuchung einzubeziehen. Ein solcher Versuch gelang, wie später näher ausgeführt werden soll. Gearbeitet wurde vorzüglich mit *Alectorolophus Alectorolophus* (Scop.) Stern., meist jedoch auch eine zweite Art, *Alectorolophus subalpinus* Stern. mituntersucht.

Über die Behandlung der mit Hilfe des Mikrotoms gewonnenen zahllosen Schnitte brauche ich nicht viel mitzuteilen. Es wurde die von Zimmermann¹⁾ angegebene Methode angewendet: Fixierung des Materials mit Sublimat-Alkohol, Vorfärbung der zur Paraffineinbettung hergestellten Organstücke mit Delafield'schem Hämatoxylin, Färbung der Mikrotomschnitte mit Säurefuchsin. Von der einfachen Säurefuchsinfärbung ohne Vorfärbung mit Hämatoxylin wurde fast durchwegs abgesehen, da die Erfahrung lehrte, daß die Doppelfärbung besonders in Geweben, die zumeist in Teilung begriffene Zellen enthalten, allein imstande ist, eine gute, einwandfreie Differenzierung der verschiedenen, geformten Inhaltskörper des Kernes zu geben. In derart behandelten Schnitten erscheinen, wie schon Zimmermann²⁾ mitgeteilt hat, die Krystalloidmassen leuchtend rot, die Nukleolen purpurn oder violett, die übrigen Kernbestandteile blau.

Ich will gleich hier feststellen, daß sich die ganze Arbeit lediglich auf Krystalloide der Zellkerne bezieht. In anderen Zellbestandteilen gelagerte Eiweißkrystalle wurden im ganzen verarbeiteten Materiale durchwegs vermißt. Damit soll nicht gesagt sein, daß anderswo als im Zellkerne eingeschlossene Eiweißkrystalle durchaus fehlen;³⁾ dies gilt besonders rücksichtlich der Chromatophorenkrystalle, die ja nach Zimmermann⁴⁾ durch eine andere Behandlung der Schnitte nachgewiesen werden.

Für die bildliche Darstellung der Zellkerne wählte ich den mikrophotographischen Weg, da jede zeichnerische Wiedergabe dieser Verhältnisse mehr minder Phantasieprodukt ist. Freilich geben die Photogramme nichts von der schönen Farbendifferenzierung, die das Auge wahrnimmt, und stets nur eine optische Ebene, von den vielen, die bei den angewendeten starken Vergrößerungen durch den Zellkern gelegt werden können. Diese Nachteile habe ich durch eine möglichst genaue Tafelerklärung wenigstens teilweise zu beheben versucht.

¹⁾ Beiträge zur Morpholog. und Physiolog. der Pflanzenzelle. Heft II. S. 133 ff.

²⁾ A. a. O. S. 120 u. 121.

³⁾ Nach einer Notiz Heinricher's (Über die Arten des Vorkommens usw. S. 44) fand Bode im Plasma der Zellen des Keimlings stäbchenförmige Eiweißkrystalle; diesen Befund konnte ich nicht bestätigen.

⁴⁾ Beiträge zur Morph. und Physiolog. der Pflanzenzelle. Heft II. S. 144 ff.

Dank weiß ich an dieser Stelle meinem Lehrer, Prof. Heinricher, für mannigfaltige Unterstützung, Dank meinem Freunde, Privatdoz. Wagner, für die Einführung in die Technik der Mikrophotographie und für die Hilfe bei vielen photographischen Aufnahmen.

Über Entstehung und Auflösung der Krystalloide im Zellkerne.

Nach Zimmermann¹⁾ und Bambeke²⁾ scheint die Entstehung der Krystalloide nicht überall gleich vor sich zu gehen. Bald resultieren sie aus der Fusion von noch nicht krystallisierten rundlichen Kerninhaltskörpern, die übrigens die gleichen Reaktionen aufweisen, wie die Krystalle; auf diese Weise entstehen z. B. nach Zimmermanns³⁾ Angabe und Zeichnung die Kernkrystalle im Blatte von *Polypodium ireoides*. Borzi⁴⁾ sieht die Krystalloide bei *Convolvulus* im Innern von Eiweißvakuolen auftreten. Bei den von Stock⁵⁾ untersuchten Arten sind die Eiweißmassen im Zellkerne sofort bei ihrer Entstehung von krystalliner Gestalt.

Auch ich trachtete, mich über die Entstehungsweise der Kernkrystalle bei *Alectorolophus* zu unterrichten. Zu diesem Zwecke wurden zunächst junge Organe, die Vegetationspunkte und Keimpflanzen der Untersuchung unterzogen. Was ich hier sehen konnte, deckt sich vollkommen mit den von Stock angegebenen Verhältnissen. In den mit Hämatoxylin und Säurefuchsin gefärbten Schnitten durch die genannten Entwicklungsstadien und Regionen der Pflanze heben sich die großen violetten Nukleolen und die leuchtend roten Eiweißmassen vom übrigen blaugefärbten, dichten Kerninhalt ab. Wenn die roten Körper eine Größe erreicht haben, die dem Auge eine Verfolgung ihrer Umrisse gestattet, so kann in den meisten Fällen zweifellos die krystalline Form festgestellt werden; Krystalloidmassen, die unter 2 μ Durchmesser haben, entziehen sich einer genauen Beurteilung ihrer Gestalt.

Untersucht man aber Kerne in nahezu vollständig ausgestalteten Geweben, etwa der tiefer gelegenen Partien der Sproßvegetationspitze, so werden die Bilder deutlicher und klarer. In vielen Fällen bemerkt man, wie die nunmehr meist deutlich ihre Gestalt zeigenden Krystalle einzeln oder in Mehrzahl in einer durch eine scharfe Kontur vom übrigen Kernraume getrennten Höhlung liegen. Daß die Umgebung der Krystalle im Zellkerne sich anders als die übrige Masse des Kernes zeigt, ist schon früheren Forschern nicht entgangen, wie aus den Zeichnungen hervorgeht, welche krystallführende Kerne darstellen. Betrachten wir die den genannten

¹⁾ Zimmermann, Die Morpholog. und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. S. 46.

²⁾ Bambeke, Le mycélium de *Lepiota meleagris*. S. 14—15.

³⁾ Zimmermann, Beiträge zur Morph. und Physiol. der Pflanzenzelle. Heft 1. S. 66—68 und Tafel II, Fig. 30—35.

⁴⁾ Borzi, Sui cristalloidi nucleari di *Convolvulus*. (Contrib. alla biol. e fisiol. vegetale. Vol. I. 1894 (zitiert nach Zimmermann).

⁵⁾ Stock, a. a. O. S. 13—14.

Arbeiten Zimmermann's und Stock's beiliegenden Tafeln, so sehen wir häufig, daß die das Kerngerüst darstellende Punktierung in der Umgebung der Krystalle ausläßt, daß die Krystalle in einem weiß gelassenen Hofe liegen. Eine scharfe Begrenzung dieses Hofes, die nach meinen Beobachtungen tatsächlich existiert, lassen diese Darstellungen meist vermissen.

Besonders leicht sichtbar wird die Grenzkontur des Hohlraumes, wenn die Krystalloide sich in Auflösung befinden oder ganz herausgelöst sind. Man vergleiche den in der linken Hälfte von Fig. 5 a auf Tafel 3 dargestellten Kern. Die Krystallreste¹⁾ liegen in einer gegen die übrige Kernmasse scharf umgrenzten Höhlung. Ebenso zeigen die in Fig. 10 b und 15 derselben Tafel dargestellten Kerne, aus denen die Krystalle vollständig verschwunden sind, die scharfen Grenzen des Hohlraumes. Ein Kern in Figur 10 b weist zwei Hohlräume auf, andere Kerne aus meinen Präparaten zeigen sogar über zwei.

Die Kontur des Hohlraumes gibt auch häufig die Gestalt des ursprünglich darin vorhandenen Krystalls oder der Krystallgruppe getreu wieder. Betrachten wir den in der linken Hälfte von Fig. 5 b auf Tafel 3 befindlichen Kern, so sehen wir das eben Mitgeteilte gut dargestellt. Hier ist die Krystallgruppe noch nicht ganz gelöst, Fig. 14 derselben Tafel zeigt uns einen Kern mit vollständig gelöster Krystallgruppe, Fig. 8 in der rechten Hälfte den Raum eines gelösten Einzelkrystalls. Diese Bilder erinnern ganz an das Plasmahäutchen, welches man nach künstlicher Auflösung der Kalkkrystalle in vielen Geweben beobachten kann. Die scharfe Abgrenzung des Hohlraumes, in welchem die Massen krystallisierten Eiweißes liegen, gegen die übrige Kernsubstanz ist nicht ein Produkt der Fixierung, denn schon Leitgeb²⁾ stellt die Existenz dieses „Hüllhäutchens“ an lebendem Materiale fest.

Wenn nun die ausgebildeten Krystalloide in einem durch ein deutlich erkenntliches Häutchen abgegrenzten Hohlraume des Kernes liegen, und auch die Stadien der Auflösung in diesem Hohlraume zu verfolgen sind, so liegt der Gedanke nahe, daß die Bildung der Krystalloide tatsächlich in Vakuolen des Kernes vor sich geht. Dieser Vorgang ist aber jedenfalls nicht gleichverlaufend wie der Prozeß, den Wakker und Werminski³⁾ für die Entstehung der

¹⁾ Über die Färbung der Inhaltskörper dieses und der übrigen Kerne vergleiche die Tafelerklärung.

²⁾ Über die Auflösung der Kernkrystalle im Blatte von *Pinguicula* schreibt Leitgeb u. a.: „Bei anderen (Kernen) erscheint nur das Hüllhäutchen in der Form des ursprünglichen Krystalls erhalten, die Innenmasse aber bis auf einzelne isolierte Bruchstücke herausgelöst.“ (A. a. O. S. 121.)

³⁾ Wakker, Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle. (Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. XIX. 1888. S. 423 ff. über Bildung der Aleuronkörner. S. 453 ff.)

Werminski, Über die Natur der Aleuronkörner. (Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch. Bd. VI. 1888. S. 199 ff.)

Bekanntlich hat Lüdtkke, Beiträge zur Kenntnis der Aleuronkörner. (Jahrb. für wissensch. Bot. Bd. XXI. 1890. S. 112 ff.) die von den zwei eben genannten Forschern festgestellte Tatsache, daß die Aleuronkörner und ihre etwaigen Ein-

Aleuronkörner und deren Einschlüsse aus Vakuolen des Endospermplasmas angeben. Wäre er es, so müßte man vor der Krystallbildung in den Kernen der Masse der Krystalle entsprechend große Vakuolen entstehen sehen, was nicht zutrifft. Nach den gemachten Beobachtungen scheint es am wahrscheinlichsten, daß die in der ursprünglich äußerst kleinen, optisch nicht nachweisbaren Vakuole sich sammelnden Stoffe hier sehr bald zu krystallisiertem Eiweiß werden. Diese zwei Prozesse, das Eindringen der Stoffe in die Vakuole und das Krystallisieren derselben, gehen also Hand in Hand und werden weiter fortgesetzt, immer wieder krystallisieren die neu hinzukommenden Stoffe bald nach dem Eintritte in die Vakuole; dadurch wächst die Masse krystallisierten Eiweißes zugleich mit der Vakuole. In den Präparaten zeigen sehr viele Krystalle den umgebenden Hof und dessen Grenzhäutchen ganz deutlich, bei anderen hingegen wird weder Hof noch Grenzhäutchen bemerkbar. Dies erklärt sich nach meiner Ansicht dadurch, daß im ersten Falle im Augenblicke der Fixierung neben der gefestigten Eiweißmenge auch noch Flüssigkeit die Vakuole erfüllte, im zweiten Falle aber aller Inhalt der Vakuole bei der Fixierung fest war, so daß das Grenzhäutchen durch den Druck der außerhalb der Vakuole im übrigen Kernraume befindlichen Flüssigkeit eng an die Krystalle angepreßt und darum nicht sichtbar wird. Die Tatsache, daß das Häutchen während und nach der Auflösung der Krystalle häufig die ursprünglichen Konturen dieser zeigt, erkläre ich mir dadurch, daß die Auflösung in diesen Fällen ungemein rasch erfolgte, und die fixierten Bilder Zustände gleich bei oder bald nach Beginn des Auflösungsprozesses wiedergeben.

Die Eiweißkrystalle erreichen durch fortgesetztes Wachstum mitunter eine derartige Ausdehnung, daß sie den ganzen Kernraum auszufüllen scheinen. Betrachtet man die von Zimmermann¹⁾ dargestellten Zellkerne aus der Fruchtknotenwand von *Alectorolophus major* oder die vom Entdecker dieser Kerninhaltskörper Radl-

schlüsse durch Austrocknen von Eiweißvakuolen entstehen, in welche sie sich beim Keimen durch Wasseraufnahme zurückverwandeln, in Frage gestellt. Besonders nachdrücklich tritt Lüdtkke gegen den experimentellen Nachweis dieses Prozesses vonseiten Werminski's auf. Ich will an dieser Stelle nur anhangsweise bemerken, daß die Bilder, welche ich aus meinen Präparaten von Endospermen reifender Samen gewonnen habe, mit den Angaben Wakker's und Werminski's gut übereinstimmen. Die Präparate wurden nicht ad hoc, sondern zum Nachweis von Kernkrystallen hergestellt, sind also nach der eingangs mitgeteilten Methode behandelt. Im hellblau gefärbten Plasma der Endospermzellen sind von einer scharfen Kontur umgrenzte farblose Vakuolen zu erkennen, in welchen die Aleuronkörner als leuchtend rote Kügelchen von verschiedener, dem Entwicklungsstadium entsprechender Größe bemerkbar werden.

Auch die Bilder aus Präparaten keimender Samen entsprechen den Angaben der genannten Forscher. Die Aleuronkörner werden zu Vakuolen zurückverwandelt, wie aus den in Fig. 6 b und 6 c auf Taf. 4 dargestellten Endospermzellen leicht ersehen werden kann.

¹⁾ Zimmermann, Beiträge zur Morph. u. Physiol. der Pflanzenzelle. Heft II. Tafel IV. Fig. 16 und: Die Morph. u. Physiol. des pflanzlichen Zellkerns. S. 44.

kofer¹⁾ sehr schematisch und idealisiert gezeichneten Kerne aus der äußersten Schichte der Samenhülle von *Lathraea Squamaria*, so wird es begreiflich, wie manche Forscher die Ausbildung der Krystalle als eine Desorganisationserscheinung des Kernes ansehen konnten. Nach Radlkofer, der durch seine Untersuchungen zum Schlusse gedrängt wurde, daß die Krystalle für die Pflanze wertlose Produkte seien,²⁾ wird in den Zellkernen ein Teil des Inhaltes in Krystallform abgelagert³⁾ und noch Wakker⁴⁾ nennt die Zellkernkrystalle „Anzeichen einer eigentümlichen Desorganisation des Zellkerns“. Leitgeb⁵⁾ der die Auflösung dieser Eiweißmassen zum ersten Male experimentell nachgewiesen hat, sagt: „Bei allen diesen Pflanzen erscheinen die Krystalloide . . . oft den Kern, der dann ungemein vergrößert ist, so vollkommen ausfüllend, daß er nur als eine die Krystallgruppen umschließende, membranartige Hülle erkennbar ist.“

Durch die heutigen Fixierungs- und Färbemittel, besonders durch die von mir fast durchwegs angewendete Doppelfärbung nach Zimmermann gelingt es jedoch meistens, auch wenn der Kern noch soviel Krystallmasse faßt, nachzuweisen, daß die gewöhnlichen Bestandteile des Kernes nicht verschwunden sind; das Kerngerüst und die Nukleolen sind bei starker Füllung allerdings ganz an die Kernwand gedrückt. Zu einer richtigen Beurteilung des Sachverhaltes ist stets eine vergleichende Betrachtung möglichst vieler Kerne notwendig, da sich die Bilder je nach der Lage des Zellkerns und der Krystalle im Kerne ändern. Kerne, in welchen die krystallisierten Massen im Verhältnis zum übrigen Kerninhalte bedeutend überwiegen, können wohl mit Recht Eiweißmagazine genannt werden.

Aus den oben zitierten Worten Leitgeb's geht hervor, daß das Volumen des Kernes bei Vergrößerung der Krystalle ungemein stark zunimmt; ich kann auf Grund meiner Untersuchungen hinzufügen, daß der Kern nach Auflösung der Krystalle seine normale Größe und sein normales Aussehen wieder gewinnt. Besonders gut läßt sich das Gesagte im Markgewebe unterhalb des Vegetationspunktes der Sprosse verfolgen. In einer bestimmten Entfernung vom Vegetationspunkte enthalten die Kerne des Markgewebes besonders in Seitensprossen verhältnismäßig große Krystalloide bald in Ein-, bald in Mehrzahl, erscheinen auch durch diese Eiweißmassen stark vergrößert. Je weiter man sich aber vom Vegetationspunkte entfernt, umso reichlicher findet man in diesem Gewebe Bilder der Auflösung und endlich gelangt man in eine Region, wo die Zellkerne nur mehr hie und da Krystalloidrestmassen erkennen lassen. Die nun folgende Tabelle möge ersichtlich machen,

1) Radlkofer, Über Krystalle proteinartiger Körper pflanzlichen und tierischen Ursprungs. Leipzig 1859. Taf. I, Fig. 2.

2) A. a. O. S. 147.

3) A. a. O. S. 41.

4) A. a. O. S. 473.

5) A. a. O. S. 115.

wieweit das Kernvolumen bei und nach Auflösung der Krystalle reduziert wird.

	Kerngröße	Krystalloid-			An- merkung
		Zahl	Gestalt ¹⁾	Größe	
Region der krystall- reichen Kerne des Markes unter dem Vegetationspunkt.	18 : 12 μ	1	} Rhombus	14, 10 μ	} Diago- nalen Seite Basis u. Höhe.
	16 : 11 μ	1		12, 10 μ	
	16 : 10 μ	1	Quadrat	6 μ	
	14 : 12 μ	1	Rhomboid	9, 6 μ	
	Durchschnitt 16 : 11 μ				
Tiefere Region; Kerne mit sich lö- senden Krystallen.	12 : 8 μ	1	Rhomb- boide	6, 4 μ	Basis u. Höhe.
	12 : 6 μ	1		4, 2 μ	
	8 : 8 μ	1		8, 2 μ	
	12 : 6 μ	1		4, 2 μ	
	Durchschnitt 11 : 7 μ				
Region der krystall- freien Kerne.	10 : 8 μ	2	—	1—2 μ	
	10 : 6 μ	0			
	6 : 4 μ	1	—	1—2 μ	
	5 : 4 μ	0			
	Durchschnitt 8 : 5 $\frac{1}{2}$ μ				

Ähnliche Stadien lassen sich auch im Markgewebe der Blütenstiele beobachten. Auch hier findet man in einem bestimmten Entwicklungszustande der Knospe, wovon im nächsten Abschnitte noch näher die Rede sein wird, in der Region der Kelchinsertion große Kernkrystalle, in tieferen Partieen Auflösungserscheinungen und krystallfreie Kerne. Auf Tafel 3 sind in Figur 3a, b und c Kerne mit großen Krystallen, in Figur 5a und b Kerne mit in Auflösung begriffenen Krystallen, in Figur 6a und b krystallfreie Kerne aus den genannten Regionen des Blütenstiemarkes dargestellt ²⁾. Auch der Vergleich dieser Bilder möge das oben Mitgeteilte bestätigen.

