

Studien
über
die Pollenkörner der Angiospermen

von
Fredr. Elfving

aus Helsingfors.

Hierzu Tafel I—III.

Bis in die letzte Zeit galt es den Botanikern als fest begründete Thatsache, dass die Pollenkörner der angiospermen Pflanzen einzellig seien, dass sie, als Tetraden in den Pollenmutterzellen gebildet, keine weiteren Theilungen erfahren. Dies in Gegensatz zu den Gymnospermen, wo bekanntlich kurz vor der Bestäubung eine oder mehrere sogenannte vegetative Zellen, die man als rudimentäres, männliches Prothallium gedeutet hat, erzeugt werden.

Neuerdings zeigte aber Strasburger¹⁾, dass die Pollenkörner von verschiedenen angiospermen, sowohl mono- als dicotyledonen Pflanzen, zwei Kerne besitzen; dass ferner der eine von diesen ursprünglich einer kleinen, peripherisch gebildeten Zelle angehört und erst durch nachträgliche Resorption der Scheidewand frei wird; dass also hier, wie bei den Gymnospermen eine vegetative Zelle in dem Pollenkorne auftritt.

Weiter fand Strasburger bei den untersuchten Orchideen, dass in dem Pollenschlauche der Kern der grösseren Zelle immer vorangeht.

Strasburger weist darauf hin, dass schon Reichenbach die beiden Kerne in den Pollenkörnern einiger Orchideen abgebildet und beschrieben hat und dass auch Hartig durch Anwendung von Karminlösung zwei Kerne in den Pollenkörnern von verschiedenen Pflanzen sichtbar machte. Doch blieben diese

¹⁾ Ueber Befruchtung und Zelltheilung in Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XI. Neue Folge Bd. IV. 1877. Heft 4 p. 450 u. f.

Angaben, weil in ihrer Tragweite nicht erkannt, zunächst auch unbeachtet.

Auf Veranlassung des Herrn Professor Strasburger habe ich es versucht, die Untersuchungen über die Entwicklungsvorgänge in den Pollenkörnern der Angiospermen nochmals aufzunehmen. Die Arbeit, deren Resultat auf den folgenden Seiten vorliegt, wurde im Sommersemester 1878 im Botanischen Institute zu Jena unter der Leitung des Herrn Professor Strasburger ausgeführt. Dabei hatte ich mich seinerseits der liebenswürdigsten und zuvorkommendsten Unterstützung zu erfreuen und ich ergreife mit Vergnügen die Gelegenheit, ihm hierfür an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank zu sagen.

Meine Aufgabe war es, einerseits die neuentdeckten Theilungen in den Pollenkörnern weiter zu verfolgen, andererseits das Verhalten der Kerne im Pollenschlauche zu studiren.

Dass die Mehrzelligkeit der Pollenkörner so lange von den Forschern übersehen werden konnte, hing wohl ausschliesslich von dem Mangel einer geeigneten Untersuchungs-Methode ab. Denn wenn auch die Vorgänge, die sich hier abspielen, bei einigen Pflanzen mit überraschender Deutlichkeit auch ohne Anwendung besonderer Reagentien hervortreten, so ist doch im Allgemeinen durch Untersuchen von frischem Material wenig zu gewinnen und auch die von den Botanikern früher gebrauchten Reagentien geben hier keinen oder nur geringen Aufschluss.

Als unschätzbares Mittel für diese Untersuchungen erwies sich die in der letzten Zeit in Anwendung gekommene Ueberosmiumsäure, die neuerdings mit so grossem Erfolge von Strasburger bei seinen Arbeiten über die Zelltheilung und über die Befruchtung benutzt wurde. Nachdem ich nebenbei verschiedene andere, als aufhellend bezeichnete Mittel versucht hatte, bediente ich mich ausschliesslich der Osmiumsäure und zwar in einprocentiger Lösung. Von grossem Nutzen ist es dann immer, meist sogar unerlässlich, nachträglich zu den durch Osmiumsäure fixirten Präparaten färbende Mittel zuzusetzen. Als ein solches diente Karminlösung, der etwas Glycerin beigefügt war. Durch diese Methode gewinnt man nach etwa 24 Stunden Praeparate, die an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig lassen. Für grosse, mit körnigem oder öligem Inhalte reich erfüllte Pollenkörner, die sich sehr langsam oder gar nicht färben, sowie überhaupt zur raschen Orientirung, empfiehlt es sich sehr, die Pollenkörner sogleich nach dem

Zusatz von Osmiumsäure vermittelt Druck auf das Deckgläschen zu zerquetschen; die Kerne werden dann mit dem übrigen Zellinhalt ausgepresst und sogleich fixirt; man kann auf diese Weise sogar in Theilung begriffene Kerne frei zur Anschauung erhalten. Färbung mit Karmin ist natürlich auch hier von grossem Nutzen.

Vorzüglich geeignet für diese Untersuchungen sind Pflanzen mit reichblüthigen Inflorescenzen. Wenn in einer solchen die ersten Blüthen sich geöffnet haben, findet man ohne Schwierigkeit alle jüngeren Entwicklungs-Stadien in den aufeinander folgenden Knospen. Hierüber werde ich denn auch keine weiteren Angaben machen. Die vegetative Zelle wird aber stets, die Cyperaceen allein ausgenommen, in den gegeneinander bereits befreiten Pollenkörnern — wenn diese überhaupt frei werden — gebildet.

