

Beiträge zur Kenntniss der Endospermbildung und zur Embryologie von *Taxus baccata* L.

Von
L. Jäger.

(Arbeit aus dem botanischen Laboratorium der Universität Zürich.)

Hierzu Tafel XV—XIX.

Unsere Kenntnisse von der Entwicklungsgeschichte des Embryos und des Endosperms der Nacktsamer zeigen bekanntlich noch namhafte Lücken, obschon durch die bahnbrechenden Arbeiten von Hofmeister, Strasburger und Belajeff die Hauptumrisse eines Gesamtbildes gewonnen sind. In erspriesslicher Weise werden diese Lücken wohl nur ausgefüllt werden können, wenn passende Repräsentanten der Gymnospermen zur Gewinnung möglichst vollständiger Einzelbilder monographisch bearbeitet werden.

Jede mehr oder weniger vollständige Monographie eines Gymnospermenvertreters wird insofern ein dankbares Object sein, als sie nothwendig Klarheit über fragwürdige bisherige Anschauungen und bestimmte Antworten auf bisher unbeantwortete Fragen bringen wird. Dies waren die leitenden Gedanken, welche zum Angriff der vorliegenden Untersuchung geführt haben. Unsere Voraussetzungen erwiesen sich thatsächlich nicht als trügerische, sondern führten im Verlaufe der mühsamen Arbeit zu recht befriedigenden Ergebnissen. Die vorliegende Arbeit befasst sich in monographischer Art mit der Entwicklungsgeschichte des Embryos und des Endosperms von *Taxus baccata*, einer in mehrfacher Beziehung zu solcher Untersuchung einladenden Pflanze, wo es ganz besonders wünschbar schien, ein lückenloses Bild in den oben bezeichneten Entwicklungssphären zu gewinnen.

Das Material für die Untersuchung dieser so prächtigen, tiefgrünen Conifere, die leider auf den Aussterbeetat gesetzt ist, wurde theils auf dem Uetliberg (bei der sog. Faletsche), theils in Gärten und Anlagen von Zürich und Umgebung, wo sie massenhaft als Zierpflanze gezogen wird, gesammelt. Der Uetliberg ist bekanntlich einer der wenigen Standorte, wo *Taxus baccata* noch in grösseren Beständen wild wächst. Die Sammlungszeit erstreckt sich von Anfang März bis Anfang September.

Zu den eingehenderen Untersuchungen wurde fast ausschliesslich Material verwendet, das in Alkohol absolutus fixirt war. Die verschiedenen Entwicklungsstadien der Blüten und Früchte wurden alle 2—5 Tage gesammelt und in Alkohol gelegt.

Das fixirte Material wurde — um die Herstellung guter Präparate zu erleichtern — in üblicher Weise in Celloidin eingebettet. Die Härtung des Celloidins geschah in einem Gemisch von 9 Theilen Glycerin und 1 Theil 70—80proc. Alkohol, eine Modification der gewöhnlichen Herstellungsmethode, die im hiesigen botanischen Laboratorium seit Jahren im Gebrauch ist. Das Celloidin wird dadurch fast so durchsichtig wie Glas und erhält einen zum Schneiden geeigneteren Härtingsgrad.

Kurz nach der eigentlichen Befruchtung der Samenknospen wird das Integument sehr hart und muss daher vor dem Einbetten der Samenknospen im Celloidin entfernt werden. Es geschieht dies am besten in der Weise, dass man die schon fixirten Samenknospen zwischen die Klammern eines Handschraubstockes bringt und die beiden Klammern etwas zuschraubt; die Samenschale ist so spröde, dass sie sofort in zwei Hälften zerspringt. Bei sorgfältiger Manipulation wird das Innere der Samenknospe durch dieses Verfahren nicht beschädigt.

Das in Celloidin eingebettete Material wurde mit freier Hand geschnitten und die Schnitte mit Hämatoxylin tingirt. Zu dieser Färbung wurde ursprünglich die Delafield'sche Lösung verwendet, welche indessen den Kernen von *Taxus* und von vielen anderen Coniferen keinen schönen Farbenton verleiht. Weit bessere Resultate, was die Färbung der Kerne anbetrifft, erhielt ich mit Hämalaun, das allerdings die Zellmembranen weniger gut färbt als die Delafield'sche Hämatoxylinlösung.

Die gefärbten Schnitte wurden nach der Entwässerung in Xylol aufgehellt und in Canadabalsam eingeschlossen. Sowohl bei der Entwässerung wie bei der Aufhellung müssen besondere Vorsichtsmaassregeln getroffen werden, um einerseits eine Erweichung des Celloidins und ein dadurch bedingtes Aneinanderkleben der Schnitte, andererseits um eine Schrumpfung zu vermeiden. Man verfährt am besten so, dass die gefärbten Schnitte nach dem Auswaschen in Wasser zunächst in ca. 96proc. Aethylalkohol, dann in verschiedene Mischungsabstufungen von 96proc. Aethylalkohol und Amylalkohol und endlich durch einige Mischungsabstufungen von Amylalkohol und Xylol in reines Xylol gebracht werden.

Schwierigkeiten bereiten auch die vielen Unregelmässigkeiten und Abweichungen vom normalen Entwicklungsgang, die bei *Taxus* vorkommen, welche im Laufe dieser Arbeit Berücksichtigung finden werden.

Inhaltsverzeichnis.

- I. Weibliche Blüthe: 1. Entstehung und Entwicklung der Blütenknospe.
- 2. Entstehung des Embryosacks.
- 3. Endosperm bildung.
- 4. Bildung und Entwicklung der Archegonien.
- 5. Endosperm und Archegonien.
- II. Männliche Blüthe.
- III. Befruchtung und Embryoentwicklung:
 - 1. Bestäubung.
 - 2. Befruchtung.
 - 3. Theilung des Keimkerns bis zur Etagenbildung.
 - 4. Entwicklung des Embryos.

I. Weibliche Blüthe.

1. Entstehung und Entwicklung der Blütenknospe.

Ueber diesen Gegenstand kann ich mich kurz fassen; denn einerseits sind die Untersuchungen von Strasburger über die Blüten der Coniferen und Gnetaceen im Allgemeinen und über die Blütenknospe von *Taxus* im Speciellen ziemlich erschöpfend¹⁾, andererseits glaubte ich, meine Untersuchungen an *Taxus* hauptsächlich über die zur Zeit viel wichtiger erscheinenden Kapitel der Endosperm bildung, Befruchtung und ersten Entwicklung des Embryo ausdehnen zu müssen.

Die weiblichen Blüten von *Taxus* treten zum ersten Mal fürs unbewaffnete Auge deutlich Ende Februar hervor. Sie sind aber nur schwer zu unterscheiden von den vegetativen Knospen, welche die Blätter erzeugen. Einzig die gelbliche Färbung gibt uns einen Anhaltspunkt für die Blüthenatur. Die vegetativen Knospen zeigen rothbraune Färbung. Allerdings übertreffen die Blütenknospen dann sehr bald an Grösse die vegetativen Knospen. Während dieses Stadiums der weiblichen Blüten erkennen wir die männlichen Blüten schon sehr gut durch ihre zu einer Kugel vereinigten gelblichen Staubblätter, die massenhaft Pollen enthalten; die Windbestäubung findet meistens Mitte März bis Anfang April statt.

1) Strasburger, Coniferen und Gnetaceen, Jena 1872, und Angiospermen und Gymnospermen, Jena 1879.

Ich lasse hier die Ausführungen Strasburger's in seinen „Angiospermen und Gymnospermen“ folgen: „Das Primansprösschen bei *Taxus baccata* bildet zunächst zwei quer zum deckenden Laubblatt inserirte Vorblätter und auf diese folgend nach $\frac{2}{5}$ orientirte Schüppchen. Das achte oder meist erst das dreizehnte dieser Schüppchen trägt eine Achselknospe, welche den Vegetationskegel des Primansprösschens zur Seite drängt und scheinbar die Achse desselben fortsetzt. Dieses Secundansprösschen trägt drei decussirte Schuppenpaare (Fig. 1 Taf. XV) und endet mit dem terminalen Eichen. Manchmal ist auch die nächst tiefere Schuppe des Primansprösschens fertil, das Zweiglein also zweiblühlig.“ Letztere Erscheinung konnte auch ich sehr oft constatiren, wie auch die nachfolgende. Strasburger fährt nämlich fort: „Andererseits kann sich das Primansprösschen zu einem belaubten Zweiglein weiter entwickeln und das fertile Zweiglein zur Seite drängen.“

Die ersten Anlagen der Primansprösschen habe ich nicht untersucht. Nach Strasburger verhält es sich damit folgendermassen: „Die Primansprösschen werden bereits bei Sommeranfang in den Blattachseln der jüngstentwickelten Triebe angelegt; sie bilden zunächst ihre beiden transversalen Vorblätter und dann die nach $\frac{2}{5}$ orientirten Schüppchen aus. Anfang August tritt das Secundansprösschen auf. Der Vegetationskegel desselben erscheint von Anfang an stärker als derjenige des Primansprösschens. Die drei decussirten Schuppenpaare werden rasch entwickelt.“ Bereits Ende Februar des folgenden Jahres übertrifft der Vegetationskegel des Secundansprösschens, jetzt Nucellus genannt, denjenigen des Primansprösschens um das 8—10fache an Grösse. Ferner fällt mir zu dieser Zeit auch auf, dass die Schüppchen schon eine ziemlich bedeutende, gelbe Cuticula aufweisen, die unter dem Mikroskop stark lichtbrechend erscheint. Auch die drei decussirten Schuppenpaare um das Secundansprösschen zeigen Cuticularisirung, doch ist dieselbe nicht so stark hier, wie bei den Schüppchen. Selbstverständlich wird diese Cuticula hier überall als Schutzmittel dienen gegen äussere Einflüsse der noch sehr empfindlichen jungen Blüthentriebe.

„Das Integument tritt dann sofort als ein rings geschlossener Wall in die Erscheinung und erhebt sich weiter als solcher, doch sind meist deutlich zwei sich gegenüberliegende, mit dem letzten Schuppenpaare alternirende Stellen des Walles etwas höher als die benachbarten entwickelt. Im Innern erhebt sich der Nucellus als unmittelbare Fortsetzung des Vegetationskegels des Sprösschens.“

Fig. 2 Taf. XV zeigt den Moment, wo das Integumentum sich gerade erhebt zu beiden Seiten des Nucellus. Die Zellen desselben (hauptsächlich die äusseren) sind im optischen Schnitt ziemlich quadratisch; die Zellkerne sehr gross, fast das ganze Zellinnere ausfüllend; Integument und Nucellus mit Hämatoxylinlösung stärker gefärbt als die übrigen Theile, also plasmareicher. Und hier scheint mir gerade der Ort zu sein, hinzudeuten auf die grosse Veränderung, die dieses eine Integument im Verlaufe der weiteren Entwicklung macht. Der rings geschlossene Wall wächst bis Anfang März über den Nucellus hinweg; die oberen Ränder desselben schliessen nicht ganz zusammen, sondern lassen einen Kanal, den Mikropylengang, offen für den Durchlass der Pollenkörner. Das Pollenkorn gelangt durch diesen Mikropylengang; dann auf dem Nucellus treibt es bekanntlich erst den Pollenschlauch.¹⁾ Damit dieser Mikropylengang nicht in sich selbst zusammenfällt — derselbe erreicht durch das Dickerwerden des Integumentes eine ziemliche Länge — findet man immer zu beiden Seiten des Längsschnittes, d. h. rings um den Mikropylengang eine gelbe, cuticularisirte Schicht, wie sie Fig. 4 Taf. XV zeigt. Die Mikropyle öffnet sich nach oben (in den folgenden Ausführungen verstehe ich unter „oben“ an der Blüten- oder Samenknospe den Theil gegen die Mikropyle und unter „unten“ den Theil gegen das Primansprösschen) mit einem ringförmigen Wulste, wie ihn Fig. 3 Taf. XV deutlich im Längsschnitt demonstirt. In „Coniferen und Gnetaceen“ schreibt Strasburger, dass nach der Bestäubung der Mikropylengang sich schliesse durch Anschwellung des Innenrandes, was auch sehr richtig ist. Doch kommen Ausnahmen vor: Oefters habe ich bemerken können, dass kurz vor der Befruchtung und noch nachher der Mikropylengang geöffnet war, wie das z. B. in Fig. 4 Taf. XV zu sehen ist. Das ursprünglich überall gleichzellige Gewebe des Integumentes lässt bereits Ende März eine Differenzirung beobachten, die während der weiteren Entwicklung immer deutlicher hervortritt: Zu äusserst haben wir eine ziemlich starke, gelb gefärbte Cuticula, welche die grosszellige Epidermis überzieht. (Siehe Fig. 5 Taf. XV.) Hierauf folgt eine Zelllage fast cubischer Zellen, die 2—3 Mal so gross sind als die Epidermiszellen; die Färbung dieser Zellen ist sehr schwach. Weiter nach innen folgt das eigentliche Integumentparenchym, das aussen

1) Siehe auch Belajeff, „Zur Lehre von den Pollenschläuchen der Gymnospermen“. Ber. d. Deutschen bot. Ges. 1891, Bd. IX pag. 280, und Strasburger, „Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen“.

aus radial verlaufenden, gegen den Nucellus zu aus kleinen Zellen besteht und eine beträchtliche Dicke hat. Alle diese Verhältnisse zeigt Fig. 4 Taf. XV etwas schematisirt. In „Coniferen und Gnetaceen“ gibt Strasburger das weitere Verhalten dieser Integumentsschichten an: „Das kleinzellige Gewebe verholzt später und bildet die harte Samenschale (der Verf. constatirt, dass diese Verholzung immer erst nach der Befruchtung beginnt, also etwa Anfangs Juni), während die grossen cubischen Zellen sich mit einer braunrothen Flüssigkeit füllen, der Inhalt der Epidermiszellen dunkel und körnig erscheint, die Cuticularschichten sich gelb färben und zusammen eine braune, dünne Haut bilden, die sich leicht von der Fruchtschale abschaben lässt.“ Diese braune, dünne Haut ist sehr kleberig.

Das Histologische über den Nucellus will ich für den 2. Abschnitt versparen, da dasselbe doch eher dorthin gehört. In „Angiospermen und Gymnospermen“ heisst es weiter: „Ist das in Frage stehende terminale Gebilde, sowie ich es nunmehr annehme, ein Ovulum, dessen Hülle ein Integument, so wird auch der im folgenden Frühjahr sich um das Ovulum erhebende Wall nicht mehr als Cupula, sondern als äusseres Integument oder als Arillus zu deuten sein.“ Die ganz gleiche Entstehung des Arillus wie die des einen Integumentes liesse allerdings den Arillus als äusseres oder zweites Integument deuten. Dieser Arillus nimmt seine bekannte hochrothe Färbung erst im Monat September an, nachdem er vorher lange Zeit fast völlig in seiner Entwicklung stillgestanden; er ist bekanntlich geniessbar und wird im Herbst von Vögeln als Delicatesse aufgesucht.

Noch will ich bemerken, dass an der Grenze zwischen Nucellus und Integument und am unteren Theil des letzteren immer weiss-schimmernde Zellen mit eigener Membran zu sehen sind. Herr Prof. Dr. Dodel hält sie für gerbstoffhaltige Zellen.

Ueber den Gefässbündelverlauf in den Blüthenzweigen von *Taxus* verweise ich auf die diesbezüglichen Ausführungen Strasburger's in seinen „Coniferen und Gnetaceen“ und „Angiospermen und Gymnospermen“. Ein Beitrag dazu wurde auch geliefert von van Tieghem in seiner „Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnétacées.“¹⁾

2. Entstehung des Embryosacks.

In seinen „Angiospermen und Gymnospermen“ gibt Strasburger an, dass der vom Integumentwall umschlossene Nucellus

1) *Ann. d. sciences nat.* 8^{ème} série 1869.

vornehmlich wächst durch Theilung der ersten subepidermoidalen Zelllage im ursprünglichen Vegetationskegel des fertilen Secundansprösschens, dass auch die Epidermiszellen am Aufbau des Nucellus sich betheiligen, indem sie sich durch periklin gerichtete Wände vermehren. Diese Entstehungsweise gebe dem ganzen System den Charakter eines coaxialen, indem diese Nucelluszellen in fortlaufenden Reihen angeordnet sind. Nach unten, sagt Strasburger weiter, stossen diese Zellenreihen auf ein Gewebe grosser, abgerundeter Zellen, welches aus den tiefer gelegenen Zellschichten des Vegetationskegels hervorgegangen ist. Auch der Verf. konnte alle diese verschiedenen Schichten unterscheiden. Die äusseren Zellen des Nucellargewebes sind abgeflacht, quadratisch oder rechteckig im optischen Schnitt, während die inneren vorwiegend rundlich oder unregelmässig umrissen sind (Fig. 6 Taf. XV). Auffallend ist hier auch, dass das Plasma auch im bestfixirten Material ganz von den Zellwänden sich abgelöst hat; letztere sind so fein, dass man sie leicht übersehen kann. Sehr oft liegt der Zellkern der Nucelluszellen nicht in der Mitte der Zelle, sondern am Rande. Gegen die Mitte des Nucellus sind gewöhnlich die Zellen gedrängter und viel stärker gefärbt, also plasmareicher, eine Erscheinung, welche schon Anfang März zu beobachten ist. Eine raschere Kerntheilung und das Zusammenstossen der coaxialen Zellenreihen in der Mitte mögen diese Thatsache erklärlich machen.

Bei den Präparaten, die mit Hämalaun gefärbt wurden, konnte ich Folgendes beobachten: Die Zellen des Nucellargewebes enthalten neben den Zellkernen noch deutlich kleine, blau gefärbte Körner, die jedoch viel kleiner als die Zellkerne und ebenso scharf umschrieben sind. Die Anzahl dieser blauen Körner ist nicht in allen Zellen dieselbe; sie ist verschieden je nach der Lage der betreffenden Zelle. Die Zellen des oberen Theiles des Nucellus enthalten die meisten dieser Körner; gegen unten ist eine Abnahme zu verzeichnen. Was sind diese erst durch Hämalaun blaugewordenen Körner? Beim Abschnitt über Endosperm Bildung werden wir sehen, dass auch in den Endospermzellen solche blau gefärbte Körner vorhanden sind. Dort hat die Untersuchung ergeben, dass man es jedenfalls mit Aleuronkörnern zu thun hat. (Das Nähere siehe in Abschnitt 3.) Diese fraglichen Körner in den Nucellarzellen dürften wohl eine analoge Function haben wie die Aleuronkörner, wenigstens zeigen sie auffallende Aehnlichkeit mit den untersuchten Gebilden der Endospermzellen. Die meisten dieser Körner finden wir kurz vor der Embryosackbildung. Mit der Embryosack- und Endosperm Bildung findet eine Abnahme

derselben statt und ich hege die Vermuthung, dass dieselben, nachdem sich die Archegonien gebildet haben, ganz aus den Nucelluszellen verschwunden sind. Zwei Präparate bestärken mich in dieser Vermuthung: Beim einen mit schon ziemlich grossem Endosperm sind diese Körner fast ganz verschwunden, ebenso beim anderen mit schon vorhandenen Archegonien. Also Abnahme und Verschwinden dieser Körner mit dem Heranwachsen des Embryosacks. Steht das wohl in einem Zusammenhange mit einander? Werden diese Körner als Baumaterial benützt für das sich bildende Endosperm? Diese Vermuthung liegt sehr nahe.