Aus dem eben Angeführten ergibt sich aber noch etwas. In einem kleinen Raume, einige Millimeter Sproßlänge unterhalb des Vegetationspunktes lassen sich im Markgewebe Krystallbildung, Krystallfülle und -auflösung beobachten und das nicht nur in einem bestimmten Entwicklungsstadium der Pflanze, sondern während des ganzen Wachstums bis zur Erreichung der endgültigen Größe, nicht nur in der Hauptachse, sondern in allen Seitenachsen. Es entspricht demnach die Region der Auflösungsbilder von heute der Region der krystallfreien Kerne der folgenden Tage und der Region mit krystallgefüllten Kernen in der vergangenen Entwicklungszeit. Bedenkt man das Gesagte, so ergibt sich, daß die Fülle an Krystallen in nächster Nähe der Stätte eifrigsten Bauens nicht eine lange Dauer hat, daß Krystallbildung und Krystallauflösung hier

¹⁾ Hier wird die Gestalt der größten sichtbaren Schnittebene durch den Krystall angegeben. Zu einer haltbaren stereometrischen Vorstellung dieser Gebilde zu gelangen, war mir nicht möglich.

²⁾ Zum besseren Verständnisse der Bilder vergleiche man die Tafelerklärung.

rasch aufeinander folgende Prozesse sind. Diese Tatsache werden wir im nächsten Abschnitte noch mehrfach bestätigt finden ¹⁾.

Was die Art und Weise der Auflösung betrifft, so geht aus meinen Bildern hervor, daß Stock mit Recht von einem Abschmelzen ²⁾ der Massen spricht. Die fixierten Stadien der Auflösung zeigen, daß bei diesem von der Peripherie gegen das Innere des Krystals fortschreitenden Prozesse das eine Mal die Krystallgestalt beibehalten wird (vergleiche Figur 5 b, Tafel 3), das andere Mal jedoch die Krystallmasse eine mehr rundliche oder ellipsoidische Gestalt erhält (vergleiche Figur 5 a, Tafel 3). An eine schlechte Fixierung kann ich in diesen Fällen nicht denken, da es mir ziemlich unwahrscheinlich scheint, daß gerade die eine oder die andere Zelle schlecht fixiert sein sollte, wenn im gleichen Präparate, im gleichen Gewebe ringsumher Kerne mit gut erhaltenen Krystalloiden zu finden sind. Im allgemeinen kann ich jedoch feststellen, daß Auflösungsstadien schwerer zu fixieren sind als unangegriffene Krystalle, und ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich behaupte, daß die Angaben der Forscher über schlecht fixierte Krystalloidmassen, über mit Säurefuchsin lebhaft gefärbte Inhaltskörper des Kernes, die geflossen und formlos erscheinen, sich in manchen Fällen auf Gewebe beziehen, in welchen sich die Krystalle zumeist in natürlicher Auflösung befanden.

Neben diesem Abschmelzen von der Peripherie gegen das Innere ist aber besonders bei größeren Krystallen auch hin und wieder ein Auflösungsprozeß zu beobachten, wie ihn Leitgeb ³⁾ für die Kernkrystalle in *Pinguicula*-Blättern angibt: ein Zerfallen des Krystals in Bruchstücke ⁴⁾. In diesem Falle erscheint die Krystallvakuole des Kernes bei vorgeschrittener Auflösung mit einer größeren Zahl von körnchenförmigen Krystallresten gefüllt, wie das in den Figuren 12 a und b (leider nur schwach bemerkbar) dargestellt ist.

Zum Schlusse dieses allgemeinen Abschnittes noch einige Bemerkungen über das Verhalten der Krystalloide bei der Kernteilung. Trotz reichlichen Materials gelang es Zimmermann nur in einem Falle, und zwar in der Fruchtknotenwandung von *Melampyrum arvense*, das Schicksal der Krystalle während des Kernteilungsprozesses zu beobachten; vier seiner Zeichnungen stellen uns dasselbe dar ⁵⁾. Es folgt aus diesen Beobachtungen, „daß die Krystalloide

¹⁾ Die Raschheit der Krystallauflösung hat schon Stock in den Knospendecken verschiedener Oleaceen beobachtet. Er sagt, „daß die Auflösung und das Fortführen der Proteinkrystalle relativ sehr rasch und in der Art eines Abschmelzens stattfindet, da die durch Monate hindurch relativ großen Zellkernkrystalle plötzlich kleiner werden und man alle Übergänge bis zu krystallfreien Zellkernen beobachten kann.“

²⁾ a. a. O. S. 17.

³⁾ a. a. O. S. 121.

⁴⁾ Hierbei ist zu bedenken, daß diese Bruchstücke auch scheinbar nur Teile eines Krystals sein könnten, in Wirklichkeit jedoch ganze Krystalle, die vor Beginn der Auflösung so eng aneinander schlossen, daß sie in ihrer Gesamtheit ein einziges großes Krystalloid vortäuschten.

⁵⁾ Zimmermann. Beiträge zur Morph. und Physiolog. der Pflanzenzelle. Heft II. Taf. IV. Fig. 1—4, ein Bild auch in „Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns“. S. 70.

während der Karyokinese ins Cytoplasma gelangen, daß sie hier aber sehr bald wieder verschwinden, während in den beiden Tochterkernen von neuem Krystalloide gebildet werden“.¹⁾ Bei der großen Zahl von Schnitten durch Gewebe, die Zellteilungen aufwiesen, und in welchen Kernkrystalloide nachweisbar waren, hoffte ich zuversichtlich auf Bilder zu stoßen, wie sie uns Zimmermann wiedergibt; mein Suchen aber war stets ohne Erfolg. Wo immer in Geweben, welche Kernkrystalle führen, Teilungsstadien zu beobachten waren, fehlte in den in Teilung begriffenen Kernen, aber auch im Plasma der betreffenden Zellen jede Spur einer Krystallmasse. Oft war im Schnitte die Zelle mit dem sich teilenden Kerne rings von Zellen umgeben, die krystallführende Kerne hatten; es ergibt sich daraus mit ziemlicher Gewißheit, daß auch dieser jetzt in Teilung befindliche Kern vor dem Eintritt des Teilungsprozesses mit Krystallen gefüllt war. Figur 4 auf Tafel 3 stellt zwei dicht nebeneinander liegende Kerne dar, wovon der linke sich in Teilung befindet und keine Krystallspur weder innerhalb der Teilungsfigur noch außerhalb derselben zeigt, wovon der rechte in Ruhe befindliche ein verhältnismäßig großes Krystalloid erkennen läßt.²⁾ Da ich auch Anfangsphasen der Karyokinese in krystallreichen Geweben stets ohne jede Spur von Krystalloiden beobachtete, so schließe ich, daß die Krystalloide schon vor Beginn des Teilungsprozesses aus dem Kerne herausgelöst werden. Das Austreten derselben ins Zytoplasma während der Karyokinese scheint mir ein seltenerer Fall zu sein, wofür der Umstand spricht, daß es Zimmermann nur in einem Falle und mir niemals gelungen ist, trotz reichen Materials derartige Stadien zu fixieren.³⁾ Die Tatsache, daß der Zellkern nach vollendeter Teilung gleich wieder die Fähigkeit hat, Krystalloide aufzustapeln, kann ich bestätigen; ich beobachtete häufig, wie zwei sichtlich aus einem Kerne durch Teilung eben hervorgegangene Kerne ansehnliche Krystalloide enthalten können. Nur glaube ich, daß die Füllung der Kerne erst dann geschieht, wenn die Zelltrennungswand schon gebildet ist. Zimmermann läßt diese Frage offen, meine Beobachtungen führen mich zur eben mitgeteilten Ansicht. Jedenfalls ist das Verschwinden der Krystallmassen aus dem Kerne vor Beginn der Teilung oder nach Zimmermann während der Karyokinese und das Auftreten dieser Gebilde gleich nach vollendeter Teilung ein weiterer Beweis für die Raschheit der Krystallauflösung und Krystallbildung.

An eine direkte Beziehung unserer Eiweißmassen zur Karyokinese, an eine direkte Verwertung derselben bei diesem Prozesse kann niemals gedacht werden, da dieselben keine konstanten Kerneinschlüsse sind wie etwa die Nukleolen und gerade dort stets fehlen, wo lebhafteste Kernteilung zu finden ist, in den durchwegs

¹⁾ Zimmermann, Beiträge usw. Heft II. S. 142.

²⁾ Die im Plasma der Zelle auf dem Bilde erscheinenden dunklen Punkte sind Luftbläschen.

³⁾ Auch Heinricher konnte, wie ich von ihm persönlich erfahren, in den Geweben von *Lathraea* derartige Bilder niemals finden.

meristematischen Geweben; ebenso zeigen die Kerne des Keimsackes, die Pollenmutterzellen und die Endospermkerne vor der Samenreife keine Spur dieser Massen.

Aus diesem Teile der Untersuchung ergeben sich folgende Sätze:

1. Die Eiweißkrystalle liegen einzeln oder zu Gruppen in einer Höhlung des Kernes oder in mehreren Hohlräumen, die stets durch ein Häutchen gegen den übrigen Kernraum abgegrenzt sind. Innerhalb dieser Vakuolen des Kernes lassen sich alle Stadien der Krystallauflösung bis zum vollständigen Verschwinden der Krystalle verfolgen. Der Prozeß der Lösung erfolgt entweder in Form eines Abschmelzens von der Pheripherie gegen die Mitte (Stock) oder es geht der Auflösung ein Zerfallen des Krystalls in Bruchstücke voraus (Leitgeb). Der zweite Fall ist selten und tritt nur bei größeren Krystallen ein.¹⁾

2. Vor dem Erscheinen der Krystalle sind Vakuolen im Kerne nicht nachweisbar. Es scheint somit, daß die in einem gesonderten Raume des Kernes sich sammelnden Baustoffe für die Krystalloide sofort zu festem krystallisiertem Eiweiß werden, daß Zufluß und Krystallbildung Hand in Hand gehende Prozesse sind. Mit der Vakuole wächst auch die Krystallmasse.

3. Die durch reichen Krystallgehalt stark vergrößerten Zellkerne, in welchen Kerngerüst und Nukleolus häufig ganz an die Kernwand gedrückt erscheinen, und die sich hiedurch als wahre Eiweißmagazine präsentieren, erhalten nach der vollständigen Auflösung der Krystalle ihre normale Größe und ihr gewöhnliches Aussehen wieder.

4. Krystallbildung und Krystallauflösung sind insbesondere in der Nähe von Regionen lebhafter Zellneubildung rasch aufeinander folgende Prozesse; die Krystallfülle solcher Kerne ist von kurzer Dauer.

5. Schickt sich ein krystallführender Kern zur Teilung an, so werden die Krystalle aufgelöst, das von Zimmermann beschriebene Austreten der Krystalle ins Zytoplasma während der Karyokinese scheint ein seltenerer Fall zu sein.

Die Zellkernkrystalle in den einzelnen Entwicklungsstadien der normal ernährten Pflanze.²⁾

In den nun folgenden Zeilen habe ich es unterlassen, bei der Mitteilung über die Verbreitung der Kernkrystalle in diesem oder jenem Gewebe anzugeben, welcher Forscher die Gebilde im betreffenden Gewebe zum erstenmale nachgewiesen hat. Es erschien

¹⁾ Vergl. die Fußnote auf S. 5.

²⁾ Über den Inhalt des Folgenden berichtete ich kurz in meinem am 25. September 1905 in der 2. Sitzung der botanischen Abt. der 77. Vers. deutscher Naturf. und Ärzte zu Meran gehaltenen Vortrage: Die Krystalloide des Zellkerns im Haushalte der einjährigen Pflanze.

mir dies überflüssig, da sich, wie schon einmal gesagt, in den eingangs zitierten Arbeiten gute Zusammenstellungen der diesen Gegenstand behandelnden Literatur vorfinden. Übrigens ist ja durch Heinricher's Arbeit über die Verbreitung der Krystalle bei *Lathraea*, die durch eine spätere Arbeit über die *Lathraea* sehr nahe stehende *Tozzia*¹⁾ einige Ergänzung erfährt, hinlänglich nachgewiesen, daß bei Pflanzen, die überhaupt Krystalle in ihren Geweben ablagern, nur sehr wenig Gewebe diese Inhaltskörper ganz vermissen lassen. Nochmals will ich hervorheben, daß in Geweben von durchwegs meristematischem Charakter, in den Pollenmutterzellen, in der Tapete, in den Kernen des Embryosackes und in den Endospermkernen vor der Samenreife Eiweißkrystalle nicht nachweisbar sind.

A. Die Keimpflanze.

Schon in der Zeit, da die Keimblätter und das Sproßknöspchen noch von der Testa umschlossen sind, lassen sich in zwei Geweben mit Sicherheit Krystalle der Zellkerne nachweisen: in der beiderseitigen Epidermis der Kotyledonen und in der äußersten Zellschichte der Hypokotylrinde. Die Krystalle jener, der Form nach meist Prismen oder Tafeln, können eine Größe von $6 : 3 \mu$ erreichen, bleiben jedoch meist unter dieser Größe, die Krystalle dieser, der Form nach den Epidermiskrystallen ähnlich, sind im allgemeinen von größeren Dimensionen. Meist sehen wir in jedem Kerne nur ein Krystalloid, doch sind besonders im Hypokotyl Krystallgruppen nicht selten. Die Figuren 1 a, b und c auf Taf. 3 stellen uns für die Kotyledonen, die Figuren 2 a und b für den Hypokotyl diese ersten, gut nachweisbaren Eiweißkrystalle während der Keimung dar. In Bezug auf die Verbreitung kann festgestellt werden, daß diese Körper fast in allen Kernen der angegebenen Gewebe anzutreffen sind, im Hypokotyl ist jedoch gegen die Wurzel hin ein Abnehmen der Krystalle bemerkbar, viele Kerne sind krystallfrei, in der Wurzel selbst fehlt noch jede Spur. Die übrigen Gewebe der Keimblätter und des Hypokotyls lassen wohl hin und wieder das Vorhandensein von Eiweißkrystallen vermuten, ein einwandfreier Nachweis derselben war mir jedoch nicht möglich.

Mit der Entfaltung des ersten Laubblattpaares ändert sich die Sachlage mehrfach. Die Kotyledonen, anfänglich nur in der Epidermis Eiweißkrystalle aufweisend, lassen diese Gebilde nunmehr in vielen assimilierenden Zellen und besonders in der Umgebung der Leitbahnen erkennen, im Bereiche des Hypokotyls treten sie da und dort auch im übrigen Rindengewebe und besonders zahlreich in der Nähe des Siebteiles auf; die Wurzel zeigt in den älteren Regionen in manchem Kerne der Rinde Eiweißkrystalle. Die entfalteten Laubblätter erinnern in ihrem Verhalten an die Kotyledonen im früheren Stadium und selbst im ersten Sproßinternodium sind in einigen Epidermiskernen und in wenigen Kernen darunter liegender

¹⁾ Die grünen Halbschmarotzer. III. (Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. XXXVI. 1901. Heft 4. S. 715—717 und S. 726—727.)

Zellschichten bald kleinste, bald etwas größere Krystalloide nachweisbar. Die folgenden Stadien zeigen wesentlich dasselbe: in den angegebenen Geweben treten gleich, nachdem der meristematische Charakter überwunden ist, die Kernkrystalle auf.

Eine schematische Übersicht der Krystallverteilung in den ersten Entwicklungsstadien der Pflanze mögen die Figuren 1 und 2 auf Taf. 1 wiedergeben.

B. Die Pflanze in der rein vegetativen Periode.

Von besonderem Interesse ist das Auftreten der Kernkrystalle in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes.¹⁾ Schon zu einem Zeitpunkte, da die Pflanze vier Blattpaare entfaltet hat, werden hier Krystallspuren bemerkbar; je weiter die Entwicklung vorschreitet, um so krystallreicher werden die Kerne dieser Region. Eine Pflanze, die soweit vorgeschritten, daß schon bei makroskopischer Präparation die Blütenknospen in den Achseln der eng zusammenschließenden Brakteen bemerkbar werden, zeigt in einer Entfernung von beiläufig 0.4 mm von der Vegetationsspitze, der Region des allmählichen Überganges von Grundmeristem zu Markgewebe, in fast allen Kernen des Markes Kryställchen von 2, 3 und 4 μ Länge bei einer Kerngröße von durchschnittlich 5 μ . Schon oberhalb der bezeichneten Region werden hin und wieder Kryställchen bemerkbar und unterhalb derselben beginnen bald Auflösungserscheinungen. Bei weiterem Verfolgen des Markgewebes gegen die Sproßbasis hin gerät man in Regionen, wo kein Zellkern mehr Krystalloide aufweist. Man kann im allgemeinen sagen, daß die Region der Krystallfülle nicht viel mehr als durchschnittlich 2—3 Internodien entspricht. Schon im ersten Abschnitte dieser Arbeit wurde darauf hingewiesen, daß dieselben Verhältnisse in jedem Stadium des Sprossens wiedergefunden werden, daß also die Krystalloide hier nicht von langer Dauer, sondern nur **transitorische** Gebilde sind.

Über die Ursache ihrer Entstehung habe ich folgende Vorstellung:

Je weiter sich das Wurzelsystem verzweigt und ausbreitet, je mehr Nährwurzeln von den Saugfortsätzen der Haustorien angebohrt werden, je mehr Laubblätter mit der assimilierenden Tätigkeit beginnen, um so reichlicher strömen die Baustoffe zu den Stätten der Zell- und Organneubildung, reichlicher, als daß Zufuhr und Verarbeitung gleichen Schritt halten könnten. Es muß also zu einer vorübergehenden Speicherung kommen, damit ein osmotisches Gleichgewicht verhindert werde. Für die Kohlehydrate ist eine derartige transitorische Speicherung in Form kleinster Stärkekörnchen schon lange bekannt, in der Krystallbildung und -auflösung unterhalb der Vegetationspunkte sehe ich die Möglichkeit, daß die Baustoffe für neue Zellen und Organe auch in dieser Form vorübergehend

¹⁾ Die große Bedeutung dieses Vorkommens wird schon von Heinricher, wie eingangs mitgeteilt, erkannt.

deponiert werden können. Die fernerer Untersuchungsergebnisse werden zeigen, wie weit diese Annahme berechtigt ist.

Die Krystalloide im Marke unter dem Vegetationspunkte nehmen mit dem Alter der Pflanze, mit der Vermehrung der Nahrungsaufnahme- und Assimilationsorgane an Größe zu. Eine stattliche Größe erreichen sie unterhalb der Vegetationspunkte in den Seitensprossen; für diese gelten häufig die auf Seite 8 gegebenen Dimensionen.