Um das Verhalten der Kerne in den Schläuchen zu studiren, kultivirte ich die Pollenkörner in verschiedenen Nährstofflösungen und zwar in bekannter Weise, in suspendirten Tropfen in feuchten Kammern. Anfangs bediente ich mich Rohrzuckerlösungen verschiedener Concentration; da aber in vielen Fällen keine befriedigenden Resultate auf diese Weise zu bekommen waren, so wurden Versuche mit anderen Flüssigkeiten angestellt. Van Tieghem, der auch Pollenkörner kultivirte, empfiehlt¹⁾, der Flüssigkeit „une petite quantité“ von saurem weinsaurem Ammoniak zuzusetzen. Zuerst stellte ich fest, dass diese „petite quantité“ nicht ein Procent übersteigen darf; Lösungen von stärkerer Concentration wirken einfach tödtlich. Lösungen von 0,1, 0,25, 0,5 und 1 % Concentration waren indessen von keinem besonderen Nutzen und die Angaben von Van Tieghem, wie man diesen Lösungen unorganische Salze, Zucker, Gummi und ätherische Oele je nach dem Bedürfniss einzelner Pflanzen hinzufügen soll, sind zu allgemein und unbestimmt gehalten, als dass sie Anhaltspunkte zu weiteren Versuchen hätten abgeben können. Nachdem ich auch noch einprocentige Glycerinlösung, Lösungen von salpetersaurem Kalium und von kohlensaurem Natrium in Anwendung gebracht hatte, kehrte ich zu den Rohrzuckerlösungen (in dem Folgenden kurz als Zuckerlösungen bezeichnet) als den geeignetsten zurück. Ich benutzte solche von verschiedener Concentration (1, 3, 5, 10, 20, 30 und 40 %); es zeigte sich nämlich sehr bald, wie es ja auch vorausszusehen war, dass das Optimum der Concentration für die

¹⁾ Recherches physiologiques sur la végétation libre du pollen et de l'ovule et sur la fécondation directe des plantes par Ph. Van Tieghem in Annales des se. nat. 5. Sér. T. XII (1869) p. 318.

Pollenkörner einzelner Pflanzen-Arten sehr verschieden liegt. Während gewisse Pollenkörner in fast jeder beliebigen Lösung Schläuche trieben, war für andere eine ganz bestimmte Concentration erforderlich. Als sehr verschieden erwies sich auch die zur Schlauchbildung nöthige Zeit. Individuelle Schwankungen machten sich hierbei in hohem Grade geltend. Grosses Gewicht ist darauf zu legen, dass man nur ganz reife, doch nicht zu alte Pollenkörner zur Kultur anwendet.

Trotz der vorhandenen Schwankungen habe ich im Folgenden die Concentration, die sich bei den Kulturen der einzelnen Pflanzen-Arten als die vortheilhafteste erwies, als auch die Zeit, in der die Schläuche eine bestimmte Länge bei sonst normalem Habitus erreichten, angegeben. Wo nicht anders angegeben, wurde mit Rohrzuckerlösung operirt.

In allen Kulturen schwellen die Schläuche weiterhin keulenförmig an und gehen schliesslich durch Platzen zu Grunde.

In älteren Schläuchen findet man die fortwachsende Spitze durch eigenthümliche Cellulose-Pfropfen von den entleerten hinteren Theilen abgegrenzt (conf. Strasburger l. c. p. 456).

Die Kulturen wurden bei gewöhnlicher Zimmertemperatur und im Dunkeln vorgenommen. Bei vielen Arten erfolgte die Schlauchbildung ganz normal auch in hellem Tageslichte; meine Aufmerksamkeit habe ich nicht weiter auf diesen Punkt gerichtet.

Bei vielen Pflanzen war es mir indessen unmöglich Schläuche künstlich zu bekommen; in einigen Fällen versuchte ich dann, und nicht ohne Erfolg, dieselben aus den bestäubten Pistillen herauszupräpariren.

Die in der einen oder anderen Weise erhaltenen Pollenschläuche wurden sogleich mit Osmiumsäure oder absolutem Alkohol fixirt. Bevor man eines von diesen Reagentien zusetzt, thut man wohl, so viel als möglich von der die Schläuche umgebenden Flüssigkeit zu entfernen, was leicht mit einem kapillar ausgezogenen Glasrohre zu bewirken ist; man vermeidet dadurch heftige Diffusionsströme, die oft das Platzen der Schläuche hervorrufen; die Fixirung geschieht jetzt fast momentan.

Die Orchideen, besonders die mit reichblüthigen Aehren versehenen Arten, bieten ein exquisites Material für derartige Untersuchungen dar. Ich habe *Orchis latifolia*, *O. mascula*, *O. maculata*, *Ophrys myodes*, *Platanthera bifolia*, *Gymnadenia conopsea* und *Serapias francogallica* untersucht und konnte für alle diese Pflan