Schon im Jahre 1851 berichtet uns Hofmeister in seinem klassischen Werke „Vergleichende Untersuchungen höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen“ über die Entstehung des Embryosackes bei *Taxus*. Er schreibt dort: „Bei *Taxus* sind es mehrere im Mittelpunkt des unteren Theils des Eikerns gelegene, von in schalige Schichten geordnetem Zellgewebe umgebene grössere Zellen, welche die Anlagen zu Embryosäcken darstellen. Bald nach dem Verstäuben des Pollens lockert das jene Zellen umgebende Gewebe sich auf. Es beginnt eine beträchtliche Grössenzunahme der werdenden Embryosäcke, die in vielen Fällen nur in einem derselben andauert, während die übrigen im Wachstum zurückbleiben, verschrumpfen und gleich den aufgelockerten Zellen des umhüllenden Gewebes endlich aufgelöst und vom Embryosack verdrängt werden. Oft aber bilden sich auch zwei jener grösseren Zellen zu Embryosäcken.“ Ausführlicher und zugleich erschöpfend schreibt dann Strasburger in seinen „Angiospermen und Gymnospermen“: Die Embryosackmutterzelle resp. die Embryosackmutterzellen von *Taxus* gehen jedenfalls schon aus dem ersten Theilungsschritt der subepidermoidalen Schicht hervor. Diese Zellen sind freilich zunächst nicht von den benachbarten zu unterscheiden, doch finden wir sie später, wo sie sich markiren, als Endzellen der aus der subepidermoidalen Schicht hervorgegangenen Reihen. Die Embryosackmutterzellen treten erst scharf hervor nach der Bestäubung, wenn das Integument fest am Scheitel zusammenschliesst. Sie sind langgestreckt und führen mehr protoplasmatischen Inhalt als ihre Nachbarn, welche hingegen durch reichen Stärkeeinschluss ausgezeichnet sind. Eine, meist die mittlere oder auch mehrere der Mutterzellen, zerfallen nun in drei, wohl selten mehr, über einander liegende Zellen. Dann sieht man die unteren Zellen, sich vergrössernd, die beiden oberen verdrängen. Die Entwicklung des Embryosacks schreitet dann rasch weiter fort; er zerstört in dem Maasse als er wächst das Gewebe in seinem Umfang.

Leider konnte ich die eigentlichen Embryosackmutterzellen nicht beobachten; um so häufiger dann die Derivate dieser Mutterzellen, die Tochterzellen, deren eine davon den Embryosack liefert. Schon Anfang oder Mitte April kann man in dem bis dahin homogenen Nucellargewebe in der Mitte des Nucellus auf der Insertionshöhe des Integuments ein Sichlängsanordnen der Nucellarzellen bemerken, die Zellen werden länger und viel plasmareicher als die umliegenden. Unter diesen befinden sich wohl die eigentlichen Embryosackmutterzellen. Fig. 7 Taf. XV zeigt uns nun sehr deutlich die drei (oder vier?) Tochterzellen, welche durch Theilung einer mittleren Mutterzelle entstanden sind; die umliegenden sehr plasmareichen Zellen bilden einen dichten Kranz, sie sind plattgedrückt; die Tochterzellen selbst sind weniger plasmareich, weil das Plasma der einen Zelle auf drei Zellen vertheilt worden ist. Fig. 8 Taf. XV ist ein etwas weiter vorgeschrittener Zustand: jedenfalls zwei Mutterzellen sind in je drei Tochterzellen zerfallen, welche über einander liegen. Die untere Zelle der einen Reihe ist schon am grössten und zeigt neben dem Zellkern zwei Vacuolen. Sie wird jedenfalls durch Vergrösserung zum Embryosack; die anderen Zellen werden dadurch verdrängt.

Der heranwachsende Embryosack nimmt nach und nach birnförmige Gestalt an (Fig. 9 Taf. XV). Das schmälere, kegelförmig verjüngte Ende ist gegen die Mikropyle gerichtet und es findet auch hier die stärkste Auflösung des Nucellargewebes statt; der Embryosack dehnt sich überhaupt nach oben viel mehr aus als nach unten. Ich will hier auch bemerken, dass bei einem Embryosack mittlerer Grösse (wenn im Inneren schon Endosperm gebildet) das untere Ende immer noch in der Insertionshöhe des Integumentes liegt oder wenig darunter, während das obere Ende schon ziemlich gegen die Nucellusspitze (oder Knospenwarze, auf welche die Pollenkörner zu liegen kommen) gewachsen ist.

Eine Ausbildung von zwei gleichwerthigen und ebenmässig sich entwickelnden Embryosäcken bei *Taxus*, wie Hofmeister berichtet, habe ich bei meinen sehr zahlreichen Präparaten nie wahrgenommen; dieselbe muss jedenfalls sehr selten vorkommen. Es ist mir während der ganzen Untersuchung nur einmal begegnet, dass, während der in der Mitte gelegene Embryosack schon Endosperm zeigte, sich also normal entwickelte, ein zweiter kleiner Embryosack darüber in der Entwicklung weit zurückgeblieben war, nämlich erst freie Kerne aufwies. Wahrscheinlich würde dieser zweite Embryosack bald ganz verdrängt worden sein (Fig. 10 Taf. XV).

Ueber das merkwürdige Verhalten des Eindringens des Pollenschlauches in das Nucellargewebe und der damit zusammenhängenden Veränderungen siehe unter „Bestäubung“. Noch möchte ich auf die schematische Darstellung der Fig. 11 Taf. XV verweisen, welche uns eine klare Vorstellung der Lagerungsverhältnisse aller bis jetzt besprochenen Blüthentheile gibt.

3. Endosperm bildung.

Wieder ist es Hofmeister, der schon 1851 uns über Endosperm bildung bei *Taxus* grundlegende Mittheilungen macht. Er schreibt in seiner schon genannten Arbeit „Vergleichende Untersuchungen höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen“ Folgendes: Der Kern der zum Embryosack bestimmten Zelle wird früh absorhirt, sie nimmt dabei gewöhnlich Flaschenform an. Bald zeigen sich in ihrem oberen Theile gleichzeitig zwei neue Kerne der die Innenwand auskleidenden Schleimschicht eingebettet. Bald treten auch im unteren Theile des jungen Embryosacks mehr und mehr Zellkerne in ähnlichen Lagenverhältnissen auf. Bei ihrem Entstehen sind sie häufig ohne Kernkörperchen, während auf späteren Altersstufen Kernkörperchen nie vermisst werden. Um jeden der der Innenwand des Embryosacks angelagerten Kerne bildet sich eine Zelle. Bald schliessen die Wände der jungen Zellen sich aneinander; so füllt sich der Embryosack mit geschlossenem Zellengewebe, ausgenommen sein verjüngtes oberes Ende, welches noch lange freischwimmende Zellkerne enthält, bis endlich auch in diese Spitze hinein die Parenchymbildung sich fortsetzt.

In Strasburger „Ueber Befruchtung und Zelltheilung“ 1877 lesen wir folgende Notiz: Der primäre Zellkern des Embryosacks wird bei den Coniferen bald aufgelöst und freie Zellen bilden sich im Wandbeleg; sie füllen, sich seitlich vereinigend und weiter durch Theilung vermehrend, alsbald den ganzen sich rasch vergrößernden Embryosack aus. Diese Notiz resümiert offenbar die Angaben in Hofmeister „Vergleichende Untersuchungen höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen 1851“ und Strasburger „Befruchtung bei den Coniferen“ 1869. Schon 1879 berichtigt Strasburger in „Angiospermen und Gymnospermen“ die Auffassung, dass der primäre Kern des Embryosacks aufgelöst werde, indem er sagt, dass in Wirklichkeit der primäre Embryosackkern sich theile und ebenso seine Nachkommen. Diesbezügliche Figuren von *Larix*, *Pinus Pumilio*, *Gnetum*, *Picea* bestätigen diese Auffassung. Ebenso finden wir neue

Belege dafür bei *Ephedra helvetica*.¹⁾ Fig. 8 Taf. XV zeigt uns den noch sehr kleinen Embryosack mit einem einzigen Zellkern, dem primären Embryosackkern; das Plasma ist vacuolig.

Es war mir nicht vergönnt, im jungen Embryosack die Stadien der Zwei-, Vier- und Achtkernigkeit beobachten zu können, so dass deshalb diesbezügliche Figuren fehlen. Es kommt das vielleicht daher, dass der noch sehr junge Embryosack beim Schneiden sehr leicht herausgerissen wird; wenigstens konnte ich sehr oft kleine Lücken in der Mitte des Nucellus sehen. Sehr wahrscheinlich werden auch hier die Kerne bei der Vier- oder Achtzahl vom Protoplasma, in welchem sie eingebettet sind, gegen die Embryosackmembran gezogen und werden auf diese Weise wandlagernd. Bei den folgenden Figuren, bei welchen 16- oder 32-Kernigkeit vorhanden ist, kleiden die Kerne immer die Wand des Embryosacks aus. Fig. 12 Taf. XV zeigt uns einen leider sehr stark gefalteten jungen Embryosack, bei dem ich etwa 10 freie Kerne zählen kann; in Wirklichkeit sind es wahrscheinlich 16 Kerne, also viermalige Zweitheilung des Embryosackkerns und seiner Derivate. In Fig. 13 Taf. XV haben wir einen Embryosack, bei welchem nach der fünften Zweitheilung ungefähr 32 Kerne entstanden sind. Der Embryosack ist der einen Hälfte beraubt und sehen wir noch die aufgeschnittenen Ränder. In der Mitte bemerken wir sehr deutlich die wandständigen Kerne, die ich etwas genauer beschreiben will. Dieselben sind noch ziemlich gross, trotzdem schon fünf Theilungen stattgefunden; ihr Umriss variirt zwischen Kreis und Ellipse, die Abgrenzung ist sehr scharf. Die Färbung ist nicht sehr stark. Im Innern des Kerns beobachte ich viele kleine Körnchen, die von verschiedener Grösse sind; das eine (oder mitunter auch zwei) Kernkörperchen ist von einem hellen, stark lichtbrechenden Hof umgeben, der fast nicht gefärbt erscheint; es hat excentrische Lage. Am Rande dieses Hofes ist eine Ansammlung der grösseren Körnchen. Das Protoplasma selber im Embryosack zeigt schwache Färbung, um so besser sieht man dann das sehr grobe Maschenwerk darin, welches beim ersten Anblick den Eindruck von Kernspindeln macht. Dieses Maschenwerk zeigt sich hauptsächlich zwischen den Kernen. Bei den Angiospermen ist bekanntlich dieses Maschenwerk viel feiner.

In seiner Abhandlung über *Ephedra helvetica* fällt es Jaccard auf, diesen freien Kernen immer unter stets gleichen Erscheinungen zu begegnen, d. h. alle getheilten Abkömmlinge des Embryosackkerns

1) Vgl. Paul Jaccard, *Recherches embryologiques sur l'Ephedra helvetica*.

in demselben Stadium der Ruhe resp. in Theilung anzutreffen. Er wirft dann die Frage auf: Zeigt nun diese Erscheinung dieselbe Regelmässigkeit und dieselben Eigenschaften bei allen Gymnospermen? Für *Taxus* verhält es sich folgendermassen: Bei allen jungen Embryosäcken, in welchen Zellbildung noch nicht eingetreten, konnte ich immer die freien Kerne (32 oder 64 an der Zahl) alle in demselben Zustand beobachten und zwar immer in dem oben beschriebenen Zustand der Ruhe. Die einzelnen Kerne unterschieden sich etwa nur durch ihre Form und durch die Anzahl der Nucleoli. Theilung der freien Kerne bekam ich nie zu Gesicht (konnte deshalb auch hier die Chromosomenzahl nicht bestimmen). Doch sagt schon Strasburger in „Angiospermen und Gymnospermen“, dass es schwer sei, Theilungszustände dieser Kerne zu fixiren, da alle die Theilung a tempo ausführen. Also auch bei *Taxus* würde die oben von Jaccard erwähnte Regelmässigkeit zu constatiren sein.

Die freie Kerntheilung im Embryosackwandbelag schreitet fort; der junge Embryosack gewinnt gleichzeitig mehr und mehr an Ausdehnung; er wird „ausgespannt“. Wie ich schon bemerkt, kann man schon bei 32-Kernigkeit die von Kern zu Kern sich spannenden groben Maschen (Fasern) beobachten. Bei *Taxus baccata* tritt dann gewöhnlich ungefähr bei 256-Kernigkeit, also nach der achten Zweitheilung, die Zellwandbildung um die bis jetzt freien Kerne ein. (Diese Vielzellbildung kann vielleicht auch schon nach der siebenten Zweitheilung eintreten.) Kurz vor dieser Zellwandbildung haben sich die Inhaltsbestandtheile des Embryosacks etwas verändert; die Kerne sind alle schön kreisrund, die Körnchen im Innern alle gleich gross geworden. Das Kernkörperchen hat den hellen, lichtbrechenden Hof um sich herum verloren; es tritt überhaupt nicht mehr so scharf hervor. Dass die Kerne kleiner geworden sind als bei Wenigkernigkeit, ist selbstredend. Die Zellwände sind in der Mitte der erwähnten Protoplasmafaser oder der Verbindungsfäden der Kerne entstanden, nachdem vorher dort die Zellplatten gebildet wurden. Diese Zellwände sind kurz nach ihrer Entstehung noch sehr zart und fein.

Die so entstandenen Zellen sind alle einkernig und haben unregelmässige, sechseckige Gestalt im optischen Schnitt.

Fig. 14 Taf. XV zeigt uns diese eben beschriebenen Verhältnisse. Sehr selten kommt es vor, dass bei der Zellwandbildung ein ganzer Haufen von Kernen in eine einzige Zelle eingeschlossen wird, wie das Fig. 15 Taf. XV illustriert (bei Angiospermen eine nicht seltene Erscheinung). Diese Thatsache darf aber nicht mit der später zu erwähnenden

Vielkernigkeit der fertigen Endospermzellen verwechselt werden. Es kann auch die Frage aufgeworfen werden: Tritt die Zellwandbildung um alle Kerne gleichzeitig auf oder schreitet dieselbe von einem Theil des Embryosacks zum anderen? Sichere Anhaltspunkte darüber habe ich nicht finden können. Doch scheint mir das gleiche Präparat, von welchem auch Fig. 14 Taf. XV her stammt, anzudeuten, dass die Zellwandbildung vom unteren Theil des Embryosacks nach oben fortschreitet.

Die Zellwandbildung bei *Taxus* fiel im Untersuchungsjahre ungefähr in die Zeit zwischen dem 22. und 24. Mai; doch dürfte das je nach der Witterung des betreffenden Jahres verschieden sein.

Sind die Zellen gebildet, so ist die Embryosackwandung mit einer einzigen Schicht von Endospermzellen ausgekleidet, wie das Fig. 16 Taf. XVI auf dem Querschnitt und Fig. 17 Taf. XV auf dem Längsschnitt deutlich demonstrirt. Bei *Picea* wird eine doppelte Schicht von Zellen an der Embryosackwand gebildet. (Nach Strasburger.)

Nachdem die Auskleidung der Embryosackwandung vollendet ist, schickt sich jetzt der Embryosack an, auch die in seinem Innern entstandene Höhlung mit Endospermzellen auszufüllen, also die Bildung des ♀ Prothalliums resp. des späteren Nährgewebes für den Embryo weiterzuführen. Die Kerne der bis jetzt entstandenen Zellen theilen sich und auf jede Kerntheilung folgt sofort eine Zellenbildung; diese einfache Zellvermehrung schreitet fort gegen das Embryosackinnere. Die Schnitte in Fig. 16, 17, 18 bis 22 geben uns eine klare Vorstellung von der Bildung des weiblichen Prothalliums. Bei Fig. 18 Taf. XVI sehen wir keine embryosackwandständige Kernschicht mehr; die früher quadratischen oder rechteckigen Zellen (siehe Fig. 16 und 17 Taf. XVI und XV) haben ihre Grösse und ihre Gestalt enorm verändert; sie haben sich gegen das Innere des Embryosacks verlängert. Durch diese Verlängerung und dieses Hineinwachsen wird naturgemäss die Embryosackhöhlung immer kleiner, bis die Zellen in der Mitte zusammenstossen (siehe Fig. 19 Taf. XVI) und die Höhlung gänzlich verschwunden ist. Die Zellkerne haben auch ihre Lage verändert, indem sie nach innen gerutscht sind. Ihr Weg ist vorgeschrieben durch die radialen verlängerten Wände. Auf einem gewissen Stadium theilen sich dann diese Kerne karyokinetisch, es bildet sich sofort eine tangentielle Zellwand dazwischen und wir sehen jetzt zwei radial angeordnete Zellen. Fig. 18 Taf. XVI zeigt solche Stadien nebst anderen, wo der Kern noch nicht getheilt ist. Also diese Theilung tritt bei verschiedenen Kernen zu verschiedener Zeit ein. In Fig. 18 Taf. XVI sehen

wir ferner, dass im Innern noch eine Höhlung ist, indem die Zellen in der Mitte sich noch nicht gegenseitig erreicht haben. Die Zellkerne selbst zeigen bei diesen Veränderungen immer dasselbe Aussehen. Fig. 19 Taf. XVI demonstriert das Stadium, bei welchem die verlängerten Zellen in der Mitte zusammengestossen, also die Höhlung vollständig verschwunden ist. Nicht alle Zellen sind jedoch gleich lang geworden; einige mussten ihr Wachstum schon früh einstellen, weil kein Platz zur Entwicklung mehr da war. Die anderen Zellen waren schon alle in der Mitte zusammengestossen und hatten so die Höhlung ausgefüllt. Auch hier kann man schon wieder einige tangentielle Zellwände bemerken. Die verlängerten, radial angeordneten Zellen selbst sind sehr schwach gefärbt, also plasmaarm und stechen auffallend von den umgebenden Nucellarzellen ab, die sehr intensive Färbung zeigen. Wir haben gesehen, dass zunächst je zwei radial angeordnete Zellen entstanden sind; durch weitere Theilungen der Kerne und sofortige Zellbildung erhalten wir eine ganze Reihe radial angeordneter Zellen, alle neuen Zellwände sind tangential und so erhalten wir schliesslich Bilder, wie die Figuren 20, 21 und 22 sie liefern. In Fig. 20 Taf. XVI sehen wir diese Verhältnisse einmal auf einem Längsschnitt; wir sehen hier häufig zwei tangentielle Zellwände, mitunter nur eine oder auch gar keine. Fig. 21 Taf. XVI zeigt einen ähnlichen Längsschnitt, sehr wenig weiter entwickelt. Fig. 22 Taf. XVI ist ein weiter vorgeschrittenes Stadium; es sind hier 6—9 tangentielle Zellwände entstanden. Das Ganze bildet einen sonnenstrahlenförmigen Anblick, indem alle diese Reihen von der Mittellinie des Embryosacks, d. h. vom Mittelpunkt dieses Querschnitts ausstrahlen. Die äusseren Zellen einer Reihe sind rechteckig. Gegen die Mitte hin nehmen sie bei derselben Reihe schliesslich quadratischen Umriss an.

Das ist in kurzen Zügen die Entwicklungsgeschichte des Endosperms in seinem ersten Stadium; die weitere Entwicklung werden wir im 5. Abschnitt kennen lernen.