Während sich im Marke in der mitgeteilten Entfernung vom Vegetationspunkte anfänglich kleinere, später größere Krystalle in jedem Kerne vorfinden, vermißt man diese Gebilde in den übrigen Geweben dieser Region fast vollständig. Das Hautgewebe hat hier nahezu vollständig noch protodermalen, das Leitgewebe prokambialen Charakter. Auch die Seitengebilde, Blatthöcker und Blütenknospen sind hier durchwegs embryonal und zeigen, ausgenommen kleinste Spuren in den Epidermen der untersten Blätter, nichts, was die Anwesenheit von Krystallen verriete.

Anders verhält es sich unterhalb der eben besprochenen Region. In der **Epidermis** treten gleich nach Überwindung des protodermalen Zustandes in den Kernen Krystalle auf. Nicht jede Epidermiszelle zeigt sie, streckenweise kann man im Schnitte Kern für Kern Krystalloide nachweisen, streckenweise lassen sich durchwegs krystallfreie Kerne beobachten. Das gilt für alle Internodien des Sprosses, aber auch für die ausgebildeten Laubblätter und für die äußerste Zellschicht der Hypokotyl- und Wurzelrinde. Auflösungsbilder sind in dieser Periode des Pflanzenlebens hier äußerst selten; die Krystalle machen den Eindruck, als ob sie überhaupt nicht gelöst würden, vielmehr ist leicht nachzuweisen, daß sie in vielen Fällen mit fortschreitender Entwicklung der Pflanze an Masse zunehmen. Deswegen finden wir auch bei den meisten Autoren fast durchwegs zumeist epidermale und periphere Zellschichten als Verbreitungsbezirke der Krystalloide angegeben.

Einen ganz anderen Eindruck gewinnt man bei Betrachtung der Leitbahnen und ihrer Umgebung. Bei beginnender Differenzierung werden in den **Prokambiumsträngen** Krystalloide erkennbar; diese sind anfänglich in keiner bestimmten Region lokalisiert, an Gefäße anstoßende Parenchymzellen enthalten sie ebensowohl wie Zellen des Siebteiles, und besonders reich finden wir die an die Siebelemente grenzenden Zellen der Sproß- und Wurzelrinde. Das Sproßmark zeigt in der Höhe der beginnenden Gewebedifferenzierung in den Prokambiumbündeln nur mehr Krystallreste, tiefer durchwegs krystallfreie Kerne.

Die **ausgebildeten Gefäßbündel** weisen folgendes Verhalten auf: Der Holzteil enthält niemals Krystalle, dafür sind sie in allen Entwicklungsstadien dieser Lebensperiode in den parenchymatischen Zellen des Siebteiles und in angrenzenden Zellpartieen der peripheren Gewebe nachweisbar. Dies gilt für den Sproß und für die Blätter im gleichen Maße wie für Hypokotyl und Wurzel. Daß die Gewebe in der Nähe der Leitbahnen Krystalloide enthalten, ist aus

den Mitteilungen früherer Forscher genugsam bekannt; durch meine Untersuchung wird festgestellt, daß auch Zellen des Siebteiles, ja sogar direkt an Siebröhren angrenzende Zellen in ihren Kernen Krystalle aufstapeln können. Wo immer der Schnitt geführt sein mag, durch Sproß, Wurzel oder Blatt, stets ist das Bild, das uns die genannten Gewebe aufweisen, in Bezug auf die Eiweißkrystalle dasselbe: ein Bild des Unsteten, der Veränderung. Neben Kernen mit gut ausgebildeten Krystallen finden sich Auflösungsbilder und Kerne mit gelösten Krystallen in Menge. Die Krystalle sind meistens klein, Krystalle von 6 μ Länge und 4 μ Breite nur eine Seltenheit. Häufig beobachtete ich nur in einem von den gleichzeitig im Gesichtsfelde befindlichen Kernen Krystalle, hin und wieder in keinem, dann wieder Kerne mit sich lösenden Krystallen neben solchen, die nur mehr die leere Krystallvakuole aufwiesen. Alle Internodien zeigen mehr minder dasselbe, in allen Entwicklungsstadien ist das gleiche Verhalten sowohl im Sprosse als auch in der Wurzel und in den Blättern nachweisbar. Es geht wohl hieraus zweifellos hervor, daß auch hier die Krystalloide nur transitorische Inhaltskörper der Zellkerne sind, und meine oben mitgeteilte Vorstellung über ihre Bedeutung gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn man bedenkt, daß sie sich in der Nähe von Gewebselementen vorfinden, in denen der Hauptstrom der organischen Pflanzenbaustoffe zieht.

Von Bedeutung für meine Auffassung ist ferner die Tatsache, daß sich in der Nähe des Siebteiles und im Siebteile besonders dort größere Krystalloide ansammeln, wo in nächster Nähe ein neues Organ angelegt oder weiter gebaut wird. So finden wir sie in der Wurzel stets um die Seitenwurzelanlagen am häufigsten, im Sprosse in der Gegend, wo die Leitbündel des Blattes in den Sproß eintreten und besonders dann, wenn in der Achsel des Blattes ein Seitensproß sich entwickelt und weiter aufgebaut wird. Auch diese größeren Krystallansammlungen erzeugen den Eindruck des Unsteten und machen durchwegs Auflösungserscheinungen Platz, wenn das betreffende Seitenorgan in seiner Entwicklung weiter vorgeschritten ist.

Es wurden von vielen Forschern auch im Assimilationsgewebe der **Blätter** sehr häufig und bei vielen Pflanzen Kernkrystalle nachgewiesen. Ich konnte in diesem Gewebe bei *Alectorolophus* niemals Eiweißkrystalle feststellen; eine Ausnahme machen hin und wieder assimilierende Zellen in nächster Nähe der Gefäßbündel. Im Bereiche des Blattes sind demnach bei unserer Pflanze Epidermis, Siebteil und Nervenparenchym die Verbreitungsbezirke der Krystalle. Dazu wäre zu bemerken, daß auch Stiel- und Köpfchenzellen der Köpfchendrüsen, Schilddrüsen und die einzelligen Borstenhaare, solange die Zelle noch lebt, und die Membran ihre endgültige Stärke noch nicht erreicht hat, hin und wieder Kernkrystalle nachweisen lassen.

Schon früher wurde mitgeteilt, daß nach der Keimung bei Beginn der Laubblattentfaltung in fast allen Geweben der **Keimblätter** Kernkrystalle zu beobachten sind. Es gelang mir nachzuweisen, daß diese Kernkrystalle im weiteren Verlaufe der Entwicklung, allerdings

nicht immer und vollständig, noch vor dem Absterben der Keimblätter aufgelöst werden. Es ist leicht begreiflich, daß die Pflanze, der sich im Verlaufe der Entwicklung immer neue Bezugsquellen und Stoffverarbeitungsstätten eröffnen, die hier aufgestapelten Stoffe nicht benötigt; immerhin ist die Tatsache, daß doch hin und wieder Auflösung erfolgt, bemerkenswert. Die Ansammlung von Eiweißkrystallen im Assimilationsgewebe der Kotyledonen bei Beginn der Laubblattentfaltung mag wahrscheinlich darin ihren Grund haben, daß die Assimilationsprodukte (im weiteren Sinne des Wortes) der Keimblätter für die Pflanze, die durch die Tätigkeit der weit kräftigeren Laubblätter genug Baustoffe erhält, keine Bedeutung mehr haben und infolgedessen am Orte der Entstehung teilweise in Form von Eiweißkrystallen der Zellkerne zu finden sind, um in den meisten Fällen nicht weiter in den Stoffwechsel einbezogen zu werden.

Der Vollständigkeit halber sollen auch die **Haustorien**, die schon einmal rücksichtlich ihrer Inhaltskörper Gegenstand meiner Untersuchung¹⁾ waren, erwähnt werden. Auch in der Umgebung der Anlage dieser Organe ist bald besser bald weniger deutlich eine Ansammlung transitorischer Kernkrystalle in der Wurzel zu beobachten. Im Bereiche des ausgebildeten Haustoriums sind sie am längsten in den peripheren Rindenschichten, dann und wann im hyalinen Gewebe nachweisbar.

Die Figuren 3 und 4 auf Tafel 1 mögen in schematischer Übersicht die Verteilung der Kernkrystalle während dieses Lebensabschnittes der Pflanze zeigen.

C. Die Pflanze vor dem Aufblühen.

Ein Schema der Pflanze in diesem Entwicklungsstadium gibt Figur 5 auf Tafel 2. Die untersten drei Knospenpaare liegen offen zutage und stehen nahezu auf gleicher Entwicklungshöhe, die übrigen Knospen werden noch von den Brakteen verdeckt. Die Pflanze ist proterandrisch: schon in den obersten Knöspchen sind in den Pollenmutterzellen die Teilungen erfolgt und in den zwei unteren der sichtbaren Knospenpaare ist der Pollen vollständig entwickelt, bereit beim Aufblühen sofort die Anthere zu verlassen; der Embryosack hingegen zeigt selbst in diesen Knospen noch nicht den vollendeten Eiapparat.

Die **vegetativen Teile** der Pflanze, Sproß, Laubblätter und Wurzeln weisen im Großen und Ganzen ähnliche Verhältnisse der Krystallverteilung auf wie bisher. Einiges muß aber hervorgehoben werden: Die transitorische Krystallbildung im Siebteile und in den angrenzenden Schichten der Rinde nimmt im Bereiche des Hauptsprosses sichtlich ab. Bei der Verfolgung dieser Gewebe in den Längsschnitten durch verschiedene Internodien stößt man nur dann und wann auf Zellkerne, in welchen unangegriffene Krystalle oder Stadien des Wachstums oder der Auflösung dieser Gebilde zu beobachten sind; meistens sind die Kerne ohne jede Spur eines

¹⁾ Sperlich, a. a. O. S. 35 des Separatums.

Krystalles. Auch in der Epidermis, deren Zellkernkrystalle in den bisherigen Untersuchungsstadien fast regelmäßig nachzuweisen waren, so daß beinahe der Schluß berechtigt erschien: eine Auflösung dieser Massen findet hier überhaupt nicht statt, läßt streckenweise klare Bilder der Auflösung, ja sogar leere Krystallvakuolen erkennen. Dasselbe gilt für die Laubblätter des Hauptsprosses. Auch hier Abnahme der transitorischen Krystalle des Siebteiles und Nervenparenchyms, Auflösung vieler Kernkrystalle der beiderseitigen Epidermen.

Dort, wo sich Seitensprosse entwickelt haben, zeigt sich auch hier wieder in den bekannten Regionen des Hauptsprosses eine größere Ansammlung von Krystallen, deren kurzer Bestand von zahlreichen Stadien der Auflösung verraten wird, die neben ausgebildeten Krystallen stets zu beobachten sind. Im Seitensprosse selbst wiederholt sich all das, was im früheren Abschnitte über den sich entwickelnden Hauptsproß gesagt wurde; besonders reich ist auch hier die Krystallbildung im Marke unterhalb des Vegetationspunktes. Die schematische Darstellung eines Längsschnittes durch diese Region der Pflanze mit Angabe der Krystallverteilung ist Figur 6 auf Tafel 1.

Die **Wurzeln** lassen eine Abnahme der Kernkrystalle weder in der äußersten Rindenschichte noch in der Umgebung des Zentralstranges und im Siebteile erkennen. Es decken sich die Präparate dieses Entwicklungsstadiums fast vollkommen mit denen der früheren; die Dimensionen der einzelnen Krystalle sind nunmehr allerdings größere. Während früher $6:4\mu$ eine seltene Größe einer Krystalltafel war, erreichen jetzt sehr viele diese Dimensionen, ja manche wachsen sogar bis zu 9μ Länge heran. Dies kann uns nicht wundernehmen, denn die Menge der verarbeiteten Stoffe strömt jetzt, den voll entwickelten Laubblättern, dem stärkeren Wurzelsysteme entsprechend, viel reichlicher durch den Pflanzenkörper als vorhin. Dem vegetativen Teile des Hauptsprosses gegenüber ist demnach ein entschiedenes Überwiegen der Krystallmasse im Wurzelsysteme festzustellen; besonders gilt dies für die Menge transitorischer Krystalle des Siebteils und seiner Umgebung.

Eine übersichtliche Darstellung der Krystallverteilung in den besprochenen Organen dieses Stadiums gibt Fig. 5 auf Taf. 1.

Ein besonderes Interesse nehmen jetzt und in den folgenden Stadien der blütentragende Teil des Hauptsprosses und die Seitenorgane dieses Abschnittes in Anspruch. In der **Vegetationsspitze** hat die Bautätigkeit nachgelassen. Wenn auch infolge der Ausgestaltung der Prokambiumstränge zu Gefäßbündeln, wenn auch im Protoderm und Grundmeristeme noch Zellteilungen vorkommen, so hat doch die Anlage von Blatthöckern und Blütenknospen aufgehört; umso lebhafter wird aber in den Blütenanlagen selbst gearbeitet. Die meisten Knospen zeigen, wie schon eingangs mitgeteilt, einen bedeutenden Vorsprung in der Entwicklung des Androeceums. Die zuletzt entwickelten Blütenanlagen, gewöhnlich 2—3 Knospenpaare unter der Spitze lassen schon jetzt erkennen, daß eine weitere Ausbildung derselben unterbleiben wird. Teilweise wird hier schon ein

ungewöhnliches Aussehen in den Geweben erkennbar, die Zellkerne sind viel kleiner als in den lebenskräftigen embryonalen Zellen, das Protoplasma weniger dicht, Zellteilungen fast gar nicht mehr zu beobachten. Damit steht es in vollem Einklange, wenn in dieser Region des Hauptsproßmarkes, die in früheren Stadien durch eine besondere Fülle von Krystallen ausgezeichnet war, jetzt nur spärliche Reste und meist Auflösungsbilder zu finden sind. Verfolgt man aber das Sproßmark weiter nach abwärts in Internodien, wo lebenskräftige Knospen in den Achseln der Brakteen an der Ausgestaltung der Sporophylle arbeiten, so findet man in diesen Kernen umso reicher Krystalle, je weniger weit die Blüten der betreffenden Region in der Entwicklung vorgeschritten sind. Mag das Gewebe aber noch so krystallreich sein, man gewinnt doch stets den Eindruck des Unsteten, denn neben Kernen mit großen, gut ausgebildeten Krystallen sind stets und überall Kerne mit angegriffenen Krystallen und leere Kernvakuolen zu beobachten. Dasselbe gilt auch für die Kerne des Siebteiles und der angrenzenden Rinde in dieser Sproßregion, während die Epidermis fast in jedem Kerne unangegriffene Krystalle erkennen läßt. Fig. 9 auf Taf. 1 stellt schematisch einen Längsschnitt durch die Sproßspitze bis zum achten oder neunten Internodium (von der Spitze ab gezählt) mit Angabe der Krystallverteilung dar, Fig. 8 den schematischen Längsschnitt durch das zweitnächst untere Knospenpaar. Wir sehen aus diesen Bildern nicht nur das eben Mitgeteilte, sondern auch die beginnende Krystallbildung im Blütenstiele, in den Brakteen und in den Blütenblättern.

Im Blütenstiele finden wir Verhältnisse, die wir von den Seitensprossen her kennen: In jüngeren Stielen wieder im Markgewebe knapp unter der Region der stärksten Zell- und Organneubildung die bekannte Ansammlung transitorischer Krystalle, in etwas älteren das Auftreten dieser Gebilde auch in den Leitbahnen, besonders im Siebteile, in den angrenzenden Rindenzellen und vor allem anderen in der Epidermis. Die Brakteen zeigen eine Wiederholung des für die Laubblätter Mitgeteilten und auch im Bereiche der Blütenblätter sind es vor allem die Epidermen der Kelch- und Kronblätter, welche nach Überwindung des embryonalen Zustandes Kernkrystalle, zunächst in kleinsten Dimensionen aufweisen. Obwohl, wie schon angegeben, selbst in den jüngsten lebenskräftigen Knospen die Entwicklung des Androeceums soweit vorgeschritten ist, daß die Tetradenteilung schon stattgefunden, sind bis auf kaum nennenswerte Spuren in den äußersten Zellschichten der Filamente in den Staubblättern Krystalle nicht nachweisbar, ebensowenig wie im Bereiche der Carpelle.

Viel krystallreicher sind die am weitesten vorgeschrittenen, untersten zwei Knospenpaare, in welchen der Pollen schon vollständig ausgebildet ist. Aus dem Blütenstiele einer der untersten Knospen stammen die Kerne, die in den Fig. 3 a, b und c, 4, 5 a, b und 6 a, b auf Taf. 3 photographisch wiedergegeben sind. Schon im ersten Abschnitte der Arbeit wurde auf diese Bilder hingewiesen, als über die Raschheit, über die Art und Weise der

Krystallauflösung gesprochen wurde. Neben diesen, im Marke befindlichen, in der Region der Kelchinsertion zu bedeutender Größe anwachsenden Krystallmassen kommen auch in den Siebteilen der Gefäßbündel, in angrenzenden Zellschichten der Rinde und in der Epidermis Kernkrystalle von mitunter größeren Dimensionen vor. Kelch und Krone weisen sie hier nicht nur in der Epidermis, sondern in ziemlich allen Geweben, allerdings nicht gleichmäßig verteilt, auf. Bald finden wir Kerne mit Einzelkrystallen, bald mit Krystallgruppen, bald vollkommen leere Kerne. Auch in den Carpellen beginnt die Krystallbildung: es fallen uns besonders in den Basalpartien und in peripheren Schichten der Fruchtblätter mit ziemlicher Regelmäßigkeit in den Kernen kleinere und kleinste Krystalle auf; auch im Griffel treffen wir Spuren.

Eine außerordentlich reichliche Eiweißspeicherung finden wir bei diesen Knospen im Androeceum. Das Filament zeigt zwar nicht viel mehr Krystalle als in jüngeren Stadien der Entwicklung, was aber zu obigem Ausspruche führt, ist die Betrachtung des Konnektivs. Ich verweise auf die Fig. 9 a auf Taf. 3, welche einen Teil des Konnektivgewebes darstellt, in welchem Kern für Kern reichlich mit größeren Krystallen gefüllt ist. Ich teilte schon mit, daß in den vorhergehenden Entwicklungsstufen, von schwachen Spuren im Filamente abgesehen, Krystalle nicht nachzuweisen sind. Es sind somit diese Massen erst entstanden, nachdem der Pollen sich gebildet hatte, denn die Thecae sind, wie schon gesagt, nunmehr mit fertigem Pollen gefüllt.

Auch dieser Krystallreichtum ist nicht von langer Dauer. Schon auf der jetzt besprochenen Entwicklungsstufe beobachtet man Auflösungserscheinungen, Kerne mit Krystallresten und leere Krystallvakuolen. Ein Bild, das uns letzteren Zustand im Konnektive zeigt, ist Fig. 9 b derselben Tafel. In Stufen weiterer Entwicklung der Blüte werden Kernkrystalle in diesem Gewebe nicht mehr angetroffen. Es sind demnach auch diese Krystalle nur eine vorübergehende Speicherung von plastischen Massen, die, vielleicht ein unverbrauchter Rest der für die Pollenbildung hergeführten Stoffe, nach kurzer Ruhezeit wieder in den Stoffwechsel einbezogen werden, um bei der Weiterentwicklung der Fruchtblätter und ihrer Samenknospen mitzuwirken.