Es mögen zum Schlusse dieses Abschnittes einige Angaben über die Chromosomenzahl bei der Kerntheilung von Endosperm- und Nucelluszellen gemacht werden. *Taxus baccata* kann freilich nicht als eine für das Kerntheilungsstudium günstige Pflanze bezeichnet werden, indem die Kerne nur eine mittlere Grösse besitzen und sich im Allgemeinen nicht gut färben. Trotzdem bot sich mir die Gelegenheit, bei dem Studium meiner zahlreichen Präparate einige Kerntheilungsfiguren aufzufinden, welche als Stütze für die von Dr. Overton ausgesprochenen Sätze über die Beziehungen zwischen der Reduction

der Chromosomen und dem Generationswechsel bei den Gymnospermen dienen können. Allerdings gelang es mir nicht, die Zahl der Chromosomen bei den wahrgenommenen Kerntheilungsfiguren genau festzustellen. Das eine Präparat enthält eine Kerntheilungsfigur im Nucleus und zwar jedenfalls gerade im Stadium der Kernplatte kurz vor der Längsspaltung der Chromosomen. In dieser Figur kann ich elf Chromosomen sicher zählen und im Ganzen sind es deren vermuthlich 16 an der Zahl. — Das andere Präparat zeigt Kerntheilungsfiguren der Endospermzellen in einem früheren Stadium der Endospermentwicklung, und hier konnte sowohl Privatdocent Dr. Overton als ich constatiren, dass sehr wenige Chromosomen vorhanden sind, keinesfalls mehr als acht. In diesen Kerntheilungsfiguren waren die Chromosomen schon der Länge nach gespalten und die Tochterchromosome hatten die Pole der Theilungsfigur bereits erreicht. Also finden wir auch hier in dem Endosperm d. h. in der geschlechtlichen Generation die reducirte Anzahl der Chromosomen.

4. Bildung und Entwicklung der Archegonien.

Die Entstehung der Archegonien fällt in die Zeit, wo das Endosperm noch ziemlich klein ist, etwa auf Ende Mai oder Anfang Juni. Einzelne Zellen, die im oberen Theile des Endosperms liegen, vergrössern sich und werden plasmareicher; bei weiterer Volumzunahme werden sie schliesslich zu eigentlichen Archegonien, nachdem vorher noch eine Theilung stattgefunden. (Es kann auch vorkommen, dass gar keine Archegonien vom Endosperm gebildet werden, wie das ja häufig bei Prothallien von Kryptogamen vorkommt.) Interessant ist, dass neben erst im Entstehen begriffenen Archegonien mitunter auch schon fertig gebildete sich befinden. Die verschiedenen Archegonien ein und desselben Embryosacks sind also verschieden weit entwickelt. Ich habe Präparate, wo neben drei dicht aneinander liegenden, vergrösserten Endospermzellen auch schon drei mittelgrosse Archegonien zu sehen sind; ja, es kann sogar vorkommen, dass neben erst entstehenden Archegonien auch schon ins Endosperm eingeführte Embryonen zu finden sind. Gleichzeitig mit dem sich bildenden Archegonium erleiden auch die zunächst liegenden Endospermzellen eine Veränderung, die sich in Inhalt und Form kund gibt und sie von den anderen Endospermzellen scharf auszeichnet. Es bildet sich die Hüllschicht. Fig. 23 Taf. XVI zeigt uns dieselbe im optischen Schnitt; die sie bildenden Zellen sind kleiner und von regelmässigerer Form, als die umliegenden Endospermzellen, auch die Kerne sind deutlicher

und chromatinreicher. (Dieselben dürften jedenfalls sehr günstig für Kernteilungsuntersuchungen sein.) Wie schon erwähnt, geht die zum Archegonium werdende Endospermzelle eine Theilung ein; dadurch zerfällt sie in die eigentliche Eizelle oder Centralzelle und in die Halszelle. Leider konnte ich den Zeitpunkt dieser Theilung nicht bestimmen. Die Halszelle zerfällt nochmals in einige Zellen, indem sich eine Scheidewand in der Richtung der Längsachse des Archegoniums bildet. (Es sind wohl zwei Scheidewände, von denen die eine nicht sichtbare parallel zur Ebene der Zeichnung verläuft. Dadurch entstehen vier in einer Ebene liegende, übers Kreuz geordnete Halszellen.) Diese Verhältnisse zeigt Fig. 24 Taf. XVI klar.

„Sehr schön und deutlich ist der centrale Kern des Eies bei *Taxus* zu sehen“, sagt Strasburger in „Coniferen und Gnetaceen“; auch ich habe diesbezügliche sehr schöne Präparate. Fig. 25 Taf. XVI zeigt uns ein solches. Das Archegonium selbst ist langgestreckt ellipsoidisch (meistens ist es von unregelmässiger Umgebung, was wohl von der Fixirung herkommt); der Kern des Eies ist scharf umschrieben, um ihn herum bemerkt man mitunter eine sehr schöne Cytoplasmastrahlung. In seinem Innern hebt sich der Nucleolus, welcher wohl einen Krystall oder eine Vacuole einschliesst, deutlich hervor. Um diesen Nucleolus herum bemerken wir die Chromatinkörnchen; diese Körnchen sind wahrscheinlich durch Fäden mit einander verbunden oder es sind die optischen Querschnitte von dicht verschlungenen Fäden. Nicht das ganze Innere des Nucleus wird von dieser Chromatinsubstanz angefüllt, sondern nur etwa ein Drittel (mitunter gar nur ein Sechstel); wir haben also neben der Chromatinsubstanz noch eine Kernhöhle. Die Archegonien liegen normalerweise 2—3 Endospermzellagen unter dem oberen Rand des Endosperms; wir werden im folgenden Abschnitt sehen, dass hierin eine Aenderung eintritt, indem die Archegonien später tiefer ins Endosperm zu liegen kommen. Ausnahmsweise kann auch eine in der Mitte des Endosperms sich befindliche Zelle zum Archegonium anwachsen. Ueber die Vacuolen im Archegonium will ich das Nähere in Abschnitt 5 erwähnen.

5. Endosperm und Archegonien.

Eine ganze Menge von auffallenden Erscheinungen, die hauptsächlich das Endosperm betreffen, sowie das Fehlen von genauen Details in der diesbezüglichen Litteratur mögen diesen Abschnitt rechtfertigen.

Wir haben in Abschnitt 3 das Endosperm verlassen auf dem

Stadium, wo die Embryosackhöhlung mit Endosperm erfüllt, das ♀ Prothallium demnach als compacter, grosszelliger Gewebekörper gebildet war. Damit hat aber die Entwicklung des Endosperms noch nicht aufgehört. Die bis jetzt entstandenen Endospermzellen theilen sich weiter. Diese Thatsache springt sofort ins Auge, wenn wir die Grösse des Endosperms unmittelbar nach der Entstehung des ♀ Prothalliums vergleichen mit viel späteren Stadien, wo Embryonen schon gebildet wurden. Während im erstbeschriebenen Stadium das Endosperm vielleicht ein Sechstel des ganzen Nucellus einnimmt, füllt dasselbe später fast den ganzen Nucellus aus; nur im unteren Theil ist das Endosperm noch durch eine schmale Zone von Nucellusgewebe gegen das Integument abgesetzt. Fig. 26 Taf. XVI zeigt uns auf einem Querschnitt das weiter entwickelte Endosperm, in welchem schon Archegonien zu sehen sind. Dasselbe hätte sich hier wohl noch mehr vergrössert. In der Mitte desselben fällt sofort eine Zone von stärker gefärbten und kleineren Endospermzellen auf; auch die Zellkerne sind hier stärker gefärbt. Auf dem Längsschnitt müssen wir demnach eine gleiche Zone, in der Mittellinie des Endosperms verlaufend, erwarten. Dem ist auch so, wie Fig. 27 Taf. XVI demonstriert. Viel deutlicher ist der Unterschied zu sehen zwischen den Zellen dieser Zone und den übrigen Endospermzellen. Die letzteren sind von ganz unregelmässiger Form, das Zellinnere sehr protoplasmarm; im Gegensatze dazu sind die ersteren von langer, rechteckiger Form mit etwas stärkeren Zellmembranen und vor allem auch viel plasmareicher. Alles das deutet darauf hin, dass diese Zellen der Mittellinie das Produkt einer viel rascheren Kern- resp. Zelltheilung sind. Sehr wahrscheinlich ist auch, dass der durch die Embryonal-schläuche ins Endosperm eingeführte Embryo diesen gewissermassen vorgezeichneten Weg in der Mittellinie benützt. Dann könnte man die Frage aufwerfen: Ist dieser „vorgezeichnete Gang“ vielleicht ein Differenzierungsprodukt infolge Reizwirkung von Seiten des Embryos? Auf Fig. 27 Taf. XVI sehen wir eine weitere auffallende Erscheinung, die allgemein auftritt. Die Endospermzellen an der Basis des Embryosacks sind viel kleiner und plasmareicher als im oberen Theil, also fanden an der Basis viel raschere und zahlreichere Kern- und Zelltheilungen statt als oben. Auch Vacuolen in den Endospermzellen fehlen nicht. Meistens ist nur eine oder es sind zwei bis drei, auf späteren Stadien auch mehrere Vacuolen vorhanden. Ihre Grösse variiert, sie treten nicht sehr deutlich auf, da der Alkohol absolutus für diese Objecte kein gutes Fixierungsmittel ist.

Wie wir schon gesehen haben, liegen die Archegonien nicht sehr tief unter dem oberen Rand des Endosperms, etwa 2—3 Endospermzelllagen tief. Bei späteren Stadien aber, wo vielleicht schon Embryonen entwickelt oder ins Endosperm eingeführt worden sind, hat sich das geändert in der gleichen Weise wie dies eine Tafel von Prof. Dr. Dodel für *Pinus Laricio* darstellt.¹⁾ Fig. 28 Taf. XVII zeigt uns die beiden Höhlungen der Archegonien; letztere selbst sind nicht mehr da. Diese Archegonien lagen hier in ziemlicher Tiefe des Endosperms und das ist nur zu erklären durch ein nachträgliches Aufwärtswachsen, durch eine nach oben gehende Wucherung des Endosperms. Wir sehen auch, dass diese nachträglich entstandenen Endospermwucherungen über den beiden Archegonienhöhlungen kanalartig zusammenschliessen: das musste natürlich so kommen, weil die Wucherung nur zwischen und neben den Archegonien sich vollziehen konnte. Die bogige Abgrenzung des Endosperms nach oben spricht weiter für diese Annahme. In den meisten Präparaten ist allerdings diese Erscheinung nicht deutlich oder gar nicht zu beobachten, da der gegen die Archegonien vordringende Pollenschlauch mancherlei Verwischungen verursacht. Sehr oft kann man später auch bemerken, dass die ursprüngliche Archegoniumhöhle, wenn die Embryonen schon tief ins Endosperm eingeführt sind, nachträglich durch junge Endospermzellen ausgefüllt wird. Diese jüngsten Endospermzellen unterscheiden sich von den übrigen älteren sehr wesentlich durch geringere Grösse.

Nachdem Strasburger in „Zellbildung und Zelltheilung“ 1880 bei *Ephedra* und *Corydalis* in den Endospermzellen die interessante Kernvermehrung und nachherige Kernverschmelzung beschrieben, bemerkt er weiter: „Auch bei verschiedenen Coniferen hatte ich bereits Gelegenheit, zur Zeit eintretender Keimbildung ähnliche Kernvermehrung und Kernverschmelzung zu beobachten. Diese Beobachtungen bestärken mich in der Ansicht, dass Kernverschmelzungen überhaupt sehr leicht vor sich gehen können“. Fürwahr, auch *Taxus* bildet dafür ein klassisches Beispiel, wie wir in den folgenden Ausführungen sehen werden.

Bis Ende Juni oder Anfang Juli sind die Endospermzellen vollständig angelegt und zwar sind alle deutlich einkernig. In den ersten Tagen des Juli oder mitunter schon Ende Juni bemerkt man in einzelnen Endospermzellen zwei Zellkerne; wir haben dann also ein- und zweikernige Endospermzellen.

1) Siehe Dr. A. Dodel, Anatomisch-physiologischer Atlas der Botanik für Hoch- und Mittelschulen, Taf. *Pinus Laricio* Fol. C.

Geschieht diese Theilung indirect oder direct? Karyokinetische Theilung dieser Kerne ist wohl das wahrscheinlichere; auch Verbindungsfäden und Zellplatten werden angelegt, um sofort wieder zu verschwinden. Die Tochterkerne werden bei karyokinetischer Theilung bekanntlich regelmässig, was hier thatsächlich der Fall ist; bei der directen Kerntheilung sind die Tochterkerne sehr häufig unregelmässig. Auch Strasburger spricht bei Ephedra von karyokinetischer Kerntheilung und von angelegten Zellplatten, welche letztere dann sofort vom umgebenden Protoplasma „verschluckt“ werden. Ich habe nun allerdings auch Kerntheilungsfiguren und Zellplatten gesehen; aber es ist nicht leicht zu unterscheiden, ob diese Kerntheilungsfiguren nur eine Zweikernigkeit der Endospermzellen herbeiführen oder eine völlige Zelltheilung derselben. Die diesbezüglichen Präparate stammen vom 9. Juli; der Zeitpunkt würde also für eine Kerntheilung ohne nachherige Zelltheilung sprechen. Aber auch schon früher konnte ich Kerntheilungsfiguren in den Endospermzellen beobachten, dort handelte es sich aber wohl nur um die mit der Vermehrung der Endospermzellen verbundenen Kerntheilungen. (Siehe Näheres unter „Entstehung des Embryosacks.“) Ende Mai oder Anfang Juni tritt die Befruchtung ein; die Zweikernigkeit der Endospermzellen tritt aber erst Ende Juni oder Anfang Juli auf, also nach der Befruchtung, und zwar erst, wenn schon wenigzellige Embryonen gebildet sind. Bei Ephedra dagegen spielt sich dieser Vorgang schon zur Zeit der Befruchtung ab.

In späteren Präparaten, z. B. vom 9. bis 15. Juli, haben sich nun die zwei Zellkerne weiter getheilt. Wir finden Endospermzellen, welche drei, vier, fünf, sechs, acht Kerne enthalten. Diese weiteren Theilungen sind möglicherweise direct, denn auf indirecte Kerntheilung kann directe folgen, nicht aber umgekehrt. Aber mit Achtkernigkeit hat die Kerntheilung noch keineswegs aufgehört. In Präparaten vom 19. Juli enthalten die Endospermzellen 12 Kerne. Am 28. und 30. Juli sehen wir 14 und 16 Kerne in den Endospermzellen und zwar sind diese Kerne alle sehr deutlich und scharf umschrieben (Fig. 29 Taf. XVII). Ich betone ausdrücklich, dass bei Vielkernigkeit in den Endospermzellen die Kerne relativ scharf umschrieben, sehr deutlich und kugelförmig sind. Im Innern ist das meist excentrisch gelegene Kernkörperchen von einem hellen Hof umgeben neben vielen kleinen Körnchen. Das Protoplasma ist immer von der Zellwand zurückgezogen (jedenfalls nur eine Folge der Contraction beim Fixiren) und sehr vacuolig. Noch ist zu bemerken, dass die Endospermzellen ein und desselben

Embryosacks, was die Anzahl der Kerne anbetrifft, je nach der Lage sich sehr verschieden verhalten. Ich habe schon erwähnt, dass die Zellen der Mittellinie des Endosperms gegenüber den anderen Zellen verändert sind. Auch bezüglich der Anzahl der Kerne zeigen sie einen Unterschied. Während auf den Stadien vom Ende Juli die Endospermzellen mit Ausnahme derjenigen der Mittelzone 16 Kerne aufweisen, bemerken wir in den unter dem hier schon ziemlich entwickelten Embryo gelegenen Endospermzellen der Mittellinie nur ein, zwei, drei, vier oder fünf Kerne. (Auf früheren Stadien im Maximum nur ein oder zwei Kerne.) Naturgemäss wird dadurch diese Mittelzone viel weniger gefärbt und also sehr auffallend hell. Hat diese Erscheinung wohl mit der Embryoernährung etwas zu thun?

Wir verfolgen die Kerne weiter und constatiren folgende interessante Thatsachen. Ungefähr Ende August sind die Kerne in den Endospermzellen verändert, sowohl was Gestalt, als auch was Grösse und Zahl anbetrifft. Die Zellen unter und um den Embryo sind ein-, zwei- oder dreikernig, die übrigen drei- bis fünfzehnkernig: Also Abnahme der Kernzahl in den Zellen zunächst dem Embryo. Ferner sind die Kerne bedeutend kleiner als Ende Juli und ihre Contur nicht mehr kreisrund wie früher, sondern unregelmässig, zerrissen, ausgefranst. Wir haben es hier mit Degenerationserscheinungen zu thun. Anfangs September enthalten die Zellen unter dem Embryo meistens bloss einen Kern, die übrigen sechs oder weniger Kerne. Sie sind noch kleiner geworden und ihre Form ist ganz unbestimmt. Zu bemerken ist hier auch, dass die Kerne der Endospermzellen unter dem Embryo noch etwas länger ihre ursprüngliche Grösse und Gestalt beibehalten, also später degeneriren.

Die solcherart degenerirten Endospermzellkerne lagern sich jetzt in jeder Zelle zu drei oder vier Haufen zusammen, die unter dem Mikroskop als blau gefärbte Flecken erscheinen. Schliesslich verschmelzen auch noch diese drei Haufen zu einem einzigen grossen Kernfleck. Bei mehreren Schnitten konnte ich diese Verschmelzung von zwei oder drei Haufen zu einem einzigen grossen Kern direct beobachten (Fig. 30 Taf. XVII). Dieser grosse Kernfleck ist ohne scharfe Grenze; in seinem Innern beobachtet man die einzelnen kleinen verschwommenen Kerne, welche in angesammeltem Protoplasma liegen. Aufgefallen ist mir auch, dass immer die Endospermzellen, die direct an Archegonien oder Embryo angrenzen, zuerst degenerirende Zellkerne zeigen. Das dürfte wohl auf Embryowirkung zurückzuführen sein.

Noch habe ich nicht alle Inhaltsbestandtheile der Endospermzellen aufgezählt. Wie ich in „angewandte Methoden“ angegeben, ist nur ein Theil der Präparate mit Hämalan gefärbt. In den mit letzterem Färbungsmittel behandelten Schnitten konnte ich folgende Beobachtung machen: Neben den vielen Kernen einer Endospermzelle finden sich noch intensiv blau gefärbte, fetzenartige Körnchen, die den ganzen Cytoplasmakörper der Endospermzelle durchsetzen. Stärkekörner können es nicht sein, dagegen spricht ihr Aussehen und ihre Färbung mit Hämalan. Durch Eosinbehandlung werden sie rot gefärbt. Diese Gebilde sind wohl als Aleuronkörner zu deuten, umso mehr als einige Male sogar Globoide zu erkennen sind. (Merkwürdig ist auch, dass bei Schnitten vom gleichen Tage in den einen Präparaten diese Aleuronkörner zu sehen sind, in den anderen nicht.) Nicht in allen Zellen des Endosperms finden wir diese Aleuronkörner. Unter dem Embryo und ca. 4—5 Zelllagen um den Embryo herum zeigen die Endospermzellen keine Aleuronkörner und zwar ist die Grenze unter dem Embryo zwischen Aleuronkornhaltigen und Aleuronkornlosen sehr scharf. Dieses Feld der aleuronkornlosen Endospermzellen unter dem Embryo nimmt an Grösse zu, wenn der Embryo reifer wird. Auch hierin haben wir wohl einen Einfluss der Ernährung des Embryos zu erblicken. Alle diese Differenzirungen im Endosperm sind überall sehr leicht zu sehen, wo Embryonen vorhanden sind.

Zum Schluss mögen noch einige kurze Angaben über die Vertheilung der Nährstoffe im Endosperm folgen. Dieselben bestätigen einfach das schon Bekannte. Wir finden im Endosperm sehr viel Stärke, ebensoviel Oel und wenig Eiweiss. Die diesbezüglichen mikrochemischen Reactionen wurden alle an frischem Material ausgeführt.

Im Nachstehenden sollen hier noch ein paar Bemerkungen über einige Erscheinungen an den Archegonien folgen. In seiner „Lehre von der Pflanzenzelle“, Leipzig 1867, sagt Hofmeister: „Bis zur Erlangung der vollen Grösse enthalten die Corpuscula der Coniferen nur einen dünnen Wandbeleg aus Protoplasma, in welchem der Kern der grossen Zelle eingelagert ist. Nach Vollendung des Wachstums der Corpuscula nimmt ihr Gehalt an Protoplasma rasch zu. Der Wandbeleg wird schnell um Vieles dicker, die Vacuole immer kleiner. Sie wird bei Abietineen und bei Taxus sehr bald in eine grössere Anzahl kleiner, kugelförmiger Vacuolen zerklüftet, die endlich völlig verschwinden.“ Auch ich konnte dieses vacuolige Plasma in den Archegonien immer beobachten. Die Vacuolen sind im optischen Schnitt

meistens kreisrund. Ihr Auftreten und Verschwinden in Archegonien verschiedener Samen ist aber sehr verschieden. Doch dominiren dieselben hauptsächlich Ende Mai und Anfang Juni, also vor und während der Befruchtung. Nach der Befruchtung ist die Archegoniumhöhlung gewöhnlich schon plasmaleer, da wahrscheinlich der Inhalt für den Embryoaufbau benützt wird. In früheren Entwicklungsstadien des Archegoniums sehen wir eine grosse Vacuole, die den Eikern gewöhnlich nach dem unteren oder oberen Theil verdrängt. Bald zerfällt diese Vacuole in zwei, vier und viele Vacuolen, welche dann undeutlicher werden. Kurz vor und während der Befruchtung ist das Archegonium ganz mit kleineren und grösseren Vacuolen erfüllt; doch scheint mir, dass im unteren Theil des Archegoniums immer mehr Vacuolen sind als im oberen.

Schon 1851 gibt Hofmeister an, dass die Zahl der Archegonien bei *Taxus baccata* 5—8 betrage. Ich kann das als die Normalzahl bestätigen, doch habe ich auch nicht selten 9, 10 bis 11 Archegonien zählen können. Dieselben nehmen alle möglichen Lagen, die nur denkbar sind, im oberen Theil des Endosperms ein. Mehrere Archegonien sind z. B. zu einem Bündel oder Cylinder vereinigt oder sie sind in einer Reihe angeordnet oder sie sind kranzförmig gelagert etc. Dass bei der Anlage von so viel Archegonien nicht alle vollständig sich entwickeln, sondern auf einer gewissen Entwicklungsstufe stehen bleiben, um dann zu degeneriren, liegt auf der Hand. Solche degenerirende Archegonien bieten sich oft dem Auge des Beobachters dar, nachdem sie vorher eine länglich zusammengedrückte Form angenommen. Diese Degeneration tritt auch ein, wenn keine Befruchtung stattfindet.

Fig. 31 Taf. XVII zeigt uns am oberen Theil des Archegoniums eine Einbuchtung, die ich oft beobachtet habe. Auch sind hier noch die Ueberreste des Pollenschlauches bemerkbar.

Neben dem Eikern der Eizelle finden wir immer in letzterer noch andere Einschlüsse: rundliche oder ovale Körper, die stark lichtbrechend sind. In ihrem Innern bemerkt man einen Haufen gelblicher, kleiner Körnchen, welcher fast das ganze Innere ausfüllt (Fig. 23 und 25 Taf. XVI).

II. Männliche Blüthe.

Angesichts der klassischen Abhandlungen von Belajeff „Zur Lehre von den Pollenschläuchen der Gymnospermen“¹⁾ und Stras-

1) Ber. d. Deutschen bot. Ges. 1891, Bd. IX pag. 280.

burger „Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen“, Jena 1892, speciell über den Pollen bei *Taxus baccata*, war es dem Verf. erlaubt, die Untersuchungen in diesem Gebiet kurz zu fassen. Ich hätte mich sogar damit begnügen können, einfach auf die diesbezüglichen erschöpfenden Arbeiten hinzuweisen, wenn ich nicht im Verlaufe der ganzen vorliegenden Arbeit einige wirklich nennenswerthe Beobachtungen auch in Sachen des Pollens von *Taxus baccata* hätte verzeichnen müssen.

Nachdem das Pollenkorn auf den Nucellus der Samenanlage gelangt ist, treibt es den Pollenschlauch und erst jetzt geht es die verschiedenen Theilungen ein, nachdem es bis jetzt als einzelliges, ungetheiltes Gebilde verharret. In der Zeit, wo die Pollenschlauchspitze die Archegonien erreicht, sind im Pollenschlauch immer drei Gebilde wohl zu beachten: 1. die generative Zelle, 2. der Pollenschlauchkern, 3. der Stielzellkern. Diese drei Differenzirungsprodukte habe ich stets um Ende Mai in den bezüglichen Präparaten bei einander gefunden.

Fig. 32 Taf. XVII zeigt uns diese Verhältnisse. Als erstes tritt uns die generative Zelle entgegen; dieselbe imponirt durch ihre beträchtliche Grösse und durch ihre scharfe Abgrenzung gegenüber dem Cytoplasma des Pollenschlauches. Der Kern der generativen Zelle nimmt etwa $\frac{1}{3}$ des ganzen Zelllumens ein; in seinem Innern bemerken wir das sehr stark gefärbte Kernkörperchen, um den Kern herum zeigt sich eine geringe Ansammlung von Protoplasma. Der Stielzellkern ist schon an der generativen Zelle vorbeigewandert und an die vordere Seite neben den Pollenschlauchkern gelangt. Der noch sehr junge Embryosack enthält erst freie Kerne. In den meisten Präparaten ist übrigens bei diesem Stadium der Pollenschlauch selbst nicht zu sehen (siehe auch Fig. 33 Taf. XVII). Kurz vor der Befruchtung theilt sich die generative Zelle (in diesem Jahre Ende Mai oder Anfang Juni) in zwei ungleich grosse Schwesterzellen. „Zustände, welche die beiden Zellen zeigen, sind nicht eben häufig“, sagt Strasburger. Auch ich habe ein Präparat, welches diesen Theilungszustand sehr klar zeigt (Fig. 34 Taf. XVII). Den getheilten Kern der generativen Zelle sehen wir sehr scharf. Der der kleinen Zelle angehörige Kern dürfte von gleicher Grösse, wenn nicht gar etwas grösser sein als derjenige der grossen Zelle. Die Umriss der kleinen generativen Zelle, die vom Archegonium abgekehrt ist, erkennen wir nur undeutlich; sie ist nicht so stark gefärbt, wie die grosse generative Zelle. An der Peripherie beider generativen Zellen bemerken wir eine feine radiale Streifung im Cytoplasma. Diese zwei generativen Schwester-

zellen befinden sich unmittelbar vor dem Archegonium, von welchem letzterem aber nur der Eikern deutlich zu erkennen ist (siehe auch Fig. 4 Taf. XV). Der Kern der grossen generativen Zelle, welche gegen das Archegonium gerichtet ist, wird zum eigentlichen Spermakern, denn er vollzieht bekanntlich die Befruchtung. Figuren von späteren Stadien, die wir im Abschnitt über die Befruchtung besprechen werden, zeigen uns den ins Archegonium eingedrungenen Spermakern. (Fig. 36 Taf. XVII zeigt uns eben den Uebertritt des Spermakernes in das Cytoplasma des Eies. In Fig. 37 Taf. XVII sehen wir den Spermakern mit dem Eikern in Berührung kommen. Die Fig. 38 und 39 Taf. XVII demonstrieren die Verschmelzung von Spermakern mit Eikern.) In der Abhandlung „Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen“ pag. 16 sagt Strasburger, dass bei *Taxus baccata* der Spermakern kleiner sei als der Eikern. Dieser Grössenunterschied scheint nicht immer zu bestehen, indem bei den Fig. 36 und 37 Spermakern und Eikern ungefähr gleich gross sind. Allerdings bestätigen dann die Fig. 38 und 39 Strasburger's Ausspruch, denn hier sind die beiden Kerne sehr ungleich an Grösse. Weiter sagt Strasburger in derselben Abhandlung: „Die beiden freien Zellkerne des Pollenschlauches werden vor dem Eintritt der Befruchtung desorganisirt; ich beobachtete sie in verschiedenen Zuständen des Schwindens. Die kleine Schwesterzelle der generativen Zelle verschwindet, wie auch Belajeff angibt, erst nach der Befruchtung.“ Hier weichen meine eigenen Beobachtungen von der Strasburger'schen Darstellung beträchtlich ab. Fig. 50, 65 und 67 Taf. XVIII belehren uns nämlich eines anderen. In letztgenannten Figuren sehen wir schon den ins Endosperm eingeführten Embryo, während oben in der Archegoniumhöhle die degenerirende Schwesterzelle der generativen Zelle und die beiden freien Zellen noch deutlich zu sehen sind. Fig. 50 Taf. XVIII zeigt den getheilten Keimkern und auch hier sind diese drei Restgebilde noch deutlich, wenn auch in Degeneration, zu sehen. Also nach der Befruchtung nicht nur Degeneration der generativen Zelle, sondern auch der beiden freien Zellkerne des Pollenschlauches.

III. Befruchtung und Embryoentwicklung.

1. Bestäubung.

Die Windbestäubung bei *Taxus baccata* findet Anfangs oder Mitte März statt. Die noch ungetheilten Pollenkörner kommen direct auf

den Nucellus und treiben dann den Pollenschlauch. Eine sog. Pollenkammer fehlt bei *Taxus*; die Pollenkörner liegen auf der Pollenwarze oder Nucellusspitze. Schon Mitte Mai beobachtet man ziemlich grosse, am vorderen Ende sehr stark verbreiterte Pollenschläuche, die eine beträchtliche Strecke in das Nucellusgewebe eingedrungen sind. Der Embryosack ist zu dieser Zeit noch sehr klein, er zeigt erst freie Kerne. Ueberhaupt ist sehr interessant zu sehen, dass der Pollenschlauch bis in die Mitte des Nucellus und noch weiter eindringt, obschon unter Umständen der Embryosack noch gar nicht vorhanden ist. Mitunter kommt es vor, dass der Pollenschlauch tief ins Endosperm hineinwächst. Bei seinem Vordringen zum Embryosack durch das Nucellusgewebe oder Endosperm hindurch löst der Pollenschlauch die angrenzenden Zellen und es entsteht auf diese Weise ein heller, lichter Gang, den ich in sehr vielen Präparaten konstatierte. Bis zu einer gewissen Tiefe geht dieser Gang gerade, um dann aber im weiteren Verlauf viele Windungen und Krümmungen zu machen und zwar nach allen Seiten des Raumes im Nucellusgewebe. In vielen Präparaten bemerke ich zwei, drei solcher Gänge, die von verschiedenen Pollenschläuchen herrühren. Anfangs Juni sehen wir bei den meisten Schnitten eine über dem Endosperm gelegene Höhlung im Nucellus, die nicht zufälliger Natur sein kann, sondern eine physiologische Bedeutung haben muss, resp. einer morphologischen Deutung fähig ist; Dr. Dodel ist der Ansicht, dass diese Höhlung mit der längeren Ruhepause in Zusammenhang steht, während welcher der Pollenschlauch nicht weiter wächst, sondern abzuwarten hat, bis das weibliche Prothallium und die Archegonien gebildet sind. Das Pollenschlauchende resorbiert die umgebenden Nucelluszellen; es entsteht dadurch diese Höhlung. Dieselbe enthält nie Endospermzellen, nur unten liegende Nucellarzellen schimmern durch. Wir haben es hier also nicht mit einem zweiten Embryosack zu thun, wie fälschlich vermuthet werden könnte. In der That wurde dann diese Auffassung dadurch bestätigt, dass ich in dieser Höhlung generative Zellen beobachtete; ja, bei zwei Präparaten konnte ich sogar in dieser Höhle den Pollenschlauch mit der generativen Zelle und den zwei freien Zellkernen sehen. Mitunter kommen zwei oder drei solcher Nucellushöhlen vor, die von mehreren Pollenschläuchen herrühren. Nach abgelaufener Ruhepause dringt der Pollenschlauch weiter vor und legt sich schliesslich an die Archegoniumhalszellen an, wenn solche noch vorhanden sind. Auch hier resorbiert er in grösserem Umkreis die Endosperm- oder Nucellarzellen, so dass wir dann immer noch eine

zweite Höhlung vor den befruchteten Archegonien antreffen (Fig. 4 Taf. XV und Fig. 35 Taf. XVII). Diese Höhlung vor dem Archegonium gab immer ein gutes Kriterium dafür ab, ob Befruchtung statt gehabt oder nicht. Sehr oft beobachtete ich zwei, drei Höhlungen vor den Archegonien, je nachdem zwei, drei Archegonien befruchtet worden. Schon Hofmeister hat letztere Thatsache bei *Taxus constatirt*.¹⁾

2. Befruchtung.

Eine Reihe von Glückszufällen erlaubte mir, die Befruchtung von Anfang bis Ende lückenlos zu verfolgen. Jedenfalls bietet *Taxus baccata* für derartige weitere Untersuchungen ein sehr günstiges Object. Ende Mai oder Anfang Juni erreichen die Pollenschläuche die Archegonien und legen sich an letztere an. Hofmeister sagt hierüber in „Vergleichende Untersuchungen höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen“: „Bei *Taxus* zerstört der Pollenschlauch häufig den ganzen obersten Theil des Eiweisskörpers; die vier Zellen dagegen, welche das zu befruchtende Corpusculum verschliessen, drängt er zunächst nur ein Weniges auseinander, indem er einen kurzen Fortsatz zwischen ihre auseinanderweichenden Berührungskanten bis zur Aussenwand des Corpusculum treibt.“ Diesen Vorgang konnte ich nicht beobachten: der Pollenschlauch ist kurz vor der Befruchtung meistens nicht sichtbar; Fig. 4 Taf. XV und Fig. 34 Taf. XVII zeigen uns die getheilte generative Zelle mit den freien Zellkernen ohne jeglichen umschliessenden Pollenschlauch, ganz freiliegend vor dem Archegonium in der zuvor vom Pollenschlauch erzeugten Höhle. Dasselbe sehen wir bei Fig. 36 Taf. XVII. Es tritt uns hier sofort die Frage entgegen: wohin ist der Pollenschlauchinhalt gekommen? Ist derselbe von den angrenzenden Endospermzellen aufgenommen worden oder ist ein Theil desselben oder der ganze Pollenschlauchinhalt ins Ei übergegangen? Diese Fragen müssen noch näher untersucht werden. Wie schon früher erwähnt, ist es nicht unwahrscheinlich, dass die Archegonien eine Flüssigkeit ausstossen, welche als chemischer Reiz richtungsbestimmend auf den wachsenden Pollenschlauch einwirkt. Ist es vielleicht diese Flüssigkeit, welche Pollenschlauch und Pollenschlauchinhalt auflöst?

Anfang Juni oder schon Ende Mai findet die Befruchtung statt, d. h. die Verschmelzung von Sperma- und Eikern zum Keimkern.

1) Siehe „Vergleichende Untersuchungen höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen“, Leipzig 1851, pag. 133.

Die Eizelle ist zu dieser Zeit schon ziemlich gross; im Embryosack finden wir noch relativ wenige, aber grosse Endospermzellen, deren Zellwände noch sehr zart sind. Bei den sehr wenigen Pollenschläuchen, die ich zu Gesicht bekam, konnte ich am Pollenschlauchende niemals Vacuolen auftreten sehen. (Die Pollenschläuche waren immer im Zustande der Degeneration.) Wie schon bemerkt, wachsen sehr oft mehrere Pollenschläuche gegen die Archegonien hin und demgemäss findet auch Befruchtung von mehreren Archegonien statt. Ich habe Schnitte, bei denen zwei, drei generative Zellen sich unmittelbar vor zwei, drei Archegonienhälsen befinden, um zu befruchten. Diese Thatsache in Verbindung mit dem Umstand, dass oft mehrere Embryonen in ein und demselben Embryosack angetroffen werden, sprechen dafür, dass oft mehrfache Befruchtung thatsächlich stattfindet. Sehr oft haben wir aber auch bei Vorhandensein mehrerer Archegonien nur Befruchtung eines einzigen Archegoniums; die nicht befruchteten Archegonien sehen wir dann in Degeneration, da sie ihren Zweck verfehlt haben. Auch bei der primären Entwicklung mehrerer Embryonen gewinnt immer einer die Oberhand, der die anderen verdrängt, die dann ebenfalls degenerieren.

Zur anschaulichen Darstellung des eigentlichen Befruchtungsaktes benützen wir die wichtigsten Figuren, welche ich mit Hilfe des Prismas von meinen diesbezüglichen Präparaten gewonnen habe.