Das Markgewebe des Hauptsprosses, das im Bereiche der jüngeren Knospen reich an transitorischen Krystallen ist, zeigt im Bereiche der zuletzt geschilderten Knospen keine vollkommenen Krystalle mehr. Die Kerne enthalten nur Krystallreste oder sind vollkommen entleert; Bilder solcher Kerne sind die Fig. 7 a und 7 b auf Taf. 3.

Fig. 7 auf Taf. 1 ist ein schematischer Längsschnitt durch die am weitesten vorgeschrittene Knospe dieser Entwicklungsstufe der Pflanze mit Angabe der behandelten Krystallverteilung.

D. Die Pflanze in Blüte.

Auf Taf. 2 ist in Fig. 6 ein Schema der zur Untersuchung gelangten Pflanze gezeichnet. Die am weitesten vorgeschrittenen

Blüten zeigen den Eiapparat in vollendeter Entwicklung, aus den offenen Blüten ist der Pollen ausgetreten.

In den vegetativen Teilen des **Sproßsystems** findet auf dieser Entwicklungsstufe keine Krystallbildung mehr statt. Die Gewebe, welche in früheren Stadien eine Bildung von transitorischen Eiweißkrystallen erkennen ließen, zeigen durchwegs krystallfreie Kerne. Ja selbst die Epidermis, deren Kernkrystalle bekanntlich am stabilsten sind, weist nunmehr vollkommene Auflösung der krystallisierten Eiweißmassen auf. Nur im Siebteile des einen oder anderen Laubblattes oder im Nervenparenchyme ist hin und wieder ein vollkommener Krystall und da und dort Krystallauflösung zu sehen.

Es ist leicht begreiflich, daß es nunmehr, da die Pflanze der Befruchtung nahe, bald an die Ausbildung der Embryonen und besonders des reichlich Nährstoffe erfordernden Endosperms schreiten wird, zu einer transitorischen Speicherung plastischer Baustoffe im vegetativen Teile nicht mehr kommen kann. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß selbst die Epidermiskrystalle, deren Lösung nur zum Teil schon vor dem Aufblühen beobachtet werden konnte, auf dieser Entwicklungsstufe vollständig verschwunden und wieder in den Stoffwechsel aufgenommen sind.

Das **Wurzelsystem**, das im früheren Stadium der Untersuchung noch reichlich transitorische Eiweißmassen in den Kernen der Siebelemente und in angrenzenden Zellschichten der Rinde aufwies, zeigt hier eine recht beträchtliche Abnahme dieser Massen. Es mag dies wohl damit zusammenhängen, daß der die Wurzel mit plastischem Materiale versorgende Strom nun nicht mehr so reichlich abwärts zieht, zumal ja das Wurzelsystem auf dieser Entwicklungsstufe das Maximum seiner Ausbildung erreicht haben dürfte und Stoffe zur Neuanlage von Seitenwurzeln und Haustorien wenigstens in dem Maße wie vorhin nicht mehr nötig sind.

Die **Vegetationsspitze** und die derselben zunächst liegenden Knospenpaare, deren Weiterentwicklung nach den Befunden im vorhergehenden Untersuchungsstadium sehr in Frage gestanden, zeigen schon makroskopisch Erscheinungen der Desorganisation. Der mikroskopische Befund bestätigt dies. Nur die Gewebe der Hauptachse sind in der Region dieser Knospen, wenigstens der tieferen, noch lebensfrisch, weisen aber von Krystalloiden nurmehr Spuren auf. Für die oberen lebenskräftigen Knospen gelten die Verhältnisse, die wir für die am weitesten vorgeschrittenen im früheren Entwicklungsstadium festgestellt haben, und so kann sofort zur Besprechung der Krystallverteilung in den **untersten Blüten** geschritten werden.

Hauptsproß, Brakteen und Blütenstiel weisen eine bedeutende Abnahme der Krystallmassen auf. Besonders zu beachten ist die geringe Speicherung in den Geweben des Blütenstieles. Aus den Angaben über die Krystallverteilung auf der vorhergehenden Entwicklungsstufe geht hervor, daß damals namentlich die Kerne des Markgewebes in der Höhe der Kelchinsertion reich an verhältnismäßig großen Krystalloiden. Jetzt findet man hier nur geringe

Spuren. Fast alles ist gelöst, zu einer neuen Bildung kommt es nicht mehr. Das Gleiche gilt für die Zellen des Siebteils und für die Zellen der angrenzenden Rinde; nur die Epidermis ist, wie meistens, auch diesmal durch wenig angegriffene Eiweißkrystalle ausgezeichnet, obwohl auch hier in manchen Kernen die Auflösung der Krystalloide weit vorgeschritten ist.

Ebenso ist die Zahl der krystallführenden Kerne im Kelche und in der Corolle zurückgegangen, ja bei einigen Blüten konnte ich sogar vollständig krystallfreie Petalen feststellen.

Schon bei Besprechung des vorhergehenden Entwicklungsstadiums wurde gesagt, daß eine Ansammlung von Eiweißkrystallen, wie sie dort im Konnektive wahrgenommen wurde, nicht mehr auftritt, die Staubblätter zeigen nur in den Filamenten hin und wieder kleinere Krystalle.

Aus dem Mitgeteilten ersieht man neuerdings, daß die meisten Eiweißkrystalle nur vorübergehend im Kerne aufgestapelt werden, und daß diese Massen in den meisten Fällen bei weiterer Entwicklung der Pflanze verschwinden, selbst aus Geweben, welche wie die Epidermen durch mehrere Entwicklungsstadien hindurch eine gewisse Konstanz der Krystallmasse aufweisen.

Im vorliegenden Stadium der Blütenentwicklung findet die bedeutendste Zellneubildung in den Samenknospen statt, die **Karpelle** benötigen demnach am reichlichsten Baustoffe. Die Krystallansammlung in den Fruchtblättern ist eine so große, daß sie alles bisher Besprochene weit übertrifft. In der Epidermis der Fruchtknotenwand findet man in jedem Kerne ohne Ausnahme bald Einzelkrystalle, bald Krystallgruppen, die mitunter eine ansehnliche Größe erreichen. Die übrigen Gewebe der Karpelle zeigen neben krystallführenden auch krystallfreie Kerne, die Hauptspeicherung auf dieser Stufe trifft man jedoch in den Plazenten und im Funikulus. Besonders periphere Zellen enthalten hier Kerne, in denen nicht selten 16—18 μ lange Reihen eng aneinander schließender Krystalltafeln zu beobachten sind. Fig. 10 a auf Taf. 3 stellt einige Kerne aus diesem krystallreichen Gewebe dar. Die Samenknospe weist mit Ausnahme einzelner Spuren im Integumente jetzt noch keine Krystalloide in ihren Zellkernen auf.

Doch schon jetzt, obwohl die Befruchtung noch nicht erfolgt ist, die, wie wir sehen werden, eine neuerliche Verschiebung der Krystalle verursacht, verraten viele Kerne, daß die Ruhe für die in dieser Form abgelagerten Eiweißmassen von keiner langen Dauer ist. Häufig genug stößt man schon auf dieser Stufe der Entwicklung besonders in den Zellen der Scheidewand auf Kerne, in welchen nurmehr Krystallreste oder gar leere Krystallvakuolen zu sehen sind. Derartige Kerne zeigt die Fig. 10 b auf Taf. 3.

Es ist vielleicht schon hier am Platze, einen Vergleich zu ziehen zwischen den Verhältnissen der Krystallverteilung während der rein vegetativen Entwicklung unserer Pflanze und den Verhältnissen, die wir während der Blütenentwicklung in der Blütenachse und ihren Blattgebilden bis jetzt gefunden haben. Ich glaube, es fällt nicht schwer, einen vollkommenen Parallelismus festzustellen.

Ohne die Größe und Menge der Krystalle, die ja mit dem Alter der Pflanze, der reicheren Nahrungsaufnahme und -verarbeitung entsprechend, wachsen muß, zu berücksichtigen, finden wir dort wie hier die Hauptansammlung der krystallisierten Eiweißmassen stets in nächster Nähe der Meristeme oder der Organanlagen; dort beobachten wir, wie sich mit dem Weiterwachsen an den Vegetationspunkten, hier, wie sich mit der Weiterentwicklung der Blüte, besonders aber der Fruchtblätter die Hauptspeicherung kontinuierlich verschiebt. Was uns die weiteren Entwicklungsstadien zeigen, bestätigt dies Verhalten, wie wir aus dem Folgenden sehen werden.

Mehr noch als die Beobachtung fortwährender Krystallbildung und -auflösung in den kernführenden Elementen des Siebteils und in seiner Umgebung scheint mir diese Betrachtung für die Berechtigung meiner früher mitgeteilten Auffassung der Kernkrystalle zu sprechen.

Die Übersicht der Krystallverteilung im Fruchtknoten auf dieser Entwicklungsstufe gibt Fig. 1 auf Taf. 2.

E. Die Pflanze fruchtend.

Die Fig. 7 und 8 auf Taf. 2 geben schematisch die zwei zur Untersuchung gelangten Exemplare wieder.

Die Abnahme der Krystallspeicherung in den vegetativen Organen schreitet fort. Die in allen Internodien fruchtende Pflanze weist nicht nur im Bereiche des Sproßsystems, sondern auch im ganzen Wurzelsysteme kaum mehr als einige wenige Krystallspuren auf. Es ist somit jetzt für unsere Pflanze die Zeit gekommen, da eine Speicherung von Eiweißmassen hier nicht mehr möglich ist, und alles Material, das wir noch auf der vorigen Entwicklungsstufe im Bereiche des Wurzelsystems aufgestapelt fanden, wieder in den Stoffwechsel einbezogen wird. Die Anforderungen der Pflanze erreichen jetzt ihren Höhepunkt: in den befruchteten Blüten wird am Aufbaue der Embryonen gearbeitet. das mächtige Endosperm bedarf zu seiner Füllung bedeutender Mengen plastischen Materials. An eine assimilatorische Leistung der Beblätterung, die der Arbeit in früheren Stadien gleichkäme, ist nicht zu denken, denn ein Blick auf die schematischen Bilder unserer Untersuchungsobjekte läßt erkennen, daß die Zahl der Laubblätter immer mehr und mehr abnimmt. Was die Pflanze von jetzt ab benötigt, muß sich zum großen Teil¹⁾ schon in ihren Organen mehr oder weniger weit verarbeitet vorfinden.

Auf dieser Entwicklungsstufe wird überdies ein auffallender Unterschied in der Krystallmenge der jüngeren und der älteren Blütenachsen beobachtet. Während die unteren Früchte in bestimmten Geweben ansehnliche Krystalloide aufweisen, bemerkt man in höheren Internodien keine gleichwertige Speicherung. Es ist auffallend, daß die Blüten der höheren Internodien, die auf der-

¹⁾ Denn es darf nicht außer Acht gelassen werden, daß die grünen Kelchblätter und z. T. die Brakteen ihre assimilatorische Tätigkeit fortsetzen.

selben Entwicklungsstufe stehen wie die unteren im vorhergehenden Untersuchungsstadium, durchaus nicht immer die gleiche Menge krystallisierten Eiweißes zeigen, wie diese gezeigt haben. Wir sehen daraus, daß die Pflanze in dieser Lebensperiode für die jüngeren Blüten nicht mehr so reichlich Baustoffe zur Verfügung hat wie für die zuerst angelegten, und wie ich glaube, aus dem einfachen Grunde, weil die Fruchtbildung in den unteren Internodien sehr viel erfordert.

Nichtsdestoweniger ist in den Früchten ein vollkommener Verbrauch der in Form von Krystallen in den Kernen aufgestapelten Massen niemals festzustellen.

Zum Beweise dessen soll im folgenden die Krystallverteilung bei der Weiterentwicklung der Frucht angegeben werden. Das im vorigen Abschnitte über die Verschiebung der Krystallspeicherung Mitgeteilte wird hiedurch eine neuerliche Bestätigung erfahren.

Aus den Kelchen, welche die Früchte umschließen, sind unsere Eiweißmassen bis auf die Krystalle der Epidermis ganz verschwunden. Ebenso sind in den die Früchte tragenden Achsen nur mehr geringe Spuren bemerkbar. Schon oft genug wurde die Beständigkeit der in peripheren Zellschichten gebildeten Eiweißkrystalle betont, und wir werden dasselbe Verhalten jetzt gleich auch für die Krystalle der Fruchtwandepidermis und des Integuments neuerdings hervorheben müssen. Immerhin zeigt bei gründlicher Durchsichtung der Präparate die Kelchepidermis, daß die Pflanze auch diese Massen zu verwerten weiß. In Fig. 15 auf Taf. 3 sind zwei Kelchepidermiskerne mit vollständig herausgelösten Krystalloiden photographisch wiedergegeben.

Die Wände der Frucht sind durchwegs krystallfrei, nur die Epidermis weist streckenweise jene mächtigen Massen auf, die durch Zimmermanns Bilder genügend bekannt sind. Doch auch hier können Auflösungserscheinungen und gerade nicht selten beobachtet werden, wenn man sich die Mühe nimmt, möglichst viel Schnittserien genau zu verfolgen. Solche Kerne aus dem genannten Gewebe zeigen die Fig. 12 a. b und c auf Taf. 3.

Ein ganz anderes Bild als in der Zeit vor der Befruchtung und Endospermibildung weisen Plazenta und Funikulus auf. Damals Kern für Kern mit mächtigen Krystallen gefüllt, jetzt fast durchwegs nichts als Krystallreste und leere Kerne. Um so weiter ist die Krystallauflösung gediehen, je höher die betreffende Frucht in der Entwicklung steht. Fig. 11 a auf Taf. 3 zeigt aus den genannten Regionen einen Kern, der noch verhältnismäßig krystallreich ist, Fig. 11 b einen Kern mit Krystallresten. Fig. 11 a stellt den selteneren, Fig. 11 b den häufigeren Fall dar.

Die Krystallspeicherung verschiebt sich auf dieser Entwicklungsstufe immer mehr und mehr in die Nuzellen. Hier kann man bald in jedem Kerne ohne Ausnahme reichlich Krystalle feststellen. Dieselben sind verhältnismäßig klein, doch gibt ihre Summe, wenn man die große Zahl der Nucelluskern bedenkt, eine ansehnliche Masse aufgestapelten Eiweißes. Ein Bild eines Nucelluskernes mit der scharf eingestellten Krystallgruppe ist Fig. 3 a auf Taf. 4.

Besonders groß werden die Krystalloide in manchen Kernen des Integuments, während am Orte der stärksten Zellneubildung, im Keimsacke, weder in Endosperm- noch in Embryokernen, auch nur eine Spur von Eiweißkrystallen zu beobachten ist.

Eine schematische Übersicht der Krystallverteilung auf dieser Entwicklungsstufe der Frucht gibt Fig. 2 auf Taf. 2.

Es erübrigt nun noch, die Verhältnisse anzugeben, die eine Frucht knapp vor der vollendeten Reife, also vor dem Braunwerden der Wand und vor der Loslösung der Samen, aufweist.

Die Zellen des Nuzellargewebes arbeiten an der Ausbildung der Testa und des Samenflügels. Die Kerne dieses Gewebes, deren Krystallreichtum gerade vorhin hervorgehoben wurde, sind nunmehr vollständig krystallfrei; es werden somit auch diese Massen verwertet. Vielleicht bedarf ihrer jede einzelne Zelle für den eigenen Gebrauch, daß aber trotz der wachsenden Verdickung der Zellwände immer noch eine Stoffwanderung von Zelle zu Zelle stattfinden kann, beweisen die zahlreichen Tüpfel, die alle Membranen durchsetzen. Fig. 3b auf Taf. 4 ist ein Bild aus jenem Teile des Nuzellargewebes, aus welchem sich der Nabelwulst des Samens entwickelt. Nur im Integumente bleiben in sehr vielen Kernen die Krystalloide unangegriffen, eine Auflösung derselben konnte ich vor dem Absterben der Zellen nicht nachweisen.

Vollkommen krystallfrei bleibt das Endosperm und der Keimling. Fig. 3 auf Taf. 2 gibt eine schematische Darstellung des Besprochenen.

Überschauen wir auf dieser Entwicklungsstufe die Pflanze in ihrer Gesamtheit, so kann festgestellt werden, daß bis auf die erwähnten Krystalle im Integumente, bis auf einzelne Krystalle in der Epidermis der Fruchtwand und die Krystallreste in den Plazenten, da und dort auch in den Epidermen des fruchttragenden Sproßteiles, der Brakteen und Kelche alles in Form von Kernkrystallen gespeicherte Eiweißmaterial bei der Fruchtbildung verschwindet.

F. Die Kernkrystalle im reifen und keimenden Samen.

Vor Erreichung der vollendeten Reife ist, wie im vorhergehenden gesagt wurde, der Krystallgehalt des Samens ein kaum nennenswerter. Nur die Kerne des Integuments behalten in vielen Fällen die schon in früheren Entwicklungsstadien gebildeten Krystalloide bei, ohne daß eine Auflösung dieser Massen vor dem Absterben der Zellen zu beobachten wäre. Vollkommen krystallfrei sind Keimling und Endosperm, welch letzteres in seinen Zellen die Aleuronkörner in verschiedenen Stadien der Entwicklung, bald kleinere, bald größere durch Säurefuchsin intensiv rot gefärbte Kugeln erkennen läßt.

Der von der Plazenta losgetrennte Samen zeigt uns ganz andere Verhältnisse.

Zunächst muß erwähnt werden, daß der reife Samen hinsichtlich des Nachweises von Kernkrystallen kein angenehmes Untersuchungsobjekt ist. Die Endospermzellen sind mit großen Aleuronkörnern dicht gefüllt, die sich, wie oben mitgeteilt, gerade so wie die Krystallmassen mit Säurefuchsin intensiv rot färben; dadurch wird eine Differenzierung unmöglich, die aber gerade hier sehr von Nutzen wäre, da die Masse der Aleuronkörner den Zellkern niemals deutlich erkennen läßt. Wohl konnte ich in vielen Endospermzellen meistens zentral eine Stelle intensivster Farbstoffspeicherung feststellen, die mich vermuten ließ, daß sich hier der Zellkern befindet und zwar mit viel Wahrscheinlichkeit in einem Zustand reichster Krystallfülle; ein einwandfreier Nachweis gelang indes nicht. Ich versuchte daher den Nachweis mit Schnitten durch eben geerntete Samen ohne jede Vorbehandlung derselben. Das Endosperm enthält neben den in Form von Aleuronkörnern gespeicherten Eiweißmassen reichlich Öl, Stärke ist im reifen Samen nicht vorhanden. Infolge des Ölgehaltes mußte ein Öl als Beobachtungsflüssigkeit als das Zweckmäßigste erscheinen, und tatsächlich gewann ich nach Übertragung der Schnitte in *Ricinusöl*, dessen Lichtbrechungsvermögen nach den gemachten Versuchen dem Brechungsvermögen des *Alectorolophusöles* am nächsten zu liegen scheint, sehr klare Bilder. Bei dieser Behandlung ist selbst in Handschnitten der Nachweis von Krystallen im Endosperme ungemein leicht. Im Zentrum vieler Zellen beobachtet man meist eine Gruppe eng aneinander gereihter oder ohne Ordnung gekreuzter Krystalle von prismatischer Gestalt, die sich durch starke Lichtbrechung vom übrigen Zellinhalte scharf abheben. Da aber in keiner Zelle die Grenzkontur des Kernes nachweisbar ist, so ergibt sich die Frage, ob diese krystallisierten Massen innerhalb des Zellkernes oder außerhalb desselben liegen. Das regelmäßige Auftreten der Krystalle im Zentrum der Endospermzelle läßt wohl die Annahme berechtigt erscheinen, daß wir in allen Fällen Kernkrystalle vor uns haben, bewiesen wird die Sache, wie später gezeigt werden wird, durch die Bilder, die das Endosperm keimender Samen zeigt.