Fig. 34 Taf. XVII zeigt uns das Archegonium kurz vor der Befruchtung. Die Grenzen der Eizelle sind verschwommen, um so schärfer ist dagegen der Eikern umschrieben; er liegt etwas über der Mitte des Archegoniums, gegen die generative Zelle zu und seitlich von der Längsachse des Archegoniums. Letzteres selbst zeigt keine Vacuolen. Die Grösse des Eikerns übertrifft die des Spermakerns wohl um das Doppelte; dagegen ist die Menge der aktiven Kernsubstanz in beiden Kernen wohl gleich gross, obgleich dieselbe im Eikern grösser zu sein scheint als im Spermakern. Im Eikern ist nämlich ein relativ grosser Nucleolus. Fig. 36 Taf. XVII zeigt uns das Stadium, wo der Spermakern ins Ei eindringt und zwar schon mit der einen Hälfte ins Cytoplasma der Eimasse eingedrungen ist. Die Eizelle ist hier deutlicher umrissen als in voriger Figur; auch der Eikern ist scharf contourirt und von viel Plasma umgeben. Er liegt hier nahe am Scheitel des Eies, so dass der Spermakern nur einen sehr kurzen Weg zurücklegen muss, um ihn zu erreichen. Das Archegonium ist hier vacuolig. Die Lage des Eikerns vor der Befruchtung ist wohl abhängig von dem Vorhandensein von Vacuolen. In Fig. 36

Taf. XVII drängen die Vacuolen den Eikern nach dem oberen Theil, während in Fig. 34 der Eikern nicht durch Vacuolen gedrängt wird, so dass er die mittlere Lage annähernd beibehalten hat. Was weiter in Fig. 36 Taf. XVII am meisten auffällt, ist die Thatsache, dass Sperma- und Eikern ungefähr gleich gross sind. Es dürfte diese Thatsache das gewichtigste Argument dafür abgeben, dass die beiden Sexualkerne an aktiver Kernsubstanz gleiche Mengen enthalten. Fig. 37 Taf. XVII illustriert uns den Moment der Berührung von Sperma- und Eikern. Die Eizelle ist sehr undeutlich contourirt, dafür sind Sperma- und Eikern sehr scharf zu sehen. Im Eiplasma sind nur ganz kleine unscheinbare Vacuolen vorhanden. Die beiden sich berührenden Sexualkerne haben bald hernach die Basis des Archegoniums erreicht. Bei Fig. 37 haben wir anzunehmen, dass Fixirung während des Heruntersinkens beider Kerne vom oberen Theil des Archegoniums auf die Basis stattfand. Hier ist auch sehr deutlich zu sehen, dass beide Sexualkerne gleich gross sind. Welcher von ihnen der männliche oder der weibliche ist, kann deshalb nur schwer entschieden werden. Doch halte ich den oberen für den Spermakern und den unteren für den Eikern. Die Chromatinsubstanz im Innern der Kerne ist nicht deutlich differenzirt; nur die scharf contourirten Nucleoli treten hervor. Auch die Umrisse der beiden Kerne sind sehr deutlich zu sehen, weil sie scharf abgegrenzte Ränder besitzen. Um die Kerne herum zeigt sich wenig angesammeltes Cytoplasma. In Fig. 38 Taf. XVII sehen wir beide Kerne schon verschmolzen am Grunde der Eizelle liegend. Letztere ist relativ deutlich contourirt, oben scheinen noch die Halszellen vorhanden zu sein; ihre Kerne aber degeneriren rasch. Der ganze mittlere Theil des Archegoniums wird von einer grossen, etwas ovalen Vacuole eingenommen, die unmittelbar über den beiden Kernen liegt. Ei- und Spermakern liegen dicht aneinander. Der Spermakern ist deutlicher abgegrenzt als der Eikern und stärker gefärbt als letzterer. Das Innere des Eikerns sieht aus, wie wenn es vacuolig wäre, auch ist der Eikern hier auffallender Weise sehr viel grösser als der Spermakern. Die Kernkörperchen beider Kerne sind deutlich, gleich gross und ziemlich stark gefärbt. Auch Fig. 39 Taf. XVII gibt im Wesentlichen dasselbe Stadium, nur noch viel schöner. Der Befruchtungsakt ist hier tadellos fixirt. Vor dem Archegonium befindet sich die bekannte Pollenschlauchhöhle. Die hier sich noch inniger berührenden Sexualkerne sind am Grunde des Archegoniums angelangt. Die Abgrenzung beider Kerne ist aber immer noch sehr scharf zu sehen; der Spermakern ist etwas stärker gefärbt

als der Eikern. Die Nucleoli beider Kerne sind ebenfalls sehr scharf; der Nucleolus des Eikerns liegt in unmittelbarer Nähe der Kernwand des Spermakerns. Um das Ganze herum bemerken wir eine Schichte von angesammeltem Cytoplasma. Der Eikern ist auch hier grösser als der Spermakern. Das Archegonium selbst ist im mittleren Theil reich an grossen Vacuolen. Im oberen Theil sind nur noch Spuren der degenerirten freien Zellkerne des Pollenschlauches. In Fig. 40 Taf. XVII sehen wir schliesslich die Verschmelzung der beiden Sexualkerne vollständig durchgeführt, also den neu erzeugten Keimkern, der sich dann in der Folge theilt. In den wenigen Präparaten, die ich von diesem Keimkern besitze, ist der Umriss desselben entweder kreisrund oder ellipsoidisch. Der untere Theil des Archegoniums enthält eine Plasmakappe, die ziemlich stark gefärbt ist und daher scharf absteht gegen den übrigen weniger stark gefärbten Theil des Archegoniums. Die Abgrenzung zwischen beiden Theilen ist recht deutlich. In dieser dichten Plasmamasse ist immer der Keimkern eingebettet. Auch auf diesem Stadium finden wir im Archegonium mitunter noch einige kleine Vacuolen. Der Keimkern selbst hat eine scharfe Grenze („Kernwand“), ausserhalb welcher im Cytoplasma eine deutliche Strahlung bemerkbar ist. Der Keimkern ist bald mehr, bald weniger gefärbt als das umliegende Plasma. Innerhalb des Keimkerns bemerken wir nicht selten mehrere Nucleoli, die sich als runde, kleine Körperchen zu erkennen geben.

3. Theilung des Keimkerns zur Etagenbildung.

Auch bei der Embryobildung bietet *Taxus baccata* des Interessanten genug, speciell was die Etagenbildung anbetrifft. Sehr bemerkenswerth sind die vielen dabei vorkommenden Variationen.

Im Jahre 1867 berichtet Hofmeister in seiner „Lehre von der Pflanzenzelle“ Folgendes: „In den Platten und Maschen von Protoplasma, welche die einzelnen Vacuolen in den Corpuscula umgeben und von einander trennen, treten nach Verflüssigung des primären Kerns des Corpusculum secundäre Zellkerne in verschiedener Anzahl auf, in mässiger, bis etwa acht, bei *Taxus*. Um solchen Kern ballt sich eine Masse lichterem Protoplasmas zu einer primordialen Zelle (einem Keimbläschen), nach deren Anlegung die noch vorhandenen Vacuolen rasch aufgezehrt werden. Die Keimbläschen schwimmen jetzt theils frei, in gleichartig feinkörnigem Protoplasma, theils sind sie der Wand des Corpusculum, insbesondere der Scheitelwölbung desselben, angeschmiegt. Nach Anlangen des Pollenschlauch-

endes am Corpusculum nimmt eines der Keimbläschen an Grösse beträchtlich zu, wandert nach der unteren Wölbung des Corpusculums, beginnt eine Zellvermehrung durch Scheidewandbildung nach bestimmter Regel, presst sich dem unteren Ende des Corpusculum fest ein, erhält feste, elastische Zellwände und wird zur Anlage des Embryo.“

1872 kommt dann auch Strasburger in „Coniferen und Gnetaceen“ auf dieses Hofmeister'sche Keimbläschen zu sprechen und hält dasselbe einfach für identisch mit dem primären Zellkern der Centralzelle des Archegoniums. Und doch hat Hofmeister, speciell was *Taxus* anbelangt, richtig gesehen, aber unrichtig gedeutet. Diese Hofmeister'schen Keimbläschen existiren, sie sind aber nicht durch Verflüssigung des primären Kerns des Corpusculum entstanden, sondern durch Theilung des Keimkerns und nachherige Zellbildung. Auch das ist theilweise richtig, wenn Hofmeister sagt, dass eines der „Keimbläschen“ zur Anlage des Embryo werde; thatsächlich bildet aber nicht nur ein Keimbläschen den Embryo, sondern mehrere nehmen an dieser Bildung Theil. Das Nähere über *Taxus* folgt später. 1879 constatirt Strasburger auch für *Ephedra altissima* im Ei freie Zellbildung. Er führt aus, dass der Keimkern nach vollzogener Befruchtung in zwei, vier, acht Zellkerne sich theilt, die im Ei zerstreut sind. Die Zellbildung um diese Kerne findet dann selten schon auf die erste Zweitheilung statt; öfters folgt die Zellbildung um vier Kerne, am häufigsten um acht. Es kommen auch fünf, sechs, sieben oder mehr denn acht solcher Kerne vor. Auch Strasburger nennt die so entstandenen Zellen freie Keimzellen. Die Keimzelle treibt einseitig einen Schlauch, der die Seitenwand des Archegoniums durchbricht und vom Scheiteltheil eine kleine, inhaltreiche Zelle abgrenzt. Der Schlauch wird immer länger und führt die Endzelle in die mittleren, besonders stärkereichen Theile des Endosperms ein. Hier theilt sich die Endzelle durch eine Querwand. Auf diese Theilung folgen noch weitere Theilungen, bis schliesslich der Embryo gebildet ist. — Auch der Keimkern von *Gingko biloba* theilt sich frei. Doch beginnt die Theilung erst einige Monate nach der Befruchtung und wird längere Zeit fortgesetzt, so dass viele freie Kerne im Ei entstehen. Zwischen diesen Kernen bilden sich hierauf Verbindungsfäden und Scheidewände, so dass das ganze Ei auf einmal in einen vielzelligen Gewebekörper zerfällt. Hier gibt somit das Ei nur einem Embryo, bei *Ephedra* mehreren den Ursprung. Auch bei *Picea*- und *Pinus*-arten kommt es ausnahmsweise vor, dass der die Mitte des Eies einnehmende Keimkern sich theilt; durch nochmalige Kerntheilung erhält

man dann vier freie Kerne im Ei. Diese Ausnahmefälle erinnern ganz an Ephedra. Normaler Weise sinkt aber der Keimkern an die Basis des Eies und theilt sich hier in freie Kerne; durch nachherige Zellbildung um die Kerne bilden sich dann die drei Etagen von je vier Zellen.¹⁾ Ganz ähnlich verhält sich auch Juniperus. In meinen eigenen Untersuchungen über *Taxus baccata* werden wir analoge Thatsachen antreffen.

Auch hier bin ich in der Lage, über die ersten und weiteren Theilungen des Keimkerns lückenlose Bilder in completer Reihe vorzuführen.

Wir haben im vorigen Abschnitte den Keimkern auf jenem Stadium verlassen, wo er im untersten Theil des Archegoniums in die Plasmakappe eingebettet ist. Er ist ein wenig stärker oder schwächer gefärbt als das umliegende Plasma. Die Theilung des Keimkerns tritt immer erst dann ein, wenn derselbe auf dem Boden des Archegoniums angekommen ist, also gleich wie bei Pinus- und Piceaarten im normalen Entwicklungsgang. Fig. 41 Taf. XVII zeigt uns den in zwei freie Kerne getheilten Keimkern. Theilungsfiguren zur Ermittlung der Chromosomenzahl habe ich leider bei allen diesen Theilungen nie beobachten können. Die Kerne habe ich immer schon in fertigem Zustande angetroffen. (Nur mitunter waren die Spindelfasern noch sichtbar.) Wir sehen im unteren Theil des Archegoniums wieder die sehr plasmareiche, intensiv gefärbte Kappe, die nach allen Seiten scharf abgegrenzt ist. In diese Kappe eingebettet liegen die zwei Kerne, ebenfalls scharf umschrieben. Um letztere herum sehen wir eine Ansammlung des Protoplasmas, in welchem eine feine, vom Kern ausgehende Strahlung wahrnehmbar ist. Die Kerne selbst sind sehr gross und zeigen bedeutende Substanzarmuth. Infolge dessen nehmen sie sich wie Vacuolen im umgebenden Protoplasma aus. (Diese Uebereinstimmung in der Färbung der Kerne und des umliegenden Plasmas kommt bekanntlich auch bei Embryonen von Angiospermen vor.) Im Innern des Kernes findet sich meistens ein Kernkörperchen; es können aber auch zwei oder mehr Nucleoli auftreten. Ob die manchmal in grösserer Zahl auftretenden kleinen Körnchen auch Nucleoli sind, vermag ich nicht anzugeben. Die Form der Kerne ist verschieden; doch sind sie im Umriss meistens kreisrund oder oval. Der übrige Theil des Archegoniums ist sehr plasmaarm und unbestimmt differenzirt. Nicht selten ist um diese Zeit (wie schon früher

1) Siehe „Zellbildung u. Zelltheilung“, Strasburger, Jena 1880, pag. 46 ff.

erwähnt) über dem oberen Theil des Archegoniums noch die nicht gebrauchte generative Zelle mit den beiden vegetativen Kernen des Pollenschlauches in Degeneration zu sehen. In Fig. 42 Taf. XVII erkennen wir drei Kerne, welche nicht auf gleicher Höhe liegen. Diese Dreizahl ist entstanden, indem sich erst der eine der beiden ersten Kerne selbst wieder getheilt hat. Die Verhältnisse sind im übrigen dieselben, wie bei zwei Kernen. Die Grösse der Enkelkerne ist etwas geringer geworden, aber sie zeigen scharfe Umgrenzungen. Fig. 43 Taf. XVII: Hier haben sich die beiden ersten Kerne je einmal getheilt. Wir sehen bei dieser Figur je zwei Kerne in Paaren stehen; beim vorderen Paar beobachtet man noch die Spindelfasern. Jedenfalls haben sich die Kerne unmittelbar vor der Fixirung getheilt. Bei anderen Präparaten vom selben Stadium sieht man die Kerne nicht mehr so regelmässig in Paaren stehen, denn sie sind jedenfalls in der Protoplasmamasse, in welcher sie liegen, leicht verschiebbar. Alles andere unverändert. Fig. 44 Taf. XVII demonstirt Sechskernigkeit. Cytoplasmastrahlung um die Kerne sehr deutlich; in den Kernen zwei und mehrere Nucleoli; zwei Kerne stehen noch paarig. Die Umgrenzung der Protoplasmamasse ist undeutlich. Die Abstände zwischen den einzelnen Kernen sind bei allen diesen Stadien sehr beträchtlich. Fig. 45 Taf. XVII zeigt die Abkömmlinge des Keimkerns in sieben freie Kerne getheilt. Wir sehen drei Mal zwei Kerne, welche gepaart stehen. Die Kerne theilen sich weiter. In Fig. 46 Taf. XVIII haben wir acht Urenkelkerne aus dem Keimkern vor uns; also die Produkte der dritten Theilung. Diese acht Kerne liegen nicht alle auf gleicher Höhe. Nur bei verschiedener Einstellung des Tubus können wir sämmtliche der Reihe nach wahrnehmen. Auch hier sehen wir die Kerne wieder in Paaren stehen. Sie sind noch relativ gross und ihre Abstände sind jetzt kleiner geworden als sie auf früheren Stadien gewesen, wie es nicht anders zu erwarten ist.

In Fig. 47 Taf. XVIII sind die Verhältnisse nicht sehr deutlich. Es kommen vielleicht 16—32 Kerne vor. Die Plasmakappe ist undeutlich abgegrenzt und es liegen die Kerne unregelmässig zerstreut im Ei. Vielleicht hat sich hier der Keimkern schon getheilt, bevor er auf dem Boden des Archegoniums angekommen. Dann hätten wir hier denselben abnormalen Fall, wie er ausnahmsweise bei Pinus- und Piceaarten auftritt und bei Ephedra normal vorkommt.

Die Theilung des Keimkerns in freie, von einander vollständig getrennte Kerne geht nicht ins Unendliche fort. Sobald eine begrenzte Anzahl von Kernen entstanden ist, hört die weitere Theilung auf.

Dann werden um die freien Kerne Zellen gebildet, so dass nachher jeder der vielen Kerne in eine Zelle eingeschlossen ist. Soweit ich es beobachten konnte, werden mindestens 16 freie Kerne immer gebildet; bei 16- oder 32-Kernigkeit tritt dann die Zellbildung ein. Wir sehen also, dass Zellbildung nie bei Zwei- oder Vier- oder Achtkernigkeit stattfindet, wie das z. B. bei *Ephedra altissima* der Fall ist. Bei vielen Präparaten sehe ich zwischen zwei Kernen deutlich die Kernspindeln mit einer dazu senkrecht stehenden Zellplatte; die Kernspindeln sind sehr schlank und fein. Ob aber diese Zellplatte zu einer wirklichen Zellwand wird oder ob sie als transitorische ohne Wandbildung wieder verschwindet, ist nicht zu entscheiden. Bekanntlich tritt diese transitorische Zellplatte immer bei freier Kernbildung auf. Fig. 48 Taf. XVIII gibt uns davon eine klare Vorstellung. Der Keimkern im untersten Theil des Archegoniums hat sich in 16 Kerne getheilt. Dieselben erscheinen viel kleiner als die Kerne der vorhergehenden Generationen. Zwischen zwei (zu unterst gelegenen) Kernen bemerken wir eine zarte Kernspindel; in der Mitte zwischen den beiden Kernen steht die Zellplatte senkrecht zu den Spindelfasern. Zwischen den zu oberst gelegenen Kernen können wir ebenfalls solche Zellplatten beobachten, welche die Kerne theilweise schon trennen und stellenweise je zu drei zusammenstossen. Hier ist kein Zweifel, dass nun Zellmembranbildung eintritt, während zwischen den beiden zu unterst gelegenen Kernen die Zellplatte vielleicht nur eine transitorische ist und dort erst nochmalige Kerntheilung eintritt, ehe Membranbildung stattfindet. Wir haben hier also ein Object im Uebergangsstadium zur freien Zellbildung. In Fig. 49 Taf. XVIII finden wir ein ähnliches Stadium. Es sind jedenfalls 16 Kerne vorhanden. Zwischen den untersten Kernen zeigt sich deutlich die Zellmembranbildung. Fig. 50 Taf. XVIII illustriert ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium: Im untersten Theil der Plasmakappe ist die Membranbildung um die Kerne jedenfalls schon beendet; die Zellmembranen haben sich rings geschlossen. Im oberen Theil sehen wir noch freie Kerne, die zwischen sich deutlich die Spindelfasern erkennen lassen. (Im obersten Theil der übrigen Archegoniumhöhlung beobachten wir die nicht gebrauchten degenerirenden Reste des Pollenschlauchinhalts.) Die Membranbildung um die freien Kerne schreitet weiter fort, bis schliesslich alle freien Kerne in Zellen eingeschlossen sind. Die merkwürdige Abgrenzung der Kerne infolge dieser „freien“ Zellbildung zeigen uns auch die Figuren 51 und 52 Taf. XVIII.

In beiden Figuren fällt uns zuerst auf, dass zwischen den nun-

mehr gebildeten Zellen grosse Zwischenräume sind. Um jeden Kern herum bemerken wir eine Ansammlung von Cytoplasma, welche gegen die Hohlräume hin entweder durch eine Cellulosemembran oder durch eine erst im Werden begriffene Hautschichte abgegrenzt ist. Wie sind nun die vermeintlichen Hohlräume entstanden? Es ist sehr wahrscheinlich, dass dieselben nichts anderes als gequollene Membransubstanz sind. Für die nachherige Gruppierung dieser Zellen zu den Etagen wären diese gequollenen Membranen sehr geeignet, indem dieselben jedwede Verschiebung sehr leicht gestatten würden. In Fig. 51 Taf. XVIII haben wir ein etwas früheres Stadium als bei Fig. 52. Man sieht 10 Kerne, um welche die Zellen gebildet sind. Die unteren Kerne sind durch Membranen gegen die Hohlräume abgegrenzt; die oberen vier Kerne mit den zugehörigen Zellplasmen sind noch membranlos. Um alle Kerne ist das Plasma individualisirt. Fig. 52 ist nur wenig weiter entwickelt. Ich hielt diesen ganzen Zellencomplex zuerst für einen Embryo, wogegen aber folgende Momente sprechen: 1. diese 12 Zellen liegen unmittelbar unter dem oberen Rand des Endosperms und sind noch in der Archegoniumhöhlung eingeschlossen; ein 12zelliger wirklicher Embryo dagegen wäre von den Embryonalschläuchen schon tief ins Endosperm eingeführt; 2. die Kerne erscheinen etwas schwächer gefärbt als das umgebende Plasma; die wirklichen Embryozellkerne sind dagegen immer stärker gefärbt als das Zellplasma; 3. diese Kerne haben grosse Aehnlichkeit mit den freien Kernen. Es ist wohl zu bemerken, dass diese 12 Kerne nur bei verschiedener Einstellung zu sehen sind; bei den tiefer gelegenen Kernen habe ich bloss die Grenze angedeutet. Das die Kerne umgebende Cytoplasma ist peripherisch scharf abgegrenzt und es sind die Zwischenräume zwischen den benachbarten Plasmazellen beträchtlich gross, die Membransubstanzen also stark gequollen. Die Kerne, welche, wie bereits bemerkt, schwächer gefärbt sind als das umliegende Protoplasma, enthalten ein oder zwei Kernkörperchen. Die gegenseitige Lage dieser Zellen ist eine sehr verschiedene, ungeordnete. Noch einige andere Präparate zeigen dieselben Verhältnisse. Meistens sind bei 16kernigkeit die Zellen fertig gebildet, in unregelmässiger und gesetzloser Lage sich dem Beobachter repräsentirend. Fig. 53 Taf. XVIII illustriert uns ein Stadium, bei welchem die gequollenen Membranen zwischen den Zellen weniger dick erscheinen, ein Zustand, den wir auf späteren Stadien immer antreffen.

Die Zellbildung ist damit fertig, das Resultat in der Regel ein Haufen von 10—16 Kernen. Nun haben sich die Zellen aber noch

umzuordnen zu den Etagen. Doch möchte ich zum Vornherein erwähnen, dass die Etagen nicht immer so regelmässig sind, wie es unsere nachfolgenden Figuren zeigen. Nicht ausnahmslos werden, wie wir bereits gesehen, genau 16 oder 32 Kerne resp. Zellen gebildet; die Theilungen der Kerne gehen bei öfterer Wiederholung unregelmässig vor sich. Die früheren Figuren, bei welchen wir Drei-, Sechs- und Siebenkernigkeit angetroffen, beweisen das. Wir müssen also wahrnehmen, dass sehr oft 18, 20, 25 etc. Kerne resp. Zellen entstehen, die sich dann zu den Etagen anordnen. Es ist auch nicht unwahrscheinlich, dass vor oder nach der Anordnung zu Etagen die primären Zellen sich noch theilen, wobei die Gesamtzahl vermehrt wird.

Wie dem auch sei, wir sehen schliesslich, dass die bis dahin unregelmässig gelagerten Zellen eine bestimmte Anordnung erfahren: sie lagern sich in die bekannten Etagen. Je die Hälfte oder ein Drittel aller Zellen ordnet sich mehr oder weniger regelmässig in einer und derselben Ebene an. Eine Verschiebung und Verlagerung dieser Zellen in dem weichen Milieu ist zweifelsohne sehr leicht möglich. Strasburger sagt, dass bei *Taxus* zwei oder drei Zelletagen vorkommen. In den meisten Fällen sind es deren zwei, allerdings gelegentlich, aber selten, auch drei. Die Fig. 54 und 55 Taf. XVIII illustriren uns diese Verhältnisse. In beiden Figuren bemerken wir helle Zwischenräume zwischen den einzelnen Zellen; die Zellen der Fig. 54 Taf. XVIII sind regelmässiger angeordnet als diejenigen in Fig. 55.

Ich werde im nächsten Abschnitt des Näheren beleuchten, dass hauptsächlich die Zellen der unteren Etage oft eine andere Lagerung haben.

4. Entwicklung des Embryos.

Wiederum war es Hofmeister, der schon 1851 speciell bei *Taxus baccata* und *Taxus canadensis* über die erste Entwicklung des Embryos berichtet und sogar diesbezügliche Figuren vorführte. Er schreibt in seinen „Vergleichende Untersuchungen höherer Cryptogamen und der Samenbilung der Coniferen“: „Im befruchteten Keimbläschen entsteht, wie bei den Abietineen, eine grosse, kugelige Tochterzelle, die der unteren Wölbung der Mutterzelle und des Corpusculum sich einpresst. Sie theilt sich mehrmals wiederholt durch Längswände, bevor sie die Zahl ihrer Zellen in Richtung der Länge vermehrt. Nicht häufig besteht der Vorkern aus nur vier Längsreihen von Zellen,

gewöhnlich aus sechsen. (Der Verfasser der vorliegenden Monographie wird zeigen, dass es auch mehr sein können.) Bei der Längsentwicklung des Vorkeims verhalten dessen Zellreihen sich sehr verschieden. In einigen erlischt Vermehrung und Wachstum schon sehr früh; es ist eine gewöhnliche Erscheinung, dass das obere Ende des Vorkeims einige dreiseitige, nach unten rasch sich verjüngende Zellen zeigt, welche keiner der Längsreihen angehören, die weiter abwärts den Vorkeim zusammensetzen. (Vollständig richtige Beobachtung, wie wir unten sehen werden. Der Verf.) Ganz allgemein entwickeln sich zwei oder auch bloss eine der Längsachse des Vorkeims unmittelbar angrenzende Längsreihen von Zellen stärker und vermehren ihre Zellen in der Richtung der Länge schneller als die mehr peripherischen Reihen. (Diese Erscheinung tritt uns schon bei den jüngsten Stadien des Embryos entgegen. Der Verf.) Der Vorkeim zerfällt erst spät in einfache Zellreihen und dann gewöhnlich nur theilweise. In der Regel gelangt nur eine derselben über die ersten Anfänge der Embryobildung hinaus.“

1859 gibt Schacht in seinem „Lehrbuch der Anatomie und Physiologie“ an, dass bei der Keimanlage von *Taxus* die Rosette fehle (unter Rosette versteht Schacht bei den Abietineen die oberste Zellschicht, welche im Archegonium verbleibt), und dass die Embryonalschläuche, deren Zahl hier nicht sicher bestimmt ist, direct aus dem Archegonium herauswachsen; die Embryonalschläuche eines und desselben Archegoniums bilden bei *Taxus baccata* insgesamt nur einen Embryo. (Wir werden unten sehen, inwieweit diese letztere Angabe richtig ist. Der Verf.)

Pfitzer erwähnt kurz in der „Vorläufigen Mittheilung“, dass sich die Keimentwicklung von *Taxus* im Wesentlichen wie diejenige von *Thuja* verhalte.

Auch Strasburger berichtet uns in seinem Werk über die „Coniferen und Gnetaceen“ 1872 von seinen Untersuchungen über die Keimentwicklung bei *Taxus*. Er constatirt, dass er die jüngsten Zustände des Keimes ziemlich verschieden von *Thuja* gefunden. Während nämlich bei *Thuja* von Anfang an nur eine Scheitelzelle an der Anlage vorhanden ist, sind es bei *Taxus* deren 4—6. Weiter schreibt Strasburger: „Im Ganzen besteht bei *Taxus* eine grosse Mannigfaltigkeit in dem Verhalten der einzelnen Zellreihen der jüngsten Anlage. Sie bestehen auch hier im Wesentlichen aus drei, zum Theil aber auch nur aus zwei Etagen. Die oberste Etage streckt sich zu den (meist sechs) Embryonalschläuchen und führt die unteren

in das Endosperm. Hierbei gewinnt schon eine der Mitte nächste die Oberhand und theilt sich sofort durch eine geneigte Wand, auf welcher dann eine entgegengesetzt geneigte folgt. Sie verhält sich nun überhaupt wie die Scheitelzelle von Thuja und bildet den Keim, während alle ihre benachbarten Schwesterzellen allmählich in dem Aufbauen der secundären Embryonalschläuche aufgehen.“

Bevor ich daran gehe, meine eigenen Untersuchungen über Embryoentwicklung bei *Taxus baccata* niederzuschreiben, möchte ich zunächst constatiren, dass uns hier viele Abweichungen und mannigfaltige Unregelmässigkeiten begegnen, wie wir sie selten in solcher Fülle bei der Entwicklung phanerogamer Embryonen antreffen. Infolge des Eindringens mehrerer Pollenschläuche in den Scheiteltheil des Endosperms und daraus resultirender Befruchtung mehrerer Archegonien werden in den meisten Fällen auch mehrere Embryonen angelegt. Immer gewinnt aber nur einer derselben die Oberhand und verdrängt die anderen schon auf frühen Entwicklungsstufen. Es treten also Degenerationserscheinungen in Menge auf, bei welchen es manchmal schwer hält zu entscheiden, ob man es mit Normalem oder Abnormalem zu thun hat. In den folgenden Ausführungen sind alle Darlegungen, auch die Figuren, je durch eine grosse Anzahl von Präparaten belegt.

Wir haben im vorigen Abschnitt das Zweietagenstadium verlassen, wie es Fig. 54 Taf. XVIII zeigt. Die Zellen der oberen Etage sind bedeutend grösser als die der unteren. Sie haben sich auch schon etwas in die Länge gestreckt. Die vier Zellen der unteren Etage, die hier im optischen Schnitt zu sehen sind, zeigen regelmässige Lagerung neben einander. Wie ich noch am Schlusse des vorigen Abschnittes bemerkt habe, treffen wir meistens auf ganz wenig weiter entwickelten Stadien eine andere Anordnung der Zellen dieser unteren Etage. Die äusserst leichte Verschiebbarkeit dieser Zellen in der gequollenen Membransubstanz mag das erklärlich machen.

Fig. 56 Taf. XVIII gibt uns davon eine klare Vorstellung: die Zellen der oberen Etage sind auch hier schon etwas langgestreckt und nach unten etwas verjüngt; Zellkerne gross. Die untere Etage zeigt eine ganz andere unregelmässige Zellanordnung; im optischen Schnitt beobachten wir drei Zellen. Die vielen Präparate, die ich von diesem Stadium der ersten Streckung in den Zellen der oberen Etage zur Bildung der Embryonalschläuche besitze, demonstrieren immer denselben Zustand der unteren Etage, aus welcher dann bekanntlich der eigentliche Embryo gebildet wird. Die Archegonium-

wand habe ich nur angedeutet; das Ganze befindet sich also noch innerhalb des Archegoniums. Hier ist auch der Ort, die Frage aufzuwerfen, was mit dem Archegonium geschieht, wenn der Embryo sich weiter entwickelt? — Höchst wahrscheinlich wird der zuvor aufgelöste Archegoniumbauchtheil zur Ernährung der Embryonalschläuche und des Embryos benützt. Wir haben oben bemerkt, dass die leer gewordene Archegoniumhöhlung im Endosperm später von neu gebildeten Endospermzellen ausgefüllt wird, welche den vacant gewordenen Platz in Beschlag nehmen.

Fig. 57 Taf. XVIII zeigt uns die typische Anordnung der Zellen der unteren Etage, wenn in dieser vier Zellen zu sehen sind. Die vier Zellen der oberen Etage haben sich schon beträchtlich in die Länge gestreckt und sind zu kleinen Embryonalschläuchen geworden. Die grossen Zellkerne befinden sich hier im unteren Drittel der Zelle. Zu oberst haben wir auch eine dritte Zelletage. (An Stelle dieser dritten Etage beobachten wir manchmal nur drei oder zwei unregelmässig gelegene Zellen oder sogar bloss eine einzige Zelle.) Um das Ganze herum ist eine deutliche Membran zu erkennen; zu äusserst die Archegoniumwand. Diese Verhältnisse sind hier klar zu sehen. Zu oberst die „Rosette“ nach Schacht (die aber nur ausnahmsweise so vollständig entwickelt ist), dann die zu den kurzen Embryonalschläuchen gestreckte mittlere Etage und zu unterst die untere Etage, die zum eigentlichen Embryo wird. Hier sei auch noch bemerkt, dass das Protoplasma in den Embryo- und Embryonalschlauchzellen körnig ist. Die Entwicklung schreitet nun weiter, aber nur nach einer Richtung. Während nämlich die Zellen der mittleren Etage immer mehr in die Länge wachsen und so zu eigentlichen Embryonalschläuchen werden, verändert sich die untere Etage lange Zeit nicht; sie hat so ziemlich immer dasselbe Aussehen, wie die Fig. 57 und 56 es demonstrieren. Die erste Keimentwicklung ist also im Wesentlichen ein Embryonalschlauchwachsthum. Das aufgelöste Archegonium wird höchst wahrscheinlich, wie schon angedeutet, zum Aufbau dieser Embryonalschläuche benützt. Durch das Längenwachsthum der Embryonalschlauchzellen wird die untere Etage ins Endosperm eingeführt und ernährt sich dann hier auf Kosten der angrenzenden Endospermzellen. (Siehe unten.) Der Boden des Archegoniumbauchtheiles wird hiebei durchbrochen; wir sehen die Hüllschicht des Archegoniums auf beiden Seiten daher abgeschnitten, wie Fig. 65 Taf. XVIII deutlich zeigt. Was nun die Embryoschlauchzellen selbst anbetrifft, so machen wir bei allen diesbezüglichen Präparaten immer die Beobachtung, dass

dieselben sehr plasmaarm sind. Der grösste Theil derselben wird erfüllt von einer mächtigen Vacuole; das wenige Plasma findet sich immer an beiden Schlauchenden. Dass in diesen Zellen Plasmaarmuth eintreten muss, ist bei dem kolossalen Wachstum sehr erklärlich. Die Zellkerne der verlängerten Zellen finden wir regelmässig in der unteren Plasmaansammlung nahe über der unteren Etage; sie haben ungefähr dieselbe Grösse wie die Zellkerne der Embryozellen. Aber oft sind sie sehr undeutlich, mitunter auch gar nicht sichtbar. Fig. 67 Taf. XIX illustriert uns das Gesagte.

Wie wir oben gesehen, berichtet Strasburger von sechs Embryonalschläuchen bei *Taxus baccata*. Auch ich kann die Sechszahl als die normale Zahl der Embryonalschläuche bezeichnen. Doch sind es gar nicht selten auch deren mehr. So habe ich z. B. acht oder zehn in einem Bündel vereinigt zählen können (Fig. 58 Taf. XVIII). Bei Sechszahl haben wir im Querschnitt meistens eine kreisförmige Anordnung: fünf Embryonalschläuche sind kreisförmig um den sechsten gruppiert, der also in der Achse des ganzen Bündels liegt. Durch mechanische Wachstumshemmungen der Embryonalschläuche kann es vorkommen, dass ihre Enden auf dem Längsschnitt des Samens oft gegen das Auge des Beobachters gerichtet werden, ein Umstand, welcher dann die Beobachtung der Querschnittansicht leicht ermöglicht. Solche Wachstumshemmungen müssen sehr oft vorkommen, wenn man bedenkt, dass bei der Befruchtung von z. B. vier Archeogonien vier Mal sechs Embryonalschläuche in den Endospermkörper eindringen. Es sind auch diese Erscheinungen, welche sehr oft Verwirrung im richtigen Erkennen der Verhältnisse hervorrufen. Auf Quer- und Längsschnitten der Embryonalschläuche sehen wir, dass das Protoplasma sich anscheinend von den Wänden zurückgezogen hat (Fig. 58). Es ist dies eine Einwirkung des Fixierungsmittels. Diese Lostrennung des Plasmas von der Zellwand kommt übrigens auch bei den Zellen der oberen Etage und denjenigen des Embryos vor. Was die Form der Embryonalschläuche anbetrifft, so sind dieselben an beiden Enden etwas verjüngt oder verbreitert. Auf späteren Stadien, wenn die Embryonalschläuche schon beträchtliche Länge haben, sind sie bekanntlich vielfach gewunden; im oberen Theil sind immer die stärksten Windungen zu constatiren. Nicht in allen Fällen liegen die Schläuche ganz dicht aneinander; sehr oft berühren sie sich gegenseitig nicht und lassen eine Lücke zwischen sich (Fig. 65 und 68 Taf. XIX). Auf andere sehr wichtige Veränderungen in den Embryonalschlauchzellen will ich später ein-

treten, wenn ich den normalen Entwicklungsgang des Embryos beschrieben.

Während dieses ausgiebigen Längenwachstums der Zellen der oberen Etage hat, wie schon erwähnt, die untere Etage keine grosse Veränderung durchgemacht. Sie hat lediglich eine Ortsveränderung erlitten. Die Fig. 59 und 60 Taf. XVIII zeigen uns die drei resp. vier Zellen der unteren Etage an langen Embryonalschläuchen, nachdem dieselben in das Endosperm gelangt sind. Jetzt beginnen die weiteren Theilungen dieser Zellen zur Bildung des Embryos. Doch muss ich auch hier wieder betonen, dass die Zelltheilungen gar nicht regelmässig vor sich gehen. Während nämlich bei dem einen Stadium die Zelle *a* schon getheilt ist, erscheint letztere bei einem anderen Stadium noch ungetheilt, dafür ist die Zelle *b* getheilt. Also die erste Theilung tritt nicht überall bei der gleichen Zelle auf u. s. f. In Fig. 61 Taf. XVIII ist die mittlere von den oberen vier Zellen im Begriffe, sich zu theilen. Die Theilung des Zellkerns ist schon beendet. (Hier und in der folgenden Figur sind ausnahmsweise die Embryonalschläuche noch kurz.) Fig. 62 Taf. XVIII zeigt diese mittlere Zelle getheilt durch eine senkrechte Wand. Fig. 63 Taf. XVIII demonstirt den anderen Fall, wo die mittlere obere Zelle noch nicht getheilt ist, indes dagegen die beiden seitlichen in Theilung begriffen sind; ihre Kerne sind schon getheilt. In Fig. 64 Taf. XVIII haben wir ein etwas vorgeschrittenes Stadium: die linke seitliche Zelle ist getheilt, die rechtsliegende noch ungetheilt. Bei Fig. 65 Taf. XVIII ist die rechtsliegende seitliche Zelle mit der Theilung fertig. (In dieser Figur sieht man zugleich sehr deutlich die Durchbrechung des Archegoniumbodens. In der leeren Archegoniumhöhle sind die degenerirenden Ueberreste des Pollenschlauches noch zu erkennen.) Oben an den hier noch nicht sehr langen Embryonalschläuchen bemerkt man zwei Zellen der angedeuteten oberen Zelletage. Um die obere, mittlere und untere Etage ist eine deutliche Membran wahrnehmbar. In Fig. 66 und 67 Taf. XIX haben wir ein Zwischenstadium vor uns, insofern die rechts liegende seitliche Zelle eben mit der Theilung fertig geworden, während in der links liegenden erst der Zellkern getheilt ist. Fig. 68 Taf. XIX endlich zeigt uns die beiden getheilten seitlichen Zellen. Die Hüllmembran um das Ganze ist sehr deutlich. Dieselbe macht zwischen den einzelnen Embryozellen immer eine deutliche Einbiegung. Die mittlere obere Zelle ist noch nicht getheilt. Die Fig. 69 Taf. XIX demonstirt auch noch diese Theilung nebst den getheilten beiden seitlichen Zellen. Wir haben also hier jetzt sieben

Zellen, die insgesamt von einer Hüllmembran umgeben sind. Körniges Plasma ist besonders deutlich sichtbar.

Wie ich schon in der Einleitung dieses Abschnittes angeführt, berichtet Strasburger, dass beim jungen *Taxus*-Embryo eine der Zellen am Scheitel, meist die der Mitte nächstliegende, die Oberhand gewinne, sich mehrmals theile und den Keim bilde. Auch ich konnte diese Zelle und deren Theilungen beobachten. Dieselbe beginnt sich zu theilen bei Drei-, Vier-, Fünf-, Sechs- oder Siebenzelligkeit des bis jetzt gebildeten Embryos. In Fig. 70 Taf. XIX ist diese Scheitelzelle bereits einmal getheilt durch eine etwas geneigte Wand bei fünfzelligem Embryo. (Die beiden unteren Zellen sind die Tochterzellen dieser ersten Theilung.) Fig. 71 Taf. XIX demonstriert diese erste Theilung bei sechszelligem Embryo. In Fig. 72 Taf. XIX erkennen wir bereits die zweite Theilung dieser Scheitelzelle, ebenfalls bei sechszelligem Embryo. Die Theilungswand steht zur ersten unter einem rechten Winkel. Eine ganz ähnliche Figur finden wir in Strasburger's „Coniferen und Gnetaceen“ Taf. XII Fig. 44a; nur sehen wir dort die zwei Mal getheilte Scheitelzelle von der anderen Seite. Nochmals sehen wir diese zwei Mal getheilte Scheitelzelle in Fig. 73 Taf. XIX bei einem mehrzelligen Embryo. Wir erkennen auch hier wieder sehr deutlich die Hüllmembran um den Gesamtembryo, welche zwischen den einzelnen Embryozellen peripherisch eingebogen ist. Die Annahme ist wohl gerechtfertigt, dass diese Hüllmembran um den Embryo einfach aus der Continuität der Membranen der einzelnen Embryozellen resultirt, daher auch zwischen den Zellen diese Einbuchtung. Fig. 74 Taf. XIX scheint diese Auffassung vollständig zu bestätigen; wir sehen hier die Einzelmembranen theilweise allein, ohne den von ihnen umschlossenen Plasmakörper.