Nachdem nun einmal in Schnitten durch frisches Material der Nachweis von Krystallen, die allem Anscheine nach in den Kernen aufgestapelt sind, gelungen war, trachtete ich nochmals, entsprechende Präparate aus fixiertem und gefärbtem Materiale zu gewinnen. Nach längerem Liegen der mit Sublimatalkohol fixierten Endospermfragmente in absolutem Alkohole gewährte ich, daß ein der Einsicht in das Zelllumen sehr hinderlicher Inhaltsstoff, das Öl, beseitigt war. Die Schnitte führte ich mit dem Mikrotome so dünn als möglich aus und färbte hierauf mit Säurefuchsin. Aus den auf diese Art gewonnenen Präparaten stammen die Zellen, welche in den Fig. 4, 5 a, 5 b und 5 c auf Taf. 4 photographisch wiedergegeben sind. Die Bilder zeigen ganz deutlich die im Zentrum der Zelle befindliche Krystallgruppe, die ebenso wie die Aleuronkörner im Präparate lebhaft rot gefärbt erscheint. Die Fig. 5 a und b stellen ein- und dieselbe Zelle dar, 5 b ist der Abdruck einer länger exponierten und kräftiger entwickelten Platte und zeigt die

Konturen der Krystalle besser als 5 a. Fig. 4 könnte als Bild einer Krystalldruse angesehen werden, doch zeigt eine genaue Beobachtung des Präparates, daß wir niemals Krystalldrusen, sondern stets prismenförmige Einzelkrystalle vor uns haben, die häufig nach verschiedenen Richtungen gekreuzt liegen. Die Größe der Krystallprismen, die mitunter in Vier- oder Fünffzahl zu einer Gruppe vereinigt sind, ist eine bedeutende; manche Krystalle erreichen eine Länge von 9μ bei einer Breite von 4μ . Es liegen diese größten Krystalle und auch die größten Aleuronkörner in den Zellen der zentralen Endospermipartieen, je weiter die Zelle gegen die Peripherie liegt, umso kleiner werden die Inhaltskörper; man vergleiche die aus der zentralen Region stammende Zelle in Fig. 4 mit den bei gleicher Vergrößerung photographierten Zellen in Fig. 5 a, b und c. Übrigens will ich nicht unerwähnt lassen, daß die Zellen der äußersten Endospermschichte streckenweise krystallfrei sind.

Auch in diesen Präparaten ist es niemals möglich, eine Kernkontur zu unterscheiden. Der Grund liegt offenbar in dem Mangel an Feuchtigkeit. Beim Austrocknen der Samen legt sich das plasmatische Grenzhäutchen des Kernraumes wahrscheinlich so eng an die Inhaltskörper, daß dasselbe nicht mehr bemerkbar wird. Auffallend ist ferner, daß sich neben den mächtigen Eiweißkrystallen nur äußerst selten ein anderer Kerninhaltskörper zeigt. Man möchte fast meinen, Nukleolus und Kerngerüst seien verschwunden; in der Tat ist aber nur ihr Nachweis infolge der Krystallfülle nicht möglich, und die Bilder aus Endospermen keimender Samen, auf welche bald hingewiesen werden soll, lehren, daß Kernkontur und -inhalt gut bemerkbar werden, wenn die Krystalle bei Beginn der Keimung an Masse abnehmen.

Die Bildung der Krystalle des Endosperms erfolgt, soweit meine Beobachtungen Aufschluß geben, erst nach Ablösung der Samen von den Plazenten, die Aleuronkörner haben zu dieser Zeit schon eine ansehnliche Größe erreicht. Welcher Unterschied zwischen dem Aufbaue der krystallisierten Eiweißmassen des Zellkernes und der Zusammensetzung des in Form von Aleuron gespeicherten Eiweißes besteht, ob überhaupt ein solcher Unterschied vorhanden ist, das dürfte nicht leicht festzustellen sein, ebensowenig ist es möglich, zu erkennen, welche besondere Bedeutung diesen und jenen Inhaltskörpern des Endosperms bei der Keimung zukommt. Tatsache ist, daß mit Beginn der Lebenstätigkeit im Samen nicht nur die Aleuronkörner zu Vakuolen mit flüssigem Inhalte werden, sondern auch die Krystalle der Zellkerne an Masse abnehmen und endlich ganz verschwinden. Die Fig. 6 a, b und c auf Taf. 4 zeigen uns Endospermzellen keimender Samen, deren Aleuronkörner bis auf kleine Reste zu Vakuolen geworden sind, und deren jetzt deutlich vom übrigen Zellkörper abgegrenzte Kerne nur mehr kleine Krystallprismen oder -körnchen erkennen lassen. Die an der Peripherie des Kernes bemerkbar werdenden Inhaltskörper sind durch Hämatoxylin blauviolett gefärbt. Ich halte sie für Bruchstücke von Nukleolen oder teilweise für desorganisierte, zusammengeballte Reste des Kerngerüsts, dessen

chromatische Substanz die Färbung bedingt; Krystalloidsubstanz ist es jedenfalls nicht. Kerne, aus denen die Krystallmasse vollständig gelöst ist, und die lediglich diese blauvioletten Körner enthalten, zeigen die Fig. 7 a und b.

Der Nachweis von Kernkrystallen bedeutender Größe in einem typischen Speichergewebe und der Umstand, daß diese Krystalle zu einer Zeit, da die Pflanze der im Nährgewebe gespeicherten Massen für ihre erste Entwicklung bedarf, zugleich mit den übrigen aufgestapelten Stoffen des Samens gelöst werden, ist der beste Beweis für die Auffassung dieser Gebilde als Reservestoffe. Ganz im Gegensatze zu den meist transitorischen Krystallen in den Zellkernen aller Organe während der ganzen Entwicklung unserer Pflanze finden wir in den Kernen des Endosperms nach Erlangung der vollendeten Reife Krystalle, welche die Zeit der Samenruhe überdauern und durch ihre Masse den Zellkern zu einem reichen Eiweißmagazin gestalten, dessen Vorräte bei Beginn der Lebens-tätigkeit im Samen der jungen Pflanze zugute kommen.

In den 2—4 μ großen Zellkernen des ruhenden Embryo ist ein Nachweis von Krystalloiden niemals gelungen; die ersten Kernkrystalle weist die Epidermis der Kotyledonen und die äußerste Zellschicht des Hypokotyls zu einer Zeit auf, da das aus dem Samen austretende Würzelchen eine Länge von ungefähr 2—3 cm erreicht hat, und das Endosperm vollständig aufgezehrt ist.

Die Kernkrystalle in den Geweben der Hungerpflanzen.

Ist durch den Nachweis von Krystallbildung und -auflösung in den Zellkernen eines typischen Speichergewebes, des Endosperms, endgültig nachgewiesen, daß diese Gebilde Reservestoffe sind, so führten mich die Beobachtungen in den einzelnen Entwicklungsstadien der Pflanze (das regelmäßige Auftreten von Krystallen in nächster Nähe der Orte regster Zellneubildung, der Nachweis dieser Gebilde in Elementen des Siebteils und in angrenzenden Rindenzellen, endlich die Tatsache, daß alle diese Krystalle nur ein kurzes Dasein haben und bei der Weiterentwicklung der Pflanze mit geringen Ausnahmen immer wieder gelöst werden) zu der schon früher mitgeteilten Ansicht, daß diese Einschlüsse des Zellkerns im Pflanzenkörper vorübergehende Bildungen sind, die einem momentanen Überschusse an zugeleiteten Baumateriale ihre Entstehung verdanken. Ein guter Beleg für die Auffassung, daß diese Massen krystallisierten Eiweißes wirklich nur eine vorübergehende Form von Stoffen sind, die beim Aufbaue des Zellkörpers Verwendung finden, daß diese Gebilde nur deshalb entstehen, weil der Zufluß von Baustoffen reicher ist, als daß im Augenblicke alles verarbeitet werden könnte, wird erbracht, wenn es gelingt, durch Verminderung der Nahrungsbezugsquellen eine Ausbildung von Krystallen ganz oder wenigstens teilweise zu verhindern, ohne den pflanzlichen

Organismus soweit zu stören, daß eine Blüten- und Fruchtentwicklung unmöglich wird.

Einzelne Arten der grünen *Rhinanthaceen* haben, wie durch Heinricher's Arbeiten ¹⁾ erwiesen wird, die Fähigkeit, auch ohne Wirtspflanze, also vollkommen autotroph, Blüten und Samen zu erzeugen, können mithin bei Reduktion der Nahrungsquellen den normalen Lebensgang einer einjährigen Pflanze, allerdings nur in zwergiger Form, vollenden. Es gelang, auch von meiner Versuchsart, *Alectorolophus Alectorolophus* (Scop.) Stern., zwei Pflänzchen bis zur Ausbildung normaler, befruchtungsfähiger Blüten zu ziehen, ohne daß denselben Gelegenheit geboten worden wäre, sich einen Teil der Nahrung aus Wirtspflanzen zu beschaffen.²⁾ Eines dieser in Einzelkultur gewachsenen Pflänzchen ist in Fig. 9 auf Taf. 2 etwas verkleinert skizziert. Durch die mikroskopische Untersuchung dieser Exemplare ist nun tatsächlich eine wesentliche Stütze für die geäußerte Annahme über die Bedeutung der Kernkrystalloide gewonnen worden.

Alle untersuchten Schnittserien ergaben nur unbedeutende Spuren krystallisierten Eiweißes und von besonderem Werte ist die Tatsache, daß auch jene Gewebe, die bei der normal ernährten Pflanze zur Blütezeit ungemein reich an diesen Kerninhaltskörpern sind, Epidermis der Fruchtknotenwände, Plazenten, Integumente, von vereinzelt kleinen Kryställchen abgesehen, durchaus **krystallfrei** sind. Der vollkommene Mangel an diesen Gebilden in Geweben, in welchen die Eiweißkrystalle bei normaler Ernährung massenhaft auftreten, frappierte mich anfangs derart, daß ich an eine ungenügende Behandlung der Schnitte dachte. Es wurden neue Schnittserien sämtlicher Gewebe hergestellt, doch auch diese zeigten dasselbe, und so hatte ich keine Ursache mehr, an der Richtigkeit der festgestellten Tatsache zu zweifeln.

¹⁾ Auf S. 100—105 von „Die grünen Halbschmarotzer. I“ (Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik. Bd. XXXI. Heft 1) findet sich die Mitteilung über die betreffenden Versuche mit *Odontites Odontites* (L.) Wettst. (u. zw. aestivale Form = *Odontites verna* Bellardi), welche Art autotroph zu Blüte und Frucht gelangte. Die Beobachtungen und Versuche rücksichtlich *Euphrasia minima* Jacq., einer „relativ selbständig entwicklungsfähigen Art“, sind in „Die grünen Halbschmarotzer. II“ (Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik. Bd. XXXII. Heft 3) auf S. 403—408 und in „Die grünen Halbschmarotzer. IV“ (Jahrb. f. w. B. Bd. XXXVII. Heft 2) auf S. 269—274 mitgeteilt. „Eine relativ selbständig entwicklungsfähige Art“ ist auch *Alectorolophus lanceolatus* (Neilr.) Sterneck, Varietät *a* — *subalpinus* (= *Al. subalpinus* Sterneck). (Vgl. Die grünen Halbschmarotzer. IV. S. 283—287.)

²⁾ Über dieses Kulturergebnis von *Alectorolophus Alectorolophus* (Scop.) Stern. (= *Al. hirsutus* All.) hat schon Heinricher berichtet (Die grünen Halbschmarotzer. IV. S. 286). Auf Grund früherer Versuche mit derselben Art (Vgl. Die grünen Halbschmarotzer. II. S. 412—419), die betreffs der Fähigkeit, sich selbständig zu entwickeln, negative Resultate ergaben, hält Heinricher das Ergebnis meiner Kulturen für einen Ausnahmefall (Die grünen Halbschmarotzer. IV. S. 287). Diese Auffassung bestätigt sich vollkommen; es ist mir in den folgenden zwei Jahren nicht mehr gelungen, *Alectorolophus Alectorolophus* in Einzelkultur bis zur Ausbildung von Blüten zu ziehen. Uebrigens muß bedacht werden, daß das Gelingen einer Einzelkultur wesentlich von der Beschaffenheit des Saatgutes abhängig ist, wie schon Heinricher a.a.O. betont.

Es seien einige Notizen aus dem Untersuchungsprotokolle, die sich auf diese Exemplare beziehen, wiedergegeben:

1. Wurzel: In dem Siebteile nahe gelegenen Partien der Rinde und im Siebteile da und dort Spuren; Zellkerne bis zu 8μ lang, Kryställchen $1-2\mu$, ausnahmsweise 3μ .
2. Sproß und Blätter: 0.
3. Vegetationsspitze: 0.
4. Kelch: 2 kleinste Kryställchen in der Nähe der Gefäßbündel.
5. Corolle und Androeceum: 0.
6. Fruchtknoten: Vereinzelte kleine Krystalle in der Epidermis der Wand.

Da nahezu die ganzen Pflanzen zu Präparaten verarbeitet wurden, entsprechen die angegebenen Daten, die eine Zusammenfassung der Einzelbeobachtungen sind, der Wirklichkeit vollkommen. Es ist in der Tat der Krystallgehalt der autotrophen Individuen im Vergleiche zum Krystallreichtum der normal ernährten Pflanzen derselben Entwicklungsstufe ein kaum nennenswerter.

Etwas mehr Annäherung an die Verhältnisse normal ernährter Exemplare findet man bei der Untersuchung von Pflanzen, die zwar mit Ausschluß einer anderen Gattung als Wirtspflanze, aber doch so gezogen sind, daß einzelne Individuen auf Kosten anderer derselben Art, die dann in der Entwicklung meist zurückbleiben, bis zur Ausbildung von Blüte und Frucht gelangen. Werden nun diese auf Kosten von Individuen der gleichen Art herangewachsenen Pflanzen untersucht, so kann im allgemeinen festgestellt werden, daß die Krystallverteilung zwar den Verhältnissen entspricht, die von der normal ernährten Pflanze bekannt sind, daß aber die Krystallmasse kleiner ist. Es besteht zwischen der Krystallgröße und -menge dieser und der Krystallmasse der normal ernährten Individuen eine ähnliche Beziehung, wie etwa zwischen Krystallgröße und -menge der spät sich entwickelnden Blüten und Früchte höherer Internodien und der Krystallgröße und -menge der zuerst gebildeten Blüten und Früchte tieferer Internodien bei ein und derselben normal ernährten Pflanze.

Überschaut man die Untersuchungsergebnisse bei den blühenden autotrophen Individuen, bei den blühenden in Dichtsaat gewachsenen Pflanzen, die in Bezug auf Nahrungsquellen den ersteren gegenüber weit besser gestellt sind, und die Beobachtungen, die bei der blühenden Normalpflanze gemacht wurden, so ergibt sich eine auffällige Abhängigkeit der Krystallausbildung von der Quantität der zu Gebote stehenden Nahrung.¹⁾ Diese Abhängigkeit verbunden mit der Tatsache, daß die Pflanze (man könnte fast sagen) **ohne** diese Kerninhaltskörper den Lebenszyklus auf die **engsten** Grenzen beschränken muß, und dabei doch zur Vollendung bringt,

¹⁾ Hiebei handelt es sich zunächst um die rohen Nährsalze. Daß mit der Reduktion der Aufnahme dieser auch der Assimilationsapparat und seine Leistung zurückgeht, ist selbstverständlich.

scheint mir für die Richtigkeit meiner eingangs mitgeteilten Auffassung über die Rolle dieser gespeicherten Stoffe von ganz wesentlicher Bedeutung.

Die Kernkrystalle in den Geweben eines in Nährlösung gezogenen Individuums.

Durch die Beschäftigung mit der Kultur von *Alectorolophus* wurde ich auf den Gedanken geführt, zu versuchen, ob sich der Halbschmarotzer in einer Nährlösung bis zur Entwicklung von Blüten ziehen ließe. Die zu diesem Zwecke angestellten Versuche machen auf Vollständigkeit gar keinen Anspruch, und ich bin mir wohl bewußt, daß auf Grund meiner äußerst kleinen Versuchsreihe kein endgültiges Resultat in dieser Frage erzielt werden kann. Immerhin gelang die Aufzucht eines blühenden *Alectorolophus subalpinus* Stern. und diese Tatsache scheint mir interessant genug, um etwas Näheres hierüber zu berichten.

Was mir von allem Anfange ein positives Resultat etwas fraglich erscheinen ließ, war die Tatsache, daß es nicht möglich ist, *Alectorolophus*-Samen im feuchten Raume auf Filtrierpapier oder Gaze zum Keimen zu bringen. Alle diesbezüglichen Versuche mißlingen. Dies Mißlingen war eigentlich vorauszusehen, denn aus den Keimungsversuchen Heinricher's¹⁾ geht hervor, daß der Same von *Alectorolophus* eines längeren Liegens im Boden, einer winterlichen Samenruhe bedarf. Es werden erneute Versuche gewiß noch manch wertvolles Resultat über die Keimungsbedingungen dieser Samen bringen, und vielleicht wird es dann möglich sein, diese Bedingungen auch im feuchten Raume zu schaffen, um für Nährlösungskulturen brauchbare Keimlinge zu erhalten. Ich war für meine Kulturen auf Pflänzchen²⁾ angewiesen, die in Töpfen gekeimt hatten, deren Wurzeln also schon an das Erdreich gewöhnt waren. Nach möglichst sorgfältiger Reinigung der Würzelchen gelangten zwei Keimpflanzen von *Alectorolophus Alectorolophus* und eine Keimpflanze von *Al. subalpinus* in je ein mit Normalnährlösung³⁾ gefülltes Glasgefäß. Die beiden Individuen von *Al. Alectorolophus* gingen ein; das erste am 16. Tage, nachdem es zwei Laubblattpaare entfaltet hatte, das andere nach einem Monate, während welcher Zeit mehrere Laubblattpaare entwickelt wurden. *Al. subalpinus* gedieh in dieser Zeit verhältnismäßig üppig. Das Wurzelsystem verzweigte sich ungemein stark, in den Achseln der Blätter entwickelten sich sogar Seitenzweige und am 35. Tage war die erste Blütenknospe sichtbar. Noch 8 Tage vergingen, bis der Zustand erreicht war, in dem die Pflanze photographiert wurde. Doch schon einige Tage vor der Aufnahme war die Pflanze nicht mehr so frisch wie ehemals, das Wurzelsystem zeigte eine bedenkliche Desorganisation. Das Bild der Pflanze auf

¹⁾ Die grünen Halbschmarotzer. II. S. 414.