Fig. 73 Taf. XIX ist die Abbildung eines Embryos, bestehend aus neun Zellen. Bis zu diesem Stadium konnte ich die genaue Entwicklung des Embryos verfolgen; ich verzichtete aber gezwungener Weise auf die Weiterführung der nun folgenden Details, weil es von hier an sehr schwer hält, die einzelnen Theilungen genau zu constatiren; andererseits ist ziemlich sicher, dass die weiteren Zelltheilungen nicht mehr in gesetzmässiger Ordnung vor sich gehen. Haben wir doch schon auf den früheren Theilungsstadien sehr viele Abweichungen gesehen, betreffend Lage der Theilungswände bezw. Richtung der Kernspindeln der sich theilenden Kerne. Es ist auch keine Frage, dass eine genaue Kenntniss der ersten Zelltheilungen der Embryonalanlage weitaus am wichtigsten ist.

Bei *Taxus baccata* bilden die Embryonalschläuche eines Archegoniums insgesamt nur einen eigentlichen Embryo; aber nicht alle Embryonalschläuche sind zum Aufbau des Embryos nothwendig.

Im geschichtlichen Theil dieses Abschnittes wurde erwähnt, dass Hofmeister am „oberen Ende des Vorkeims“ sehr oft einige nach unten rasch sich verjüngende Zellen sah, welche keiner der Längsreihen angehörten, die weiter unten den Keim zusammensetzten. In der That sind diese sich abnorm verhaltenden Zellreihen (Embryonalschläuche) bei *Taxus baccata* nicht selten. Ich habe sehr viele Schnitte in meiner Sammlung, bei welchen wir mehrere Archegonien befruchtet sehen, wobei sich die Embryonalschläuche verlängern, die Embryonen ins Endosperm hinunter führen. Beim ersten Embryo haben alle sechs Embryonalschläuche die untere Etage begleitet; beim zweiten Embryo bleiben zwei Embryonalschläuche im Wachsthum zurück und nur vier Schläuche begleiten den Embryo; bei einem dritten Embryo desselben Samens bleiben drei Schläuche zurück und nur drei haben die Einführung des Embryos ins Nährgewebe übernommen. Ja, es kann sogar vorkommen, dass alle sechs Embryoschläuche verschiedenes Wachsthum zeigen. So sistiren denn diese auf verschiedener Höhe aufgehörenden Embryonalschläuche ihr Wachsthum ungleichzeitig. Die Enden derselben sind mitunter spitz zulaufend, meistens aber keulenförmig angeschwollen. Im keulenförmigen Ende sieht man dann den Embryonalschlauchkern in zwei oder drei Kerne getheilt; sogar ganze Kernreihen treten auf. Oder es entsteht im angeschwollenen Ende ein ganzer Kernhaufen (Fig. 75 a, 75 b, 75 c und 75 d Taf. XIX). Das Protoplasma ist um die einzelnen Kerne individualisirt und von der Zellwand zurückgezogen. Die Kerne sind manchmal lang gestreckt. Ganz Aehnliches sehen wir auch auf der Tafel von *Pinus Laricio*.¹⁾ Aber nicht nur im unteren Ende der Embryonalschläuche tritt diese Kernvermehrung auf, sondern auch im oberen Ende. Es scheint also, dass nicht nur die untere Zelletage embryobildend ist, sondern dass auch die Zellen der oberen Etage Embryonen bilden wollen, die aber allerdings in ihrer Entwicklung stille stehen, sobald der „eigentliche“ Embryo eine gewisse Grösse erreicht hat. Ich gehe noch weiter und sage, dass überhaupt alle Zellen, die aus dem Keimkern hervorgehen, das Bestreben haben, Embryonen zu bilden. (Dies erinnert sehr an die zu Embryonen auswachsenden Schläuche der Keimzellen bei *Ephedra altissima*.) Auch in dieser Beziehung nimmt wohl *Taxus*

1) Siehe Dr. A. Dodel, Anatomisch-physiologischer Atlas der Botanik.

eine Zwischenstellung ein; während nämlich bei der Mehrzahl der Nadelhölzer die Embryonalschläuche eines Archegoniums insgesamt nur einen Embryo bilden, trennen sich bei einigen Gymnospermen die einzelnen Schläuche von einander und jeder bildet eine eigene Keimanlage. Bei *Taxus baccata* sehen wir die einzelnen Embryonalschläuche nur noch „rudimentäre“ Embryonen bilden; der Embryo aus der unteren Etage gewinnt immer die Oberhand. Könnte man den aus der unteren Etage hervorgegangenen Embryo herausschneiden, so würden wahrscheinlich die unteren Enden der Embryonalschläuche ganz zu Embryonen sich entwickeln, da dann nach diesem Orte die Nahrungszufuhr concentrirt werden könnte. Leider wird dies Experiment kaum ausführbar sein.

Die Entdecker dieser Embryonalschlauchzellenreihen sind Mirbel und Spach.¹⁾

Es mögen, bevor ich zur Beschreibung des reifen Embryos übergehe, noch einige Bemerkungen über Anzahl und Lage der Embryonen Platz finden. Wie schon oft bemerkt, enthält der reife Samen nur einen Keim, welcher die übrigen auf früheren Entwicklungsstufen verdrängt hat. Diese Verdrängung der Embryonen geschieht manchmal erst, wenn dieselben schon eine ziemliche Grösse erreicht haben. So habe ich Präparate von Ende Juni, bei welchen zwei oder sogar vier Embryonen sehr beträchtlich und fast gleich weit entwickelt sind, wo es also schwer wäre zu entscheiden, welcher Embryo die Oberhand gewinnen würde. Und denkbar wäre es doch, dass einmal unter tausend Fällen sich zwei Embryonen entwickeln würden. Was die Lage dieser jungen Keime anbetrifft, so ist darüber dasselbe zu sagen, wie bei den Archegonien. Sie können mit einander parallel verlaufen oder sie liegen wirr durch einander etc. Diese so sehr verschiedene Lage der jungen Keime mag wohl ihre Ursache hauptsächlich darin haben, dass vielfach mechanische Wachsthumshemmungen richtungsbestimmend werden.

Wir haben den Embryo im Neunzellenstadium verlassen (Fig. 73 Taf. XIX). Die Zellen theilen sich weiter und bilden schliesslich den reifen Embryo. Fig. 76 Taf. XIX zeigt uns einen solchen, der von Ende Juli datirt. Die beiden Cotyledonen sind beträchtlich entwickelt und deutlich sichtbar. Die Entwicklung derselben ist sehr einfach. Zunächst erheben sie sich als kleine Wülste zu beiden Seiten des bis dahin abgerundeten unteren Endes des Embryos. Die zwei Er-

1) Siehe Annales des sc. naturelles II. série 1843 t. 20.

hebungen werden infolge rascher Zelltheilungen und damit Hand in Hand gehenden Wachsthumms immer grösser und schliesslich zu den eigentlichen Cotyledonen, wie wir sie im reifen Samen sehen. Was bei Fig. 76 am meisten auffällt, ist die Thatsache, dass zwischen den beiden Cotyledonen Reste von aufgelöstem Endosperm sich vorfinden. Dasselbe bemerken wir auch auf Querschnitten, wo die Cotyledonen ein wurstförmiges Aussehen haben und concave Berührungsfächen zeigen (Fig. 77 Taf. XIX). Diese Reste von aufgelöstem Endosperm zwischen den beiden Cotyledonen beweisen, dass der Embryo vom Endosperm ernährt wird. Die Ernährung des Embryo geht durch das Stämmchen vor sich und nicht durch die Wurzel. Dies ist bei der Embryoernährung, während derselbe sich vom Sameninhalt ernährt, wohl der gewöhnlichste Fall. Auf die genaueren Verhältnisse über das Verhalten der Endospermzellen um den Embryo herum und unter demselben trete ich hier nicht ein, da dasselbe im 5. Abschnitt schon geschehen ist. (Siehe oben.)

Noch sei erwähnt, dass beim Grösserwerden des Embryos die Cotyledonen sich verlängern, wobei das Endosperm zwischen denselben gänzlich verschwindet; es bildet dann höchstens noch einen keilartigen Zapfen zwischen den Berührungsfächen der Cotyledonen.

Der Bau des reifen Embryos selbst, im Hinblick auf die bekannten Untersuchungen anderer Autoren, bietet nichts Neues. Wir haben in der Mitte den Procambiumstrang, aus welchem die Elemente der Gefässbündel hervorgehen. Derselbe verzweigt sich unterhalb des Stammscheitels und schickt seine Ausläufer in die Cotyledonen. (Siehe auch Fig. 77 Taf. XIX.) Immer ist auch der Pleromscheitel der Wurzel und der Vegetationskegel des Hypocotyl unschwer zu sehen. Eine Wurzelhaube bemerken wir bei dem in Fig. 76 dargestellten Embryo noch nicht; der hier sehr lang gewordene Embryoträger wird erst später durch die Wurzelhaube verdrängt. Die Zellen des Procambiumstranges sind kleiner und plasmareicher als die des Periblems und deshalb so sehr auffallend gegen das letztere abgesetzt. Auch die Zellen des Dermatogens sind etwas kleiner als die des Periblems. Die Zellen des Suspensors sind sehr in die Länge gestreckt und arm an Plasma. In der Höhe des Stammscheitels ist der Embryo immer etwas eingeschnürt; sein Vegetationskegel ist breit und flach.

Strasburger bemerkt in „Coniferen und Gnetaceen“, dass bei den Taxaceen ohne Ausnahme zwei Cotyledonen vorkommen. Dem gegenüber kann ich bemerken, dass ich auf Embryoquerschnitten auch deutlich drei Cotyledonen gesehen habe (Fig. 78 Taf. XIX). In dieser

Figur beobachten wir auch das aufgelöste Endosperm zwischen den Cotyledonen und die drei Zweige des Procambiumstranges. (Das Vorkommen dreier Cotyledonen ist in allen Fällen als Ausnahme zu betrachten.)

Der Embryo enthält sehr viel Stärke; nebstdem beobachten wir als Zellinhaltsheile auch wieder jene kleinen, hier blauen Körner neben den Kernen, wie wir sie oben bei den vielkernigen Endospermzellen beschrieben haben und die durch Hämalaun mehr oder weniger intensive Färbung annehmen.

Verzeichniss der benützten Litteratur.

- Belajeff, Zur Lehre von den Pollenschläuchen der Gymnospermen. Berichte der Deutschen bot. Ges. 1891, Bd. IX.
- Dödel Dr. A., Anatomisch-physiologischer Atlas der Botanik für Hoch- und Mittelschulen. Esslingen 1878—1883.
- Goebel Dr. K., Grundzüge der Systematik und speciellen Pflanzenmorphologie Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen. Leipzig 1851. — Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1894.
- Jaccard, Recherches embryologiques sur l'Ephedra Helvetica. Lausanne 1894.
- Mirbel & Spach, Annales des sc. naturelles. II. série. 1843.
- Overton Dr. E., Ueber die Reduction der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. S.-A. aus d. Vierteljahrsschr. d. n. Ges. in Zürich, XXXVIII. Jahrg. 1893.
- Pfitzer, Vorläufige Mittheilung.
- Strasburger, Coniferen und Gnetaceen. Jena 1872. — Angiospermen und Gymnospermen. Jena 1879. — Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen. Jena 1892. — Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Jena 1878. — Befruchtung bei den Coniferen. 1869. — Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1880.
- Schacht, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie. 1859.
- van Tieghem, Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnétacées. Ann. d. sc. nat. 8. série 1869.

Erklärung der Figuren.

Tafel XV.

- Fig. 1. Querschnitt durch das Secundansprösschen mit den drei decussirten Schuppenpaaren; die Vertheilung der Gefässbündel deutlich sichtbar. *g* Gefässbündel.
- „ 2. Schematischer Längsschnitt durch eine weibliche Knospe. Das Integument erhebt sich zu beiden Seiten des Nucellus. *n* Nucellus, *i* Integument.
- „ 3. Längsschnitt durch die Mikropyle mit ringförmigem Wulst. *m* Mikropyle.

- Fig. 4. Längsschnitt durch die weibliche Blüthe, welcher das Integument zeigt. *s* gelbe, cuticularisirte Schicht rings um die Mikropyle, *c* Cuticula, *e* Epidermis, *i* eigentliches Integument, *n* Nucellus, *e*₁ Embryosack, *g* generative Zelle vor dem Archegonium.
- „ 5. Längsschnitt durch ein Fragment des äusseren Theiles des Integumentes. *c* Cuticula, *e* Epidermis.
- „ 6. Nucelluszellen aus dem inneren Theil des Nucellus. Das Cytoplasma hat sich von den Zellwänden losgelöst.
- „ 7. Die vier Tochterzellen, welche durch Theilung einer Embryosackmutterzelle entstanden sind. *t* Tochterzellen.
- „ 8. Vorgeschrittenes Stadium: Zwei Embryosackmutterzellen sind in je drei oder vier Tochterzellen zerfallen. Eine der unteren Zellen zeigt zwei Vacuolen und ist bedeutend grösser als die anderen, sie wird zum Embryosack. *e* Embryosack.
- „ 9. Heranwachsender Embryosack von Nucellusgewebe umgeben. *n* Nucellusgewebe.
- „ 10. Längsschnitt durch einen Samen mit zwei Embryosäcken. *e* Normal entwickelter Embryosack, *e*₁ in der Entwicklung zurückgebliebener Embryosack, der bald verdrängt worden wäre, *g* generative Zellen, die zum Embryosack vordringen, *n* Nucellus.
- „ 11. Orientirungsbild. Längsschnitt: *s* Schuppen, *i* Integument, *n* Nucellus, *e* Embryosack, *a* Arillusanlage. — Querschnitt: Die analogen Blüthentheile.
- „ 12. Junger, stark gefalteter Embryosack mit etwa 10 freien Kernen. *n* Nucellus, *e* Embryosack, *k* freie Kerne.
- „ 13. Weiter entwickelter Embryosack mit ungefähr 32 freien Kernen. Grobes Maschenwerk zwischen den Kernen. *n* Nucellus, *e* Embryosack, *k* freie Kerne.
- „ 14. Endospermzellen.
- „ 15. Endospermzelle; im Innern ein Haufen von Kernen.
- „ 17. Längsschnitt durch den Embryosack mit einer Zellschicht. *e* Embryosack, *n* Nucellusgewebe.

Tafel XVI.

- Fig. 16. Querschnitt durch den Embryosack. Die Wand des Embryosacks ist mit einer einzigen Schicht von Endospermzellen ausgekleidet. *e* Embryosack, *n* Nucellusgewebe.
- „ 18. Fragment eines Querschnittes durch den Embryosack. Die wandständigen Endospermzellen haben sich gegen das Innere zu verlängert.
- „ 19. Embryosackquerschnitt. Die verlängerten wandständigen Endospermzellen sind in der Mitte zusammengestossen.
- „ 20. Längsschnitt durch einen Embryosack. In den verlängerten Endospermzellen sind tangentielle Zellwände gebildet.
- „ 21. Wenig weiter vorgeschrittenes Stadium.
- „ 22. Querschnitt durch einen Embryosack. 6—9 tangentielle Zellwände sind gebildet.
- „ 23. Archegonium mit Hüllschicht. *h* Hüllschicht, *a* Archegonium, *e* Eikern.
- „ 24. Archegonium mit Halszellen. *h* Halszellen, *a* Archegonium, *e* Eikern. 390/1.

- Fig. 25. Archegonium mit Pollenschlauch. *p* Pollenschlauch, *h* Hüllschicht, *a* Archegonium, *e* Eikern, *c* Chromatinsubstanz, *n* Kernkörperchen. 390/1.
- " 26. Querschnitt durch den Endospermkörper. Das Endosperm hat sich weiter entwickelt als in Fig. 22. *n* Nucellusgewebe, *e* Endospermkörper, *a* Querschnitt durch das Archegonium, *z* Zone von kleineren Endospermzellen.
- " 27. Längsschnitt durch den Endospermkörper. *e* Endospermkörper, *z* Zone von kleineren Endospermzellen, *s* Embryonalschläuche, *E* Embryo.

Tafel XVII.

- Fig. 28. Längsschnitt durch den oberen Theil des Endospermkörpers. *n* Nucellus, *a* Archegoniumhöhlung, *s* oberes Ende von Embryonalschläuchen, *t* nachträglich nach oben gewachsenes Endosperm.
- " 29. Vielkernige Endospermzellen.
- " 30. Zu drei Haufen verschmolzene Kerne einer Endospermzelle. *k* Kernhaufen.
- " 31. Oberer Theil eines Archegoniums mit Einbuchtung. Das Pollenschlauchende mit der generativen Zelle befindet sich unmittelbar vor der Eizelle. *a* Archegonium, *v* Vacuolen, *h* Hüllschicht des Archegoniums, *p* Pollenschlauchende, *g* generative Zelle. 710/1.
- " 32. Zum Embryosack vordringender Pollenschlauch mit Inhaltsbestandtheilen. *p* Pollenschlauch, *g* generative Zelle, *s* Stielzellkern, *p*₁ Pollenschlauchkern, *e* Embryosack mit freien Kernen, *n* Nucellusgewebe.
- " 33. Generative Zelle mit den beiden freien Zellkernen. *fz* Freie Zellkerne, *g* generative Zelle. 710/1.
- " 34. Die generative Zelle hat sich in zwei ungleich grosse Schwesterzellen getheilt. *kg* Kleine Schwesterzelle, *gg* grosse Schwesterzelle, *fz* freie Zellkerne, *a* Archegonium mit Kern. 710/1.
- " 35. Höhlung vor dem Archegonium, die durch Pollenschlauchwirkung entstanden ist. *h* Höhle, *a* Archegonium mit Etagen.
- " 36. Ins Ei eindringender Spermakern. *r* Restgebilde der generativen Zelle, *sp* Spermakern, *ek* Eikern, *a* Archegonium. 390/1.
- " 37. Erste Berührung von Sperma- und Eikern. *sp* Spermakern, *ek* Eikern. 710/1.
- " 38 u. 39. Der Spermakern ist mit dem Eikern verschmolzen. *sp* Spermakern, *ek* Eikern, *v* Vacuolen im Archegonium. 390/1 u. 710/1.
- " 40. Keimkern, entstanden durch Verschmelzung von Sperma- mit Eikern. *kk* Keimkern. 710/1.
- " 41—46. Der Keimkern ist in zwei, drei, vier, fünf, sieben freie Kerne getheilt. Zwischen den freien Kernen ist die Plasmastrahlung deutlich sichtbar. *p* Plasmakappe an der Basis des Archegoniums, *fk* freie Kerne.

Tafel XVIII.

- Fig. 46 u. 47. Der Keimkern ist in acht und elf freie Kerne getheilt.
- " 48. Der Keimkern hat sich in 16 freie Kerne getheilt. Zellmembranbildung zwischen den Kernen deutlich zu sehen. Zwischen den zwei zu unterst gelegenen Kernen ist vielleicht eine transitorische Zellplatte. 390/1.
- " 49. Aehnliches Stadium. Oben in der Archegoniumhöhlung beobachtet man die Restgebilde des Pollenschlauches, die nicht zur Befruchtung gebraucht wurden. *r* Restgebilde. 390/1.

- Fig. 50. Vorgeschritteneres Stadium. Im untersten Theil der Plasmakappe fertige Zellen um Kerne gebildet. Restgebilde des Pollenschlauches zu sehen.
- „ 51, 52, 53. Die Zellen um die freien Kerne sind gebildet. Gequollene Membranen als helle Zwischenräume bemerkbar. In Fig. 52 liegen die nur durch ihre Contouren angedeuteten Zellen tiefer.
- „ 54. Die bis anhin unregelmässig gelagerten Zellen sind in zwei Etagen angeordnet. 710/1.
- „ 55. Dreietagenstadium. 390/1.
- „ 56. Die Zellen der oberen Etage haben sich in die Länge gestreckt; die der unteren Etage zeigen die für dieses Stadium typische Lagerung. 710/1.
- „ 57. Die Zellen der unteren Etage zeigen die für dieses Stadium typische Anordnung; die Zellen der mittleren Etage sind langgestreckt, die der oberen Etage sind unverändert. 390/1.
- „ 58. Zehn Embryonalschläuche in ein Bündel vereinigt. Das Cytoplasma hat sich von den Wänden zurückgezogen. 390/1.
- „ 59 u. 60. Die durch lange Embryonalschläuche ins Endosperm eingeführten drei resp. vier Zellen des Embryos.
- „ 61—66. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien des Embryos.
- „ 65. *r* Die zur Befruchtung nicht gebrauchten degenerirenden Restgebilde des Pollenschlauches, *h* Hüllschicht des Archegoniums, die durch die Embryonalschläuche durchbrochen wurde, *oe* Zellen der oberen Etage, *es* Zellen der mittleren Etage (Embryonalschläuche), *E* Zellen der unteren Etage (Embryo). Ebenso in Fig. 67 Taf. XIX.

Tafel XIX.

- Fig. 66—70. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien des Embryos.
- „ 70—74. Aufeinanderfolgende Theilungen der Scheitelzelle. *s* Derivate der Scheitelzelle.
- „ 74. Einzelmembranen der Embryozellen deutlich zu sehen. 390/1.
- „ 75 *a, b, c, d*. Keulenförmig angeschwollene Enden von Embryonalschläuchen. In Fig. 75 *b* ist eine Kernreihe, in Fig. 75 *d* ein ganzer Kernhaufen zu sehen.
- „ 76. Reifer Embryo. *e* Aufgelöstes Endosperm zwischen den beiden Cotyledonen.
- „ 77. Querschnitt durch die beiden Cotyledonen. Zwischen den letzteren befindet sich in Auflösung begriffenes Endosperm.
- „ 78. Querschnitt durch einen Embryo mit drei Cotyledonen.

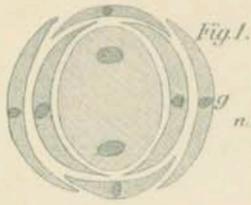


Fig. 1.

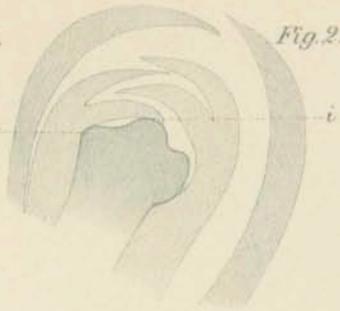


Fig. 2.

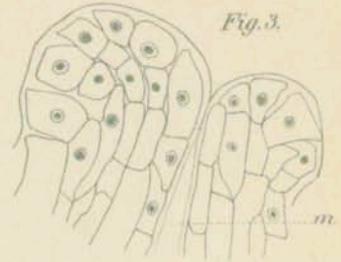


Fig. 3.



Fig. 5.

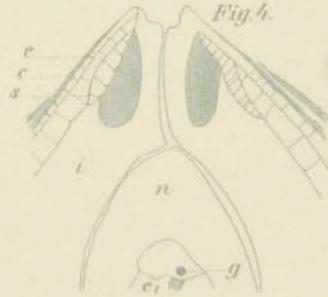


Fig. 4.



Fig. 6.

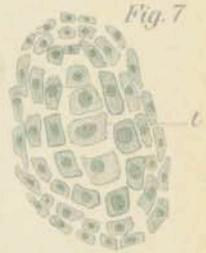


Fig. 7.



Fig. 8.

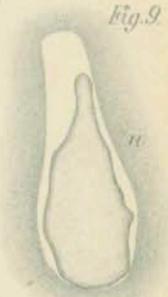


Fig. 9.



Fig. 13.

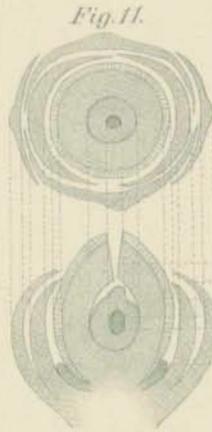


Fig. 11.

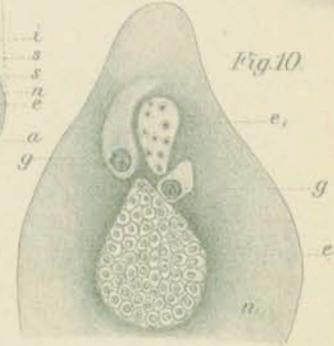


Fig. 10.

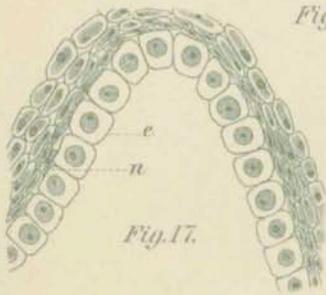


Fig. 17.

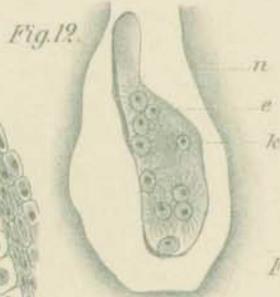


Fig. 12.

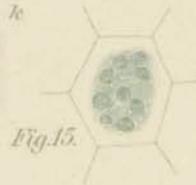


Fig. 15.

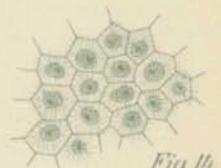


Fig. 14.

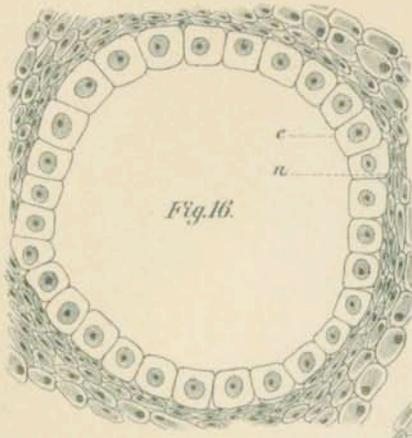


Fig. 16.

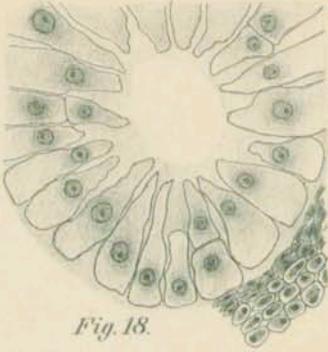


Fig. 18.

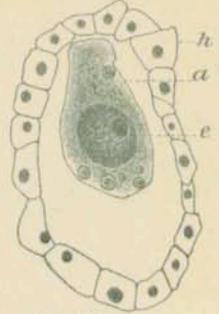


Fig. 23.

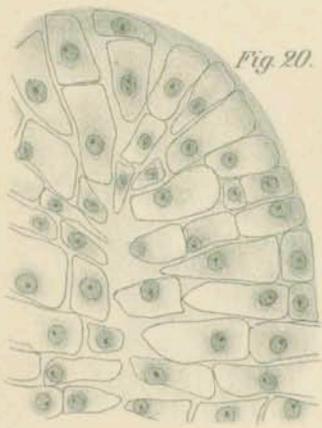


Fig. 20.

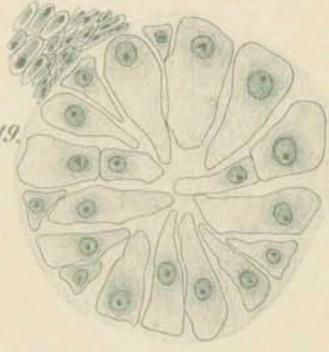


Fig. 19.

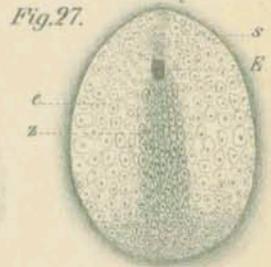


Fig. 27.

Fig. 26.

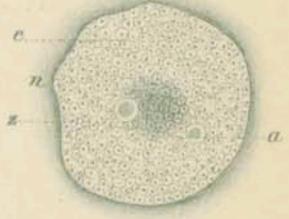


Fig. 22.

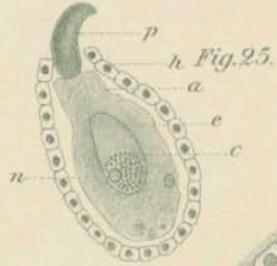


Fig. 25.



Fig. 24.

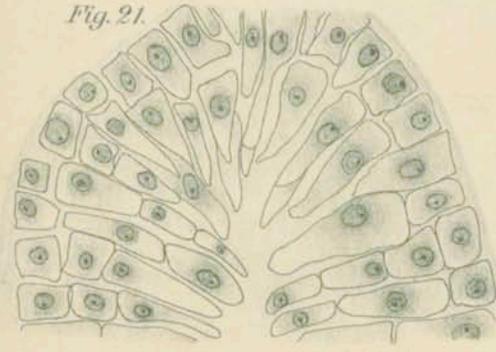
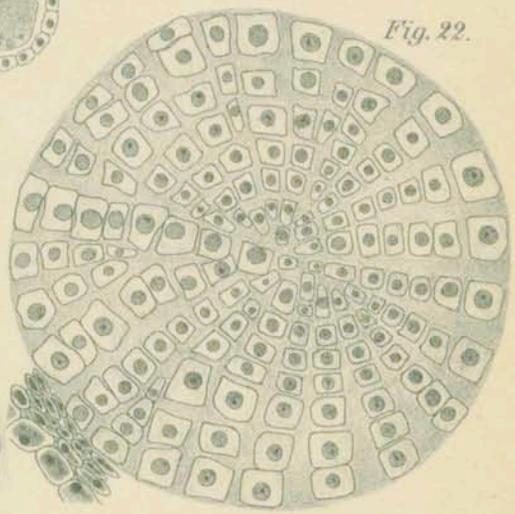


Fig. 21.



L. Jager ad. nat. del.

W.A. Meyn, Lith. Inst., Berlin, S. 42

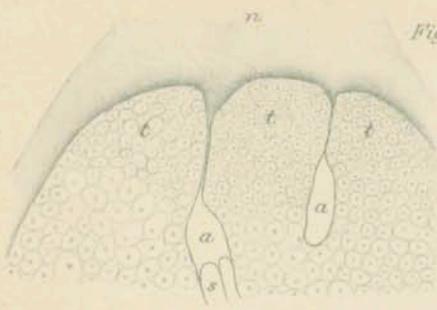


Fig. 28.

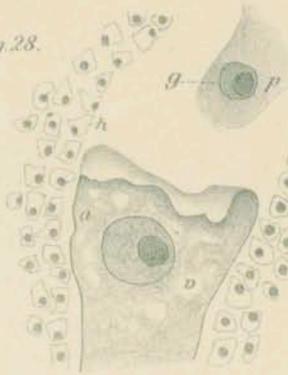


Fig. 31.

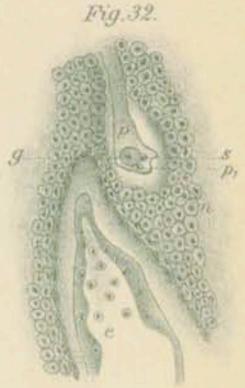


Fig. 32.

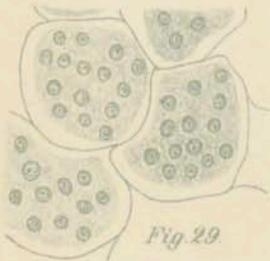


Fig. 29.

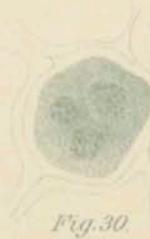


Fig. 30.



Fig. 37.

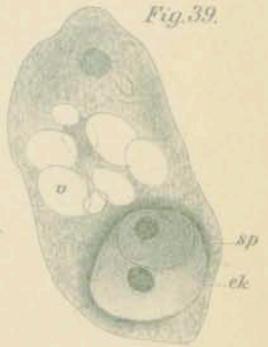


Fig. 39.

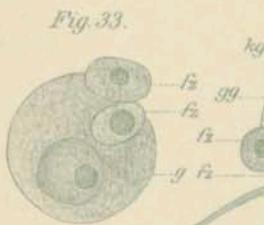


Fig. 33.



Fig. 34.



Fig. 35.



Fig. 44.



Fig. 30.



Fig. 38.



Fig. 40.

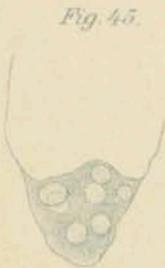


Fig. 45.



Fig. 43.



Fig. 42.



Fig. 41.

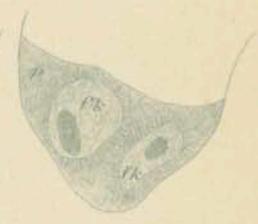


Fig. 46.



Fig. 49.

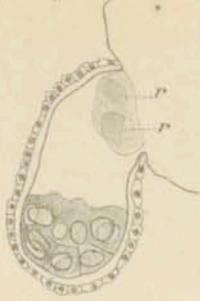


Fig. 50.

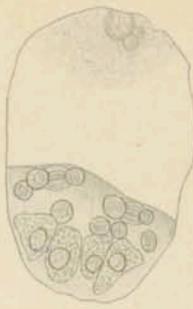


Fig. 51.

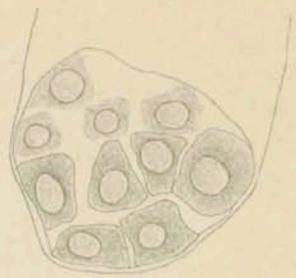


Fig. 47.

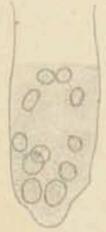


Fig. 53.

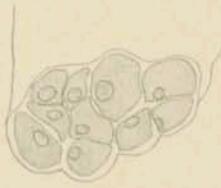


Fig. 52.



Fig. 54.

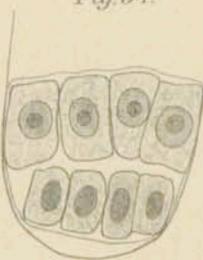


Fig. 55.

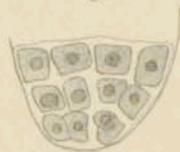


Fig. 48.



Fig. 56.

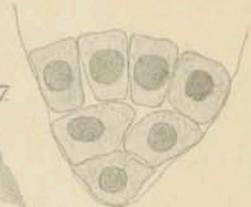


Fig. 59.

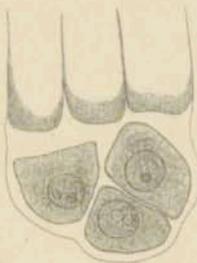


Fig. 57.



Fig. 60.



Fig. 58.

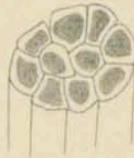


Fig. 65.

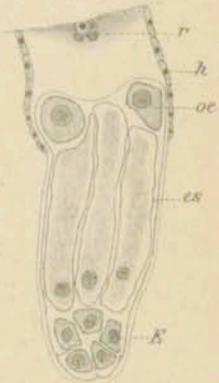


Fig. 63.

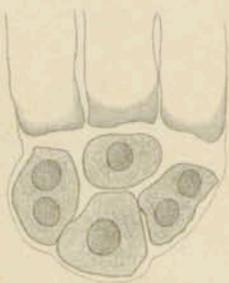


Fig. 61.



Fig. 62.

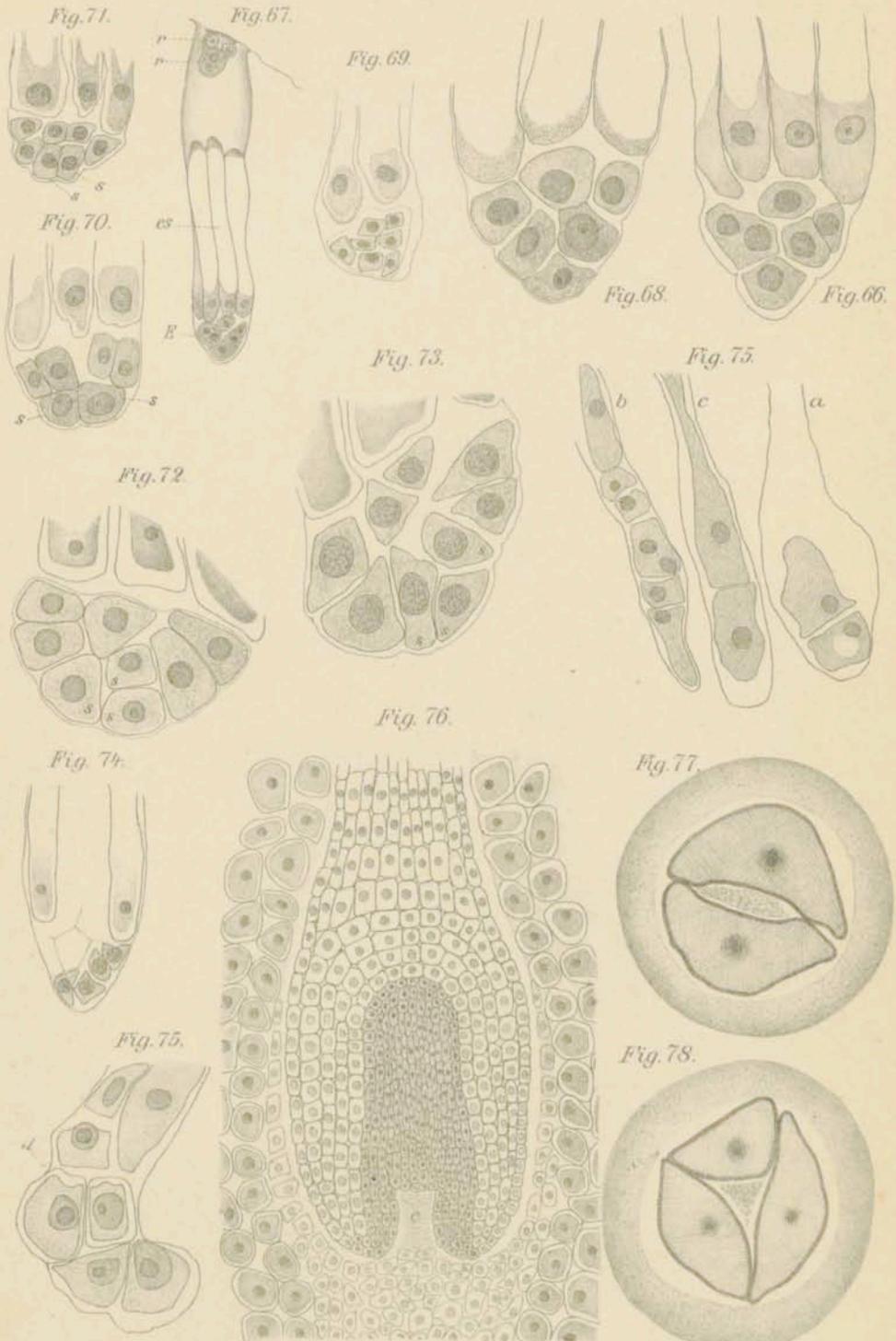


Fig. 64.



L. Jager ad nat. det.

W. Anzgn, Lith. Inst., Berlin, S. 42.



L. Jager ad. nat. del.

W.A. Meyn, lith. Inst., Berlin. 542.