²⁾ Die Pflänzchen waren eine Woche alt, hatten eine 3—4 cm lange Hauptwurzel mit beginnender Verzweigung und Haustorialanlagen.

³⁾ Pfeffer, Physiologie. I. S. 413.

Taf. 4, Fig. 1 zeigt uns die Pflanze in diesem Zustande. Nur der Sproß, die Blätter der mittleren Sproßregion, die kleinen Seitensprosse und der Sproßgipfel mit der entfalteten Blüte und mehreren Knospen erscheinen lebensfrisch, die zwei obersten Blattpaare sind gebräunt und welk, ebenso die untersten, die zum Teil während des Transportes der Pflanze vom Garten ins Institut abgefallen sind. Am ärgsten mitgenommen ist das Wurzelsystem, größtenteils ist es braun und eingeschrumpft. Fig. 2 auf Taf. 4 zeigt uns dasselbe. Wir erkennen auch noch in diesem Zustande seine abnormal starke Verzweigung, das schwache Spitzenwachstum einzelner Seitenwurzeln, da und dort ein Haustorialknötchen, das eine zweite Wurzel ergriffen hat. Der Halbschmarotzer hat es wohl unter ganz ungewöhnlichen Verhältnissen bis zur Blüte gebracht, weiter jedoch wäre dessen Entwicklung unmöglich gewesen. Die Sache ist damit, wie schon eingangs erwähnt, nicht abgeschlossen, nur Versuche auf breiterer Basis könnten eine endgültige Entscheidung herbeiführen.

Daß es übrigens *Al. subalpinus* in der Nährlösung weiter bringt als *Al. Alectorolophus* war nach den Kulturversuchen Heinricher's mit diesen zwei Arten vorauszusehen.¹⁾

Die lebensfrischen Organe der Pflanze wurden gleich nach der photographischen Aufnahme fixiert, um einen Einblick in die Verteilung, Größe und Menge der Kernkrystalle zu gewinnen.

Hierüber kann im allgemeinen festgestellt werden, daß der Krystallgehalt dieses Individuums relativ größer genannt werden muß, als der bekannte Krystallgehalt einer normal ernährten Pflanze auf gleicher Entwicklungsstufe, also in Blüte.²⁾

Während bei dieser der vegetative Teil des Sprosses samt seinen Blättern im Stadium des Blühens nahezu krystallfrei ist, zeigen bei dem in Nährlösung gewachsenen Individuum die genannten Organe nicht nur in den Epidermen, sondern auch längs der Gefäßbündel und in kernführenden Siebelementen reichlich unangegriffene Krystalle. Bekanntlich konnte ich bei den normal ernährten Pflanzen im Assimilationsgewebe der Blätter niemals krystallisiertes Eiweiß nachweisen, hier ist das Auftreten von Krystalloiden in den Palissaden ein nicht seltener Fall. Auch der Sproßgipfel und die Blüten sind krystallreicher als bei der normalen Pflanze. Die Kelchepidermis der entfalteten Blüte zeigt Kern für Kern große Krystallgruppen in einer Häufigkeit, wie ich sie bei einer Normalpflanze in diesem Gewebe niemals beobachten konnte. Selten erblickte ich Auflösungs-bilder, die man selbst in den krystallreichsten Geweben der Normalpflanze nicht vermißt. Reichlich krystallführend erwiesen sich die Fruchtknotenwand, die Plazenten, Funikulus, Integumente, kurzum

¹⁾ Vgl. die Fußnote auf S. 28.

²⁾ Man könnte leicht in meinem Vergleiche eines *Al. subalpinus* mit Normalpflanzen von *Al. Alectorolophus*, der zumeist als Versuchspflanze Verwendung gefunden, eine Fehlerquelle erblicken. Ich habe aber, wie schon in der Einleitung der Arbeit gesagt, sehr häufig, allerdings nicht immer, neben *Al. Alectorolophus* auch *Al. subalpinus*, beide auf gleicher Entwicklungsstufe, rücksichtlich der Verteilung der Kernkrystalle untersucht und gefunden, daß die diesbezüglichen Verhältnisse bei beiden Arten sich nahezu vollständig decken.

alle Gewebe, die auf dieser Entwicklungsstufe der Blüte bei normalen Pflanzen Kernkrystalle zu führen pflegen. Wir sehen mithin in diesem Individuum einen wahren Reichtum an Krystallen.

Nach der aus dem früheren gewonnenen Auffassung über die Bedeutung dieser Inholdkörper, dürfte die eben angeführte Tatsache nicht befremden, wenn wir uns das Lebensschicksal der Pflanze vergegenwärtigen.

Durch nahezu 40 Tage gedieh die Pflanze vortrefflich, die verhältnismäßig zahlreich sich entwickelnden Seitenorgane, Blätter, Sprosse und insbesondere Wurzeln sahen kräftig aus, der Sproßgipfel zeigte mehrere Blütenknospen. Es ist wohl zweifellos, daß diese gute Entwicklung des Individuums darauf zurückzuführen ist, daß dasselbe die reichlich in der Lösung zu Gebote stehenden Nährsalze auch gründlich auszunützen verstand. Die abnormal reiche Wurzelverzweigung zeigt, wie die Pflanze immer mehr und mehr Oberfläche mit der die Wurzel umspülenden Lösung in Berührung zu bringen suchte. Das Individuum kann in der Tat kein Hungerexemplar genannt werden, und ich war mir schon vor der mikroskopischen Untersuchung klar, daß eine Reduktion des Krystallgehaltes in den Geweben dieser Pflanze wie etwa bei den im vorhergehenden Abschnitte behandelten Topfpflanzen nicht nachweisbar sein wird. Nahezu plötzlich versagte das Wurzelsystem; am 41. Tage bemerkte ich schon eine teilweise Bräunung an gewissen Wurzeln, am Abende desselben Tages war der kranke Zustand weitergediehen, am 43. Tage wurde die Pflanze photographiert und zeigte das schon beschriebene Aussehen. Die Ursache der Erkrankung mögen wohl Pilze gewesen sein. Die Desorganisation des Wurzelwerkes mußte notwendigerweise auf den ganzen Pflanzenkörper schädigend einwirken, insbesondere den normalen Stoffumsatz hemmen. Einen Ausdruck dieser Hemmung erblicke ich in der Häufung von Eiweißkrystallen.¹⁾ Bei dem guten Gedeihen der Pflanze mußte es nach den Erfahrungen, die wir bei der normal ernährten Bodenpflanze gemacht haben, zur Bildung von Krystalloiden in den Zellkernen der bekannten Gewebe kommen, eine ebenso gute Weiterentwicklung der Pflanze war von dem Augenblicke an nicht mehr möglich, da die Wurzel erkrankte, infolgedessen unterblieb auch jede weitere Ausnützung der, wie wir wissen, für gewöhnlich nur temporär gespeicherten Eiweißmassen. In der Tat ist dieses in Nährlösung gewachsene Individuum ein schönes Gegenstück zu den autotrophen Bodenpflänzchen. Diese konnten trotz des Mangels einer Wirtspflanze, also mit kümmerlicher Nahrung den normalen Lebensgang vollenden, befruchtungsfähige Blüten erzeugen, und ihre durchwegs lebensfrischen Organe zeigten nur Spuren in Krystallform gespeicherter Eiweißmassen; jenes gedieh anfänglich verhältnis-

¹⁾ Diese Erscheinung erinnert an den von Heinricher beschriebenen Fall von Krystallansammlung in Laubtrieben der Kartoffelpflanze bei vorhandener Wurzelfäule und mangelnder Knollenbildung. (Über massenhaftes Auftreten von Krystalloiden in Laubtrieben der Kartoffelpflanze. Ber. d. Deutsch. Böt. Gesellsch. Jahrg. 1891. Bd. IX. Heft 8.)

mäßig üppig, bis das Wurzelsystem erkrankte, seine normale Lebens-tätigkeit einstellte, und was an Baustoff im Pflanzenkörper auf-gespeichert war, konnte nicht mehr ausgenützt werden.

Zusammenfassung.

Die Ergebnisse der allgemeinen Untersuchung über Bildung und Auflösung der Krystalloide im Zellkerne habe ich schon auf S. 11 mitgeteilt; es erübrigt demnach, noch die Endresultate der weiteren Abschnitte dieser Arbeit zusammenfassend wiederzugeben. Diese lauten:¹⁾

1. Epidermis der Kotyledonen und äußerste Rindenschicht des Hypokotyls sind die ersten Gewebe, in welchen Kernkrystalloide nach der Keimung der Pflanze einwandfrei nachgewiesen werden können. Ebenso zeigen alle Organe der Pflanze nach Überwindung des embryonalen Zustandes diese Inhaltskörper zunächst in der äußersten Gewebeschichte. Die hier auftretenden Krystalloide bleiben durch längere Zeit hindurch unangegriffen und nehmen mit dem Alter der Pflanze an Größe zu. Aus den Epidermen der vegetativen Teile des Sproßsystems beginnt ihre Lösung vor dem Aufblühen der Pflanze. Ist die Pflanze in voller Blüte, so sind sie aus diesen Regionen fast vollständig verschwunden. Die äußersten Schichten der Wurzeln erweisen sich erst bei beginnender Fruchtreife durchwegs krystallfrei. Vereinzelte Kerne in den Epidermen des blüten-tragenden Sproßteiles, der Brakteen und der Kelchblätter und viele Kerne in den Epidermen der Fruchtwände und in den Integumenten der Samen zeigen überhaupt keine Auflösung dieser Massen vor dem Absterben der Zellen.

2. Nach Entfaltung von vier Laubblattpaaren²⁾ erscheinen ungefähr 0.4 mm vom Vegetationspunkte entfernt in der Region, wo das Grundmeristem allmählich den Charakter des Markgewebes annimmt, innerhalb der Zellkerne dieses Gewebes zunächst kleinere, in weiteren Stadien der Entwicklung immer größere Krystalloide. Die Region dieser Krystallfülle des Markes ist anfänglich nicht groß, sie erstreckt sich über 2—3 Internodien; zur Zeit der Blüten-entfaltung wird sie ausgedehnter. Unterhalb dieser Region sind die Kerne zumeist mit in Auflösung begriffenen Krystalloiden gefüllt, die den Übergang zu den ganz entleerten Kernen der tieferen Regionen bilden. Da bei der Untersuchung aller Stadien der fort-schreitenden Entwicklung des Hauptsprosses und der Seitensprosse immer wieder dieselben Verhältnisse beobachtet werden, so folgt, daß die Krystalloide hier nur vorübergehende Inhaltskörper der Zellkerne sind.

Die Krystallbildung in der angegebenen Entfernung vom Vegetationspunkte hört ganz auf, wenn der Vegetationspunkt seine

¹⁾ Die Punkte 1—15 fassen das Schicksal der Krystalloide in den einzelnen Geweben und Organen der normal ernährten Bodenpflanze zusammen.

²⁾ Die Gesamtlänge eines solchen Pflänzchens (Sproß + Wurzel) beträgt 7—8 cm.

Tätigkeit einstellt. Die schon gebildeten Krystalle werden von jetzt ab in dem Maße aufgelöst, als die Entwicklung der Blüten fortschreitet. Zur Zeit der Fruchtreife ist aus dem Marke des blütentragenden Sproßteiles alles in Form von Krystallen in den Kernen abgelagerte Eiweiß bis auf Spuren verschwunden.

3. Ungemein reich an Krystallen ist das Mark der Blütenstiele knapp vor der Entfaltung der Knospen. Die größten Krystalloide trifft man um diese Zeit in der Höhe der Kelchinsertion. Auch diese Massen werden bei fortschreitender Entwicklung der Blüte vollständig gelöst.

4. In den Prokambiumsträngen beginnt die Bildung von Kernkrystallen nahezu gleichzeitig mit der Gewebedifferenzierung, zunächst ohne Beschränkung auf bestimmte Regionen innerhalb der leitenden Gewebe. In den vollständig ausgebildeten Gefäßbündeln hingegen lassen die parenchymatischen Elemente des Holzteiles jede Spur von Krystalloiden vermissen, dafür sind diese Gebilde bald in größerer bald in kleinerer Menge in den kernführenden Elementen des Siebteiles nachweisbar. Dies gilt für die Gefäßbündel des Sprosses und seiner Seitenorgane ebenso wie für die Leitgewebe des Wurzelsystems. Die an die Leitbündel grenzenden Zellschichten der Sproß- und Wurzelrinde und das Nervenparenchym der Blätter weisen ebenfalls in vielen Kernen Krystalloide auf.

In allen Entwicklungsstadien der Pflanze und in allen Organen zeigt sich rücksichtlich der Krystallverteilung in diesen Geweben dasselbe: stets sind neben Kernen mit wohlausgebildeten Krystallen Lösungserscheinungen, entleerte Kerne und Kerne mit ganz kleinen Krystallen zu beobachten. Daraus folgt, daß auch hier die Krystalloide nur vorübergehende Inhaltskörper der Zellkerne sind, die beinahe durch die ganze Zeit der Entwicklung immer wieder neu gebildet und aufgelöst werden.

5. Eine auffallende Häufung von Kernkrystallen findet sich innerhalb und in der Nähe der Elemente des Siebteils überall dort, wo ein Seitenorgan angelegt ist: in der Wurzel in der Nähe von Haustorial- und Seitenwurzelanlagen, im Sprosse in der Umgebung der eintretenden Blattgefäßbündel und ganz besonders, wenn sich in der Achsel des betreffenden Blattes ein Seitensproß entwickelt. Diese Krystallmengen nehmen im Laufe der weiteren Entwicklung der Seitenorgane kontinuierlich ab.

6. Die Bildung der transitorischen Kernkrystalle innerhalb der kernführenden Elemente des Siebteils und innerhalb der angrenzenden Gewebeschichten hört im Bereiche des vegetativen Sproßsystems zur Blütezeit der Pflanze vollständig auf; schon vor der Blüte ist eine Reduktion der Krystallbildung hier zu beobachten. Mit beginnender Fruchtreife ist auch im Bereiche des blüentragenden Sproßteiles und im Bereiche des ganzen Wurzelsystems alles in Form von Krystallen in den Kernen deponierte Eiweiß aus den bezeichneten Geweben verschwunden.

7. In den Keimblättern bilden sich, nachdem mehrere Laubblattpaare entfaltet sind, auch in den Kernen assimilierender Zellen Krystalloide. Eine Auflösung der Krystalloide der Kotyledonen

vor dem Abwelken ist nicht allgemein nachweisbar, kann jedoch in vielen Fällen wenigstens teilweise beobachtet werden.

8. Das Assimilationsgewebe der Laubblätter ist fast durchwegs krystallfrei. Wie aus dem 1. und 6. Abs. hervorgeht, verschwinden zur Blütezeit sowohl die im Haut- als auch die im Leitgewebe der Blätter gebildeten Krystalloide. Da und dort finden sich allerdings auch noch zur Blütezeit der Pflanze in den bezeichneten Geweben vereinzelte Kernkrystalle.

9. In den Brakteen und Kelchen treten, nachdem die beiderseitigen Epidermen verhältnismäßig reichlich Kernkrystalle gebildet haben, diese Inhaltskörper auch in einigen Kernen der zentralen Gewebe auf. Diese verschwinden in der Zeit der Fruchtentwicklung vollständig, während jene, wie in Abs. 1 schon bemerkt wurde, vor dem Absterben der Organe teilweise überhaupt nicht gelöst werden.

10. Auch in den Korollen folgt der Bildung der Epidermis-krystalle die Bildung von Krystalloiden in vereinzelten Kernen der zentralen Gewebe bald nach. Am krystallreichsten ist die Korolle zur Zeit des Aufblühens. Die krystallisierten Eiweißmassen verschwinden fast allgemein vor dem Welken der Blumenkrone.

11. Die Pflanze ist proterandrisch. Schon vor der Blütenentfaltung ist der Pollen in den Antheren vollständig ausgebildet. In der Zeit der Entwicklung des Androeceums sind, von schwachen Spuren in der äußersten Schicht der Filamente abgesehen, Krystalloide in keiner Zelle der vier Stamina nachweisbar. Nachdem aber der Pollen seine Reife erlangt hat, füllen sich in sehr vielen Fällen die Zellen des Konnektivs mit größeren Krystalloiden, die bald nach dem Aufblühen fast vollständig gelöst werden.

12. Die erste Bildung von Kernkrystallen in den Fruchtblättern erfolgt knapp vor dem Aufblühen und zwar in der äußeren Epidermis, im Bereiche der Blattbasen auch in darunter liegenden Zellen. Die Menge der krystallführenden Kerne in den Wänden des Fruchtknotens nimmt zunächst mit fortschreitender Entwicklung zu. Ist im Keimsacke der Eiapparat vollkommen entwickelt, so sind die Krystalle der Fruchtknotenwände bis auf jene der äußeren Epidermis zum Teil vollständig gelöst, zum Teil in Lösung. Eine geradezu immense Speicherung krystallisierten Eiweißes erfolgt zu dieser Zeit in den Kernen der Plazenten und der Nabelstränge, die Samenknospen hingegen weisen nur im Integumente kleinere Krystalloide auf. Nach erfolgter Befruchtung beginnt die Auflösung der großen Eiweißkrystalle der Plazenten und Nabelstränge, dafür entwickeln sich in fast allen Kernen der Nuzellen Krystalloide, die Krystalle in den Integumenten nehmen an Größe und Menge zu, die Zellen des Embryo und des Endosperms bleiben krystallfrei. Zu der Zeit, da Nucellus und Integument mit der Ausbildung der Samenschale und des Samenflügels beginnen, ist bis auf einige Krystalle in den Zellen der Integumente, in den Epidermen der Fruchtwände und bis auf vereinzelte Spuren in den Plazenten alles krystallisierte Eiweiß aus dem Bereiche der Früchte verschwunden.

13. Zwischen den zuerst angelegten Blüten und Früchten der tieferen Internodien und den später sich entwickelnden Blüten und Früchten höherer Internodien ist insofern ein Unterschied festzustellen, als die Größe und Menge der Eiweißkrystalle in den Kernen dieser geringer ist als in den Kernen jener.

14. Aus den vorhergehenden Absätzen ergibt sich, daß im Körper unserer Pflanze zur Zeit der Fruchtreifung noch vor dem Absterben der Gewebe alles in den Zellkernen aufgestapelte Krystalloidmaterial verschwindet. Eine Ausnahme machen die Krystalle in peripheren Gewebeschichten der schon genannten Organe.

15. Haben die Samen ihre vollendete Reife erlangt, so bilden sich in den Zellkernen des Endosperms Gruppen mächtiger Eiweißkrystalle. Der ganze Kernraum wird von diesen Gebilden derart erfüllt, daß neben denselben nur äußerst selten ein anderer Kerninhaltskörper nachweisbar ist. Die Krystalle überdauern die Zeit der Samenruhe und werden zu Beginn der Keimung aus den Kernen herausgelöst; dies geschieht zur selben Zeit, da die Aleuronkörner zu Vakuolen mit flüssigem Inhalte werden. Der Nachweis der Kernkrystalle im Endosperme ruhender Samen gelingt durch die Färbung mit Säurefuchsin nicht leicht, da die Aleuronkörner das gleiche tinktionelle Verhalten aufweisen; sehr leicht hingegen sind die Krystallreste in den Kernen der Samen mit beginnender Lebens-tätigkeit durch die Säurefuchsinfärbung nachweisbar. Am einfachsten werden die Endospermkernkrystalle der ruhenden Samen gezeigt, wenn möglichst dünne Handschnitte direkt in ein Öl übertragen werden und hier zur Beobachtung gelangen. Im ruhenden Embryo konnten Eiweißkrystalle niemals festgestellt werden.

16. Durch Kultur des Halbschmarotzers bei Reduktion der Nahrungsquellen konnte nachgewiesen werden, daß die Ausbildung der Kernkrystalloide von der Menge der zu Gebote stehenden Nahrung¹⁾ abhängig ist. Pflanzen, denen nur Artgenossen als Wirte dienen konnten, zeigen zwar in ihren Geweben rücksichtlich der Krystallverteilung die gleichen Verhältnisse wie die an leistungsfähigeren Wirten schmarotzenden Individuen, rücksichtlich der Krystallgröße und -menge aber werden jene von diesen übertroffen. Vollkommen autotrophe Pflanzen konnten in zwergiger Form bis zur Ausbildung normaler, befruchtungsfähiger Blüten gelangen, ohne jemals in den Zellkernen (einzelne Spuren ausgenommen) Eiweiß in Form von Krystallen abzulagern. Die Abhängigkeit der Krystallausbildung von der zu Gebote stehenden Nahrung war nach den Ergebnissen der Stock'schen Experimente²⁾, durch welche die Abhängigkeit der Eiweißkrystallbildung von der Menge des aufgenommenen Stickstoffes erwiesen wurde, wohl vorauszusehen, besonders bemerkenswert ist jedoch die Tatsache, daß eine Pflanze, die unter normalen Verhältnissen reichlich Kernkrystalle bildet, auch ohne diese Inhaltskörper den Entwicklungsgang bis zur Ausbildung befruchtungsfähiger Blüten vollenden kann.

¹⁾ Vgl. Fußnote auf S. 29.

²⁾ Stock, Ein Beitrag zur Kenntnis der Proteinkrystalle. S. 20—23.

17. Es ist gelungen, eine Art von *Alectorolophus*, die schon Heinricher¹⁾ als selbständig entwicklungsfähig erkannte, *Al. subalpinus* Stern., in einer Normalnährlösung bis zur Blüte zu ziehen. Die Pflanze gedieh anfänglich sehr gut, begann aber sofort nach der Entfaltung der ersten Blüte wegen nahezu plötzlicher Erkrankung des Wurzelsystems einzugehen. Die mikroskopische Untersuchung der noch lebensfrischen Organe ergab eine reichere Ansammlung von Kernkrystalloiden als in einer normal ernährten Bodenpflanze auf gleicher Entwicklungshöhe.

18. Durch den Nachweis von Kernkrystallen im bedeutendsten Speichergewebe der höheren einjährigen Pflanze, im Endosperm, und durch die Tatsache, daß diese Krystalle zugleich mit den Aleuronkörnern bei beginnender Keimung in den Zellen des Nährgewebes in Lösung übergehen, mithin dem sich entwickelnden Embryo zugute kommen, scheint mir, unter Mitberücksichtigung der von Stock²⁾ mitgeteilten Tatsache, daß auch die in den Winterknospen vieler Oleaceen aufgestapelten Kernkrystalle bei beginnender Lebens-tätigkeit sich lösen, endgültig erwiesen, daß diese Inhaltskörper der Zellkerne Reservestoffe sind. Durch die Verfolgung des Schicksals der in den Geweben der Pflanze bald da bald dort zu jeder Zeit von der Keimung bis zur Fruchtentwicklung auftretenden Kernkrystalle wird gezeigt, daß auch diese Gebilde bis auf die angegebenen Reste in peripheren Gewebeschichten der fruchtenden Pflanze stets in den Stoffwechsel wieder einbezogen werden, daß wir auch in diesen Eiweißkrystallen Reservestoffe, wenn auch nur meist auf kurze Zeit abgelagert, erblicken müssen.

Heinricher³⁾ sieht in den ungelösten Eiweißkrystallen von *Lathraea* den Ausdruck einer kräftigen Ernährung: eine kräftige Pflanze bedarf, nachdem genügend Reservematerial in die Samen transportiert wurde, dieser abgelagerten plastischen Massen nicht mehr. Durch meine in Absatz 16 mitgeteilten Resultate erweist sich Heinricher's Auffassung als vollkommen berechtigt.

19. Eine Vorstellung von größter Wahrscheinlichkeit über die Bedeutung dieser Reservestoffe im Leben der Pflanze von der Keimung bis zur Fruchtreife wird gewonnen, wenn man zwei Tatsachen bedenkt:

a) Die Pflanze vollendet bei Reduktion der Nahrungsquellen auch ohne bemerkenswerte Ausbildung von Kernkrystallen ihren Lebenszyklus.

b) Die reichste Krystallbildung findet bei gut ernährten Individuen stets dort statt, wo in nächster Nähe neue Organe angelegt und weiter entwickelt, wo am regsten neue Zellen gebaut werden, und gerade diese Massen werden im Laufe der fortschreitenden Entwicklung regelmäßig aufgelöst (vgl. die Abs. 2, 3, 5 und 12 dieser Zusammenfassung). Eine kontinuierliche Bildung und Auflösung von Kernkrystalloiden ist überdies bald mehr bald weniger

¹⁾ Heinricher, Die grünen Halbschmarotzer. IV. S. 285.

²⁾ Stock, Ein Beitrag zur Kenntnis der Proteinkrystalle. S. 16—17.

³⁾ Über die Arten des Vorkommens von Eiweißkrystallen bei *Lathraea*. S. 37.

durch die ganze Lebenszeit der Pflanze bis zur Fruchtreife längs der Hauptbahnen der organischen Baustoffe zu beobachten (vgl. Abs. 4, 5 und 6).

Die aus diesen zwei, nach meinem Dafürhalten, wichtigsten Ergebnissen der Untersuchung gewonnene Vorstellung lautet:

Die während der Lebenstätigkeit der Pflanze in den Zellkernen auftretenden Proteinkrystalle sind stets der Ausdruck eines Überschusses an plastischem Baumaterial und entstehen wahrscheinlich in den meisten Fällen aus dem gleichen Grunde, wie die transitorischen Stärkekörner, zur Verhinderung eines osmotischen Gleichgewichtes, wenn die Baustoffe im Pflanzenkörper zu den Stätten der Organanlagen reichlicher strömen, als daß dieselben im Augenblicke für den Aufbau der neuen Gewebselemente vollständig verwertet werden könnten.

Daß diese Stoffe, deren Speicherung zur Aufrechterhaltung eines günstigen osmotischen Gefälles einmal notwendig war, da und dort überhaupt nicht mehr verwertet werden, scheint mir bei fortgesetzt reicher Ernährung der Pflanze sehr begreiflich.

Nach dieser Vorstellung über die Bedeutung der Kernkrystalle während der Lebenstätigkeit der Pflanze wird auch die in Abs. 17 festgestellte Tatsache, daß sich in den Geweben des in Nährlösung gezogenen Individuums reichlicher Krystalloide fanden als in einer auf gleicher Entwicklungshöhe stehenden normalen Bodenpflanze, verständlich, da die Fortentwicklung jenes, anfänglich recht gut gedeihenden Individuums knapp vor Erreichung des Entwicklungshöhepunktes infolge Wurzelerkrankung nahezu plötzlich gehemmt, damit aber auch jede Verwertung des einmal gespeicherten plastischen Materials unmöglich wurde.

Innsbruck, Botanisches Institut der Universität.

Tafel-Erklärung.

Von den schematischen Darstellungen auf Tafel 1 sind die Figuren 6, 7, 8 und 9 Bildern getreu nachgezeichnet, die von den betreffenden Objekten auf photographischem Wege bei schwacher Vergrößerung gewonnen wurden. Bei den übrigen Schemen auf Tafel 1 erscheint die Querachse sehr stark übertrieben. Die Dekussion wurde weder hier noch bei den schematischen Zeichnungen auf Tafel 2 berücksichtigt: daher liegen alle Seitengebilde des Sproßsystems in einer Ebene.

w Hauptwurzel, *sw*₁ *sw*₂ . . . Seitenwurzel erster, zweiter . . . Ordnung, *ha* Haustorium, *h* Hypokotyl, *c* Keimblatt, *p* Plumula, *hs* Hauptsproß, *sp* Seitensproß, *bs* Blütenstiel, *1. l.* *2. l.* . . . erstes, zweites . . . Laubblattpaar, *s* Vegetationsspitze, *k*₁ *k*₂ . . . erste, zweite . . . Blütenknospe, *b*₁ erste Braktee, *ka* Kelch, *co* Krone, *a* Staubblätter, *con* Konnektiv, *f* Fruchtblätter, *g* Griffel, *fw* Fruchtknotenwand, *p* Plazenta, *fu* Funikulus, *nu* Samenknope, *es* Keimsack, *i* Integument, *en* Endosperm, *eb* Embryo, *t* Samenschale, *wu* Nabelwulst, *fl* Samenflügel.

Zu der auf Tafel 2 gegebenen Zeichenerklärung ist folgendes zu bemerken:

Als Krystalloide bedeutender Größe sind solche bezeichnet, deren größte Schnittfläche 72 bis 272 μ^2 , häufig noch mehr, beträgt; Krystalloide mittlerer

Größe sind solche, deren größte Schnittfläche 18 bis 70 μ^2 mißt; unter kleinen Krystalloiden sind solche verstanden, die überhaupt nicht meßbar sind, oder deren größte Schnittfläche bis zu 16 μ^2 Inhalt hat.¹⁾

Tafel 1.

1. Keimling, noch von der Testa bedeckt. Gesamtlänge des Hypokotyls und der Wurzel 2,8 cm.
2. Keimling mit einem entfalteten Laubblattpaare. Wurzel mit mehreren Seitenwurzeln. Gesamtlänge des Pflänzchens 6,5 cm.
3. Junges Pflänzchen mit vier entfalteten Laubblattpaaren. Reicher verzweigtes Wurzelsystem, Haustorien an mehreren Stellen. Gesamtlänge 7,5 cm.
4. Pflanze mit versteckten Blütenknospen. Länge des oberirdischen Teiles 12 cm.
5. Pflanze mit sichtbaren Blütenknospen. Die untersten Knospen sehr weit entwickelt. Länge des oberirdischen Teiles 22,3 cm (Gesamtbild dieser Pflanze Fig. 5 auf Tafel 2).
6. Längsschnitt durch die Spitze des Seitensprosses dieser Pflanze.
7. Der Ebene des Tragblattes (b_1) paralleler Schnitt durch die Knospe k_1 derselben Pflanze.
8. Längsschnitt durch die Hauptachse mit dem Knospenpaare k^3 .
9. Vegetationsspitze derselbe Pflanze: Längsschnitt.

Tafel 2.

1. Teil eines Schnittes, der parallel zur größeren Symmetrieebene durch den Fruchtknoten geführt ist. Schematisch. Der Fruchtknoten gehört der Blüte 6 der in Fig. 6 auf dieser Tafel dargestellten Pflanze an.
2. Teil eines Querschnittes durch die unreife Frucht. Schematisch. Der Schnitt ist durch Frucht 6 des in Fig. 7 dieser Tafel dargestellten Exemplars geführt.
3. In der Region des Nabelwulstes geführter Querschnitt durch einen im Reifungsprozesse befindlichen Samen. Schematisch. Aus Frucht 7 der in Fig. 8 dargestellten Pflanze.
4. Ein gleicher Schnitt durch einen reifen Samen.
- 5., 6., 7. u. 8. Schematische Darstellung von vier zur Untersuchung gelangten Entwicklungsstadien der normal ernährten Pflanze.

¹⁾ Um eine der Wirklichkeit möglichst entsprechende Vorstellung von der Größe dieser Gebilde zu geben, schien mir das Flächenmaß der größten durch den Krystall gelegten Schnittebene für eine einheitliche und möglichst einfache Darstellung am zweckmäßigsten.

Die große Mannigfaltigkeit in der Gestalt der Krystalloide (es treten würfelige, tafelige, säulige und stäbchenförmige Gebilde auf) läßt die Anwendung eines Längenmaßes nicht zu: es müßten mindestens zwei Dimensionen in jedem Falle angegeben werden, was eine übersichtliche Darstellung ungemein erschwerte, da die verschiedenen Gestalten nebeneinander vorkommen.

Zur Beurteilung des Flächenmaßes wurden nicht nur die Krystalle in Schnitten einer Richtung verglichen, sondern auch andere Schnittrichtungen desselben Organs zum Vergleiche beigezogen.

Die beste Vorstellung gewänne man allerdings durch Angabe des Raummaßes. Dies wäre aber stets ein reines Phantasieprodukt. Was uns das Mikroskop bei derart starker Vergrößerung und verhältnismäßig dunkler Färbung der Objekte zeigt, sind Flächen, innerhalb welcher man hin und wieder Projektionen von Kanten und Ecken oder Schatten ahnt.

Es braucht wohl kaum erwähnt zu werden, dass Krystalloide verschiedener Größe nebeneinander in einem Gewebe vorkommen. Der häufigste Fall war für die Darstellung stets maßgebend.

Enthielten die Kerne mehrere Krystalloide, so wurde die Summe der einzelnen Flächenmaße in Rechnung gezogen, und die Krystalloide eines Kernes der Einfachheit halber als ein großes Krystalloid betrachtet.

9. Skizze eines *Alectorolophus Alectorolophus* (Scop.) Stern., der es in wirtfreier Einzelkultur bis zur Ausbildung zweier Blüten brachte. $\frac{6}{7}$ der natürlichen Größe.

Tafel 3.

Über die Behandlung der Schnitte, nach welchen die Photographien hergestellt wurden, ist der Text zu vergleichen. Die schöne Differenzierung, die durch die angewendete Zimmermann'sche Doppelfärbung erzielt wurde, tritt hier leider nicht hervor. Im Präparate erscheinen die Krystalloide oder deren Restmassen leuchtend rot, die Nukleolen purpurn, die chromatische Substanz¹⁾ des Kernes blau. Nur in Fig. 2a u. 2b ist eine schwache Differenzierung gelungen, indem die Krystalloide im Vergleiche zu den übrigen Inhaltskörpern heller wiedergegeben sind. Vergrößerung bei allen Figuren 467.

Um die Bilder verständlicher zu machen, will ich der Figuren-erklärung die Angabe der Farben jedesmal beifügen; es soll *r* rot, *p* purpurn und *b* blau bedeuten.

1a, b u. c. Kerne aus der Epidermis des Kotyledo. Sieh Tafel 1 Figur 1. Der zentrale Körper in jedem Kerne *r*, die übrigen Gebilde *b*.

2a u. b. Kerne aus der äußersten Rindenschichte des Hypokotyls. Sieh Tafel 1 Figur 1. Der hellere Körper *r*, die übrigen *b*: der in Figur 2b über dem Krystalloid liegende runde Körper *p*.

3a, b u. c. Kerne aus dem Markgewebe unter dem Blütenvegetationspunkte. Sieh Tafel 1 Figur 7. Der große, meist zentrale Körper *r*, die übrigen *b*.

4. In Teilung begriffener und, rechts davon, krystalloidführender Kern aus dem gleichen Gewebe. Die Zellen liegen in nächster Nähe der Gefäßbündel. Der große Körper im rechtsliegenden Kerne *r*, die übrigen Gebilde *b*.²⁾

5a u. b. Kerne mit Krystalloiden, die sich im Zustande der Auflösung befinden, aus dem gleichen Gewebe, jedoch weiter vom Blütenvegetationspunkte gelegen. Die Gebilde, welche deutlich in Hohlräumen des Kernes liegen, *r*, die übrigen *b*.

6a u. b. Krystalloidfreie Kerne im gleichen Gewebe aus der untersten Region des Blütenstieles. Die kleinen Körper *b*, der gut erkennbare Nukleolus *p*. In Figur 6b erscheint rechts unten ein Kern mit Krystalloidresten.

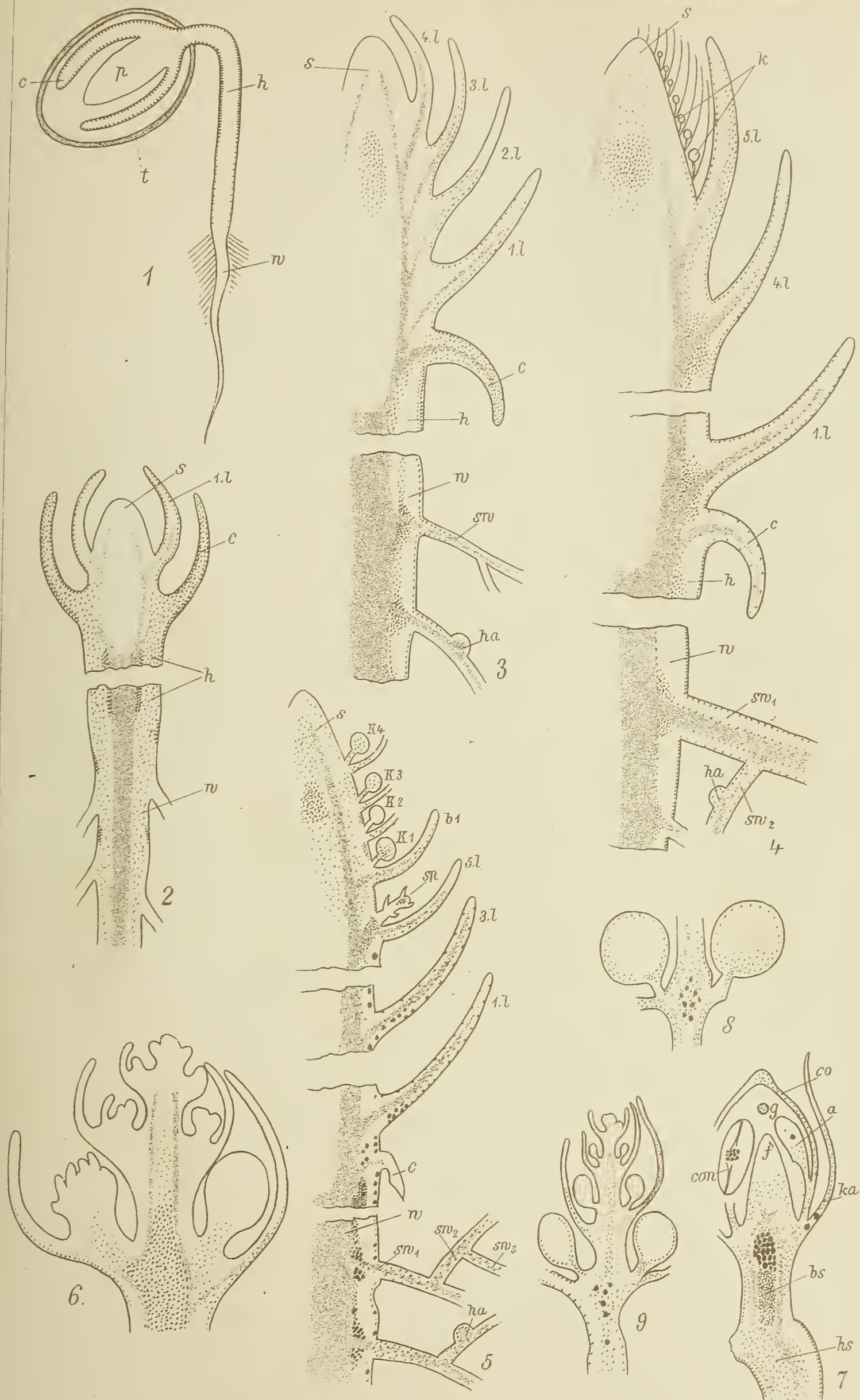
7a u. b. Kerne z. T. krystalloidfrei, z. T. mit Restmassen, aus dem Markgewebe des Hauptsprosses in der Region der Blüte, in deren Stiel sich die vorher beschriebenen Kerne befinden. Die in Hohlräumen des Kernes liegenden Körper *r*, die übrigen *b*.

8. Krystalloidfreier Kern aus einer einem Gefäße anliegenden Parenchymzelle des Blütenstieles. Der Hohlraum zeigt die Gestalt des herausgelösten Krystalloids. Alle Inhaltskörper des Kernes *b*.

¹⁾ Ich benütze diesen Ausdruck für die sich mit Hämatoxylin blau färbenden, bald größeren bald kleineren körnigen Gebilde des Kernes vorsichtshalber. Obwohl es besonders in solchen Geweben, die Zellen in lebhafter Teilung enthalten, unzweifelhaft ist, daß wir es mit Chromosomen zu tun haben, ist es doch fraglich, ob die aus meinen Präparaten gewonnenen Bilder über die Gestalt und Größe dieser Gebilde der Wirklichkeit vollkommen entsprechen. Sublimatalkohol, der die Krystalloide in ihrer natürlichen Gestalt so vortrefflich fixiert, ist vielleicht für die aus Chromatin bestehenden Kernbestandteile nicht das beste Fixierungsmittel. Hier entschiede nur ein Versuch mit den andern üblichen Kernfixierungsflüssigkeiten, den ich jedoch, da für den Zweck dieser Arbeit nicht gerade notwendig, nicht ausführte.

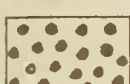
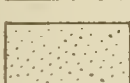
Da bei den photographischen Aufnahmen der Kerne meist auf die Krystalloide oder deren Restmassen eingestellt wurde, erscheinen chromatische Substanz und Nukleolen in den Bildern häufig wie große mißgestaltete Ballen, die sich im Mikroskope durch Verschiebung der Einstellung auflösen. Nur in Kernen, welche der Desorganisation nahe sind, wie z. B. in den Kernen des Endosperms zur Zeit der Auflösung, sind die sich mit Hämatoxylin blau färbenden Massen des Kernes tatsächlich zu größeren Klumpen zusammengeballt.

²⁾ Die dunklen Pünktchen im Plasma sind Luftblasen.

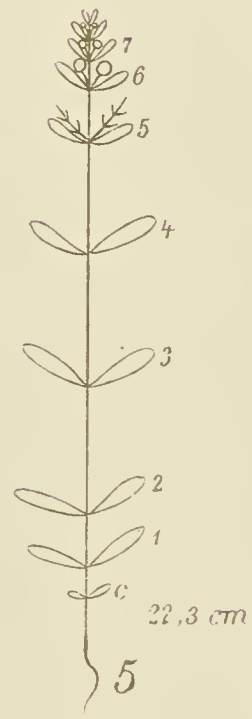
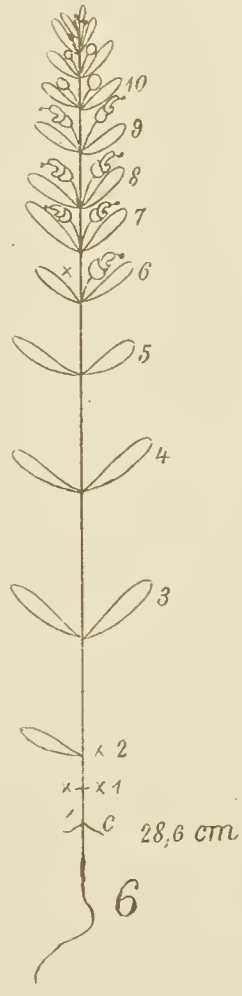
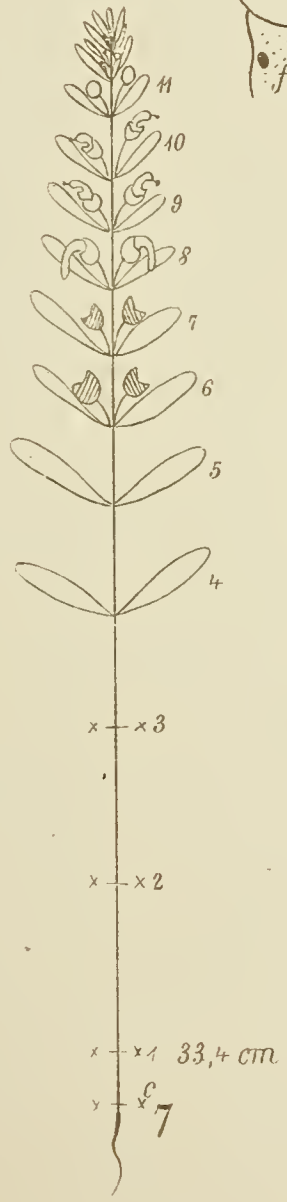
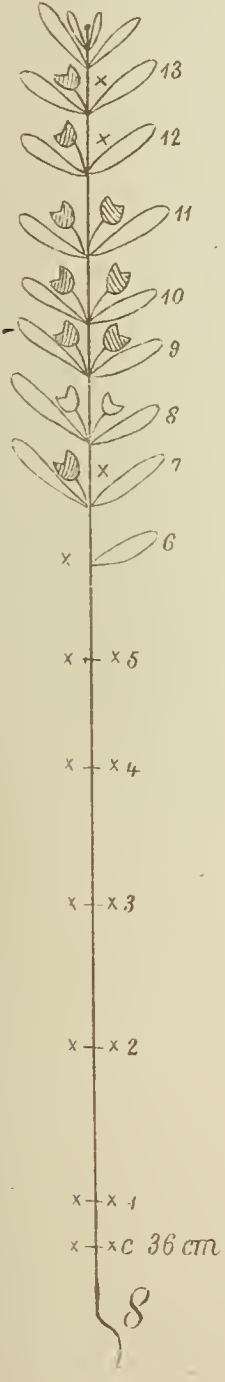
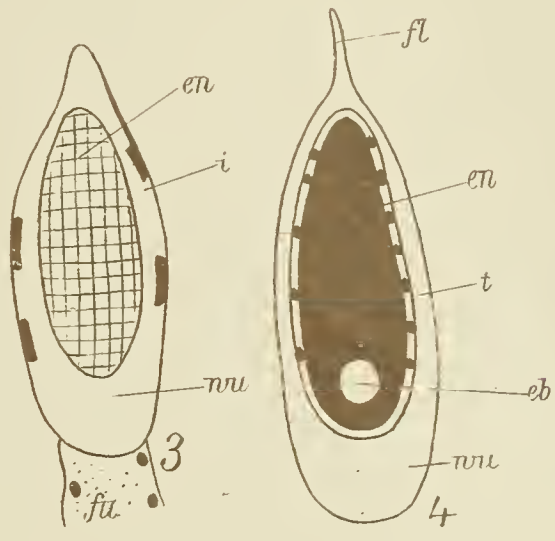
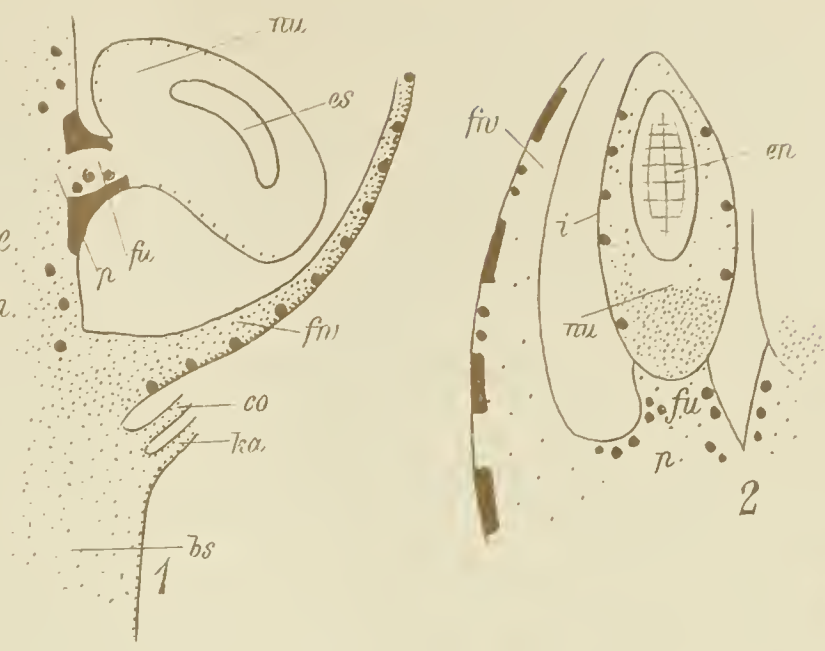


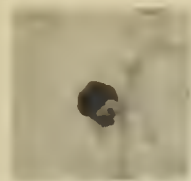
Sperlich del.

Verlag und Druck von C. Heinrich, Dresden A.

-  Kr. von bedeutender Grösse beinahe in allen Kernen.
-  Kr. von mittlerer Grösse beinahe in allen Kernen.
-  Dieselben in einigen Kernen Reste von Kr. bedeutender Grösse.
-  Kleine Kr. beinahe in allen Kernen. Reste von Kr. mittlerer Grösse.
-  Kleine Kr. in einigen Kernen.

- x fehlend
-  Knospe
-  Blüte
-  Blüte mit welker Krone
-  Frucht
-  Taube Frucht

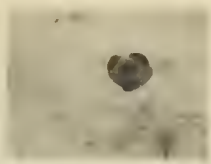




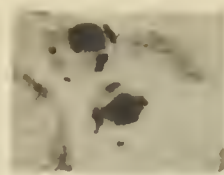
1a



1b



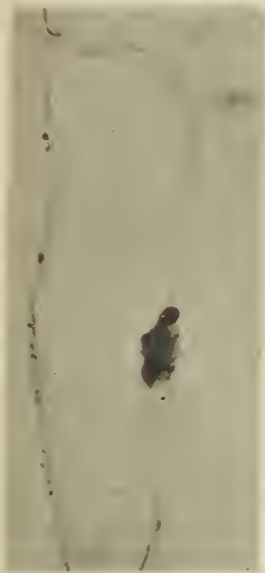
1c



3b



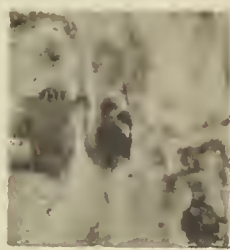
3a



2a



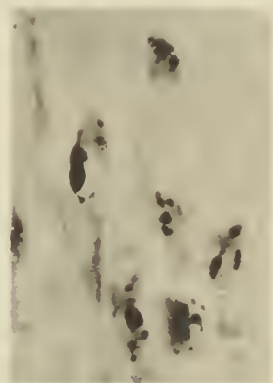
2b



4



3c



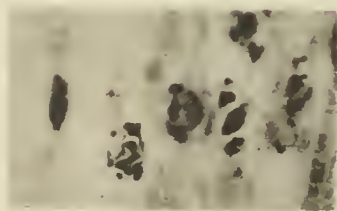
5a



6a



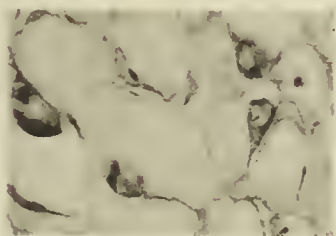
6b



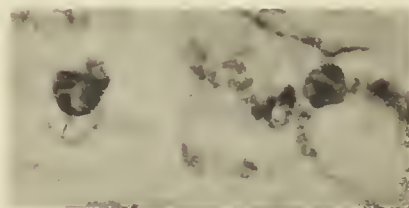
5b



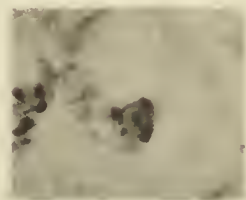
8



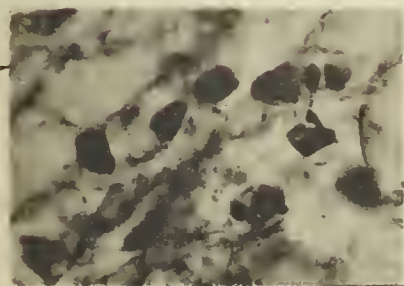
9b



7a



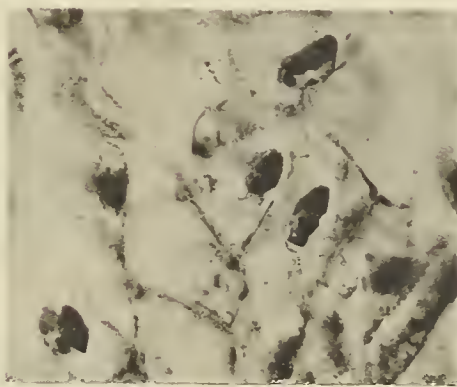
7b



9a



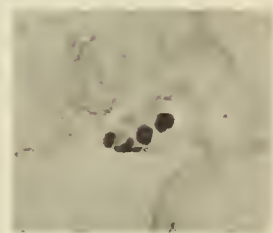
10b



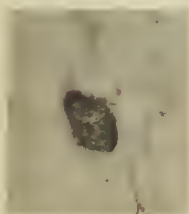
10a



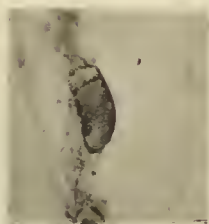
11a



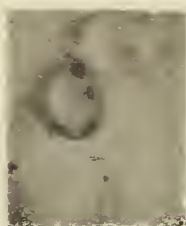
11b



12a



12b



12c



14



13



15

9a. Krystalloidführende Kerne aus dem Konnektive eines Staubblattes derselben Blüte. Fast alle erkennbaren Körper *r*.

b. Kerne mit herausgelösten Krystalloiden aus demselben Gewebe.

10a. Krystalloidführende Kerne aus der Plazenta. Sieh Tafel 2 Figur 1. Fast alle Körper *r*.

b. Kerne mit herausgelösten Krystalloiden aus der Mittelsäule desselben Fruchtknotens.

11a. Krystalloidführender Kern aus der Plazenta einer unreifen Frucht Sieh Tafel 2 Figur 2. Fast alle Körper *r*.

b. Kern mit Krystalloidresten aus demselben Gewebe. Fast alle Körper *r*.

12a, b u. c. Kerne mit herausgelösten Krystalloiden aus der äußersten Schicht der Fruchtwand. Sieh Tafel 2 Figur 2. Die hier nur schwach sichtliche Körnelung im Hohlraum des Kernes *r*, die übrigen Gebilde *b*.

13. Kern mit gelösten Krystalloiden aus dem Integument. Der Schnitt ist durch eine unreife Frucht der in Figur 8 Tafel 2 skizzierten Pflanze geführt. Auch hier die Körnelung *r*, die übrigen Gebilde *b*.

14. Kern mit herausgelösten Krystalloiden aus der Epidermis des Kelches. Der Kelch gehört Blüte 6 der in Figur 6 Tafel 2 skizzierten Pflanze an. Der Hohlraum hat die Konturen der herausgelösten Krystalldgruppe.

15. Kerne mit herausgelösten Krystalloiden aus dem gleichen Gewebe. Dieser Schnitt ist durch den Kelch geführt, welcher die Frucht 6 des in Figur 7 Tafel 2 skizzierten Exemplars umschließt. Alle Körnchen *b*.

Tafel 4.

1. Blühende Pflanze von *Alectorolophus subalpinus* Stern, in Nährlösung gezogen. $\frac{5}{6}$ der natürlichen Größe.

2. Dessen Wurzelsystem. An einzelnen Wurzeln sind Haustorialknötchen bemerkbar.

Für die folgenden Figuren gelten die am Anfang der Erklärung von Tafel 3 gegebenen Bemerkungen.

3a. Kern aus jenem Teile des Nuzellargewebes, welcher der Plazenta am nächsten liegt. Innerhalb eines Hohlraumes deutlich eine Gruppe parallel liegender Kryställchen, die übrigen dunklen Körper *b*. Der Schnitt ist in Figur 2 Tafel 2 skizziert.

b. Krystalloidfreie Kerne aus demselben Gewebe. Alle sichtbaren Körper *b*. Der Schnitt ist in Figur 3 Tafel 2 skizziert.

4. Endospermzelle eines reifen Samens. Nahezu im Zentrum erkennt man die mächtigen Krystalloide des Zellkerns, dessen Konturen nicht bemerkbar sind. Die kugeligen Gebilde, welche die Zelle füllen, sind die ebenfalls *r* gefärbten Aleuronkörner.

5a. Ebenfalls eine Endospermzelle. Das im Zentrum liegende Krystalloid hebt sich von der Masse der Aleuronkörner schwer ab.

b. Dieselbe Zelle, länger exponiert und stärker entwickelt. Das Krystalloid sehr deutlich. Die Buckel, die an den Langseiten des Rhomboids liegen, *b* gefärbt.

c. Eine andere Zelle aus demselben Schnitte.

6a, b u. c. Endospermzellen des keimenden Samens aus peripheren Schichten. Die Zellkernkonturen deutlich. Die im Zentrum der Kerne liegenden Körper *r*, die an der Peripherie liegenden *b*.

7a u. b. Ebensolche Zellen aus zentral gelegenen, der vollständigen Auflösung nahen Schichten. Die in den Kernen (*k*), deren Konturen noch erkenntlich sind, liegenden Körper *b*.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [BH_21_1](#)

Autor(en)/Author(s): Sperlich Adolf

Artikel/Article: [Die Zellkernkrystalloide von Alectorolophus. Ein Beitrag zur Kenntnis der physiologischen Bedeutung dieser Kerninhaltskörper 1-41](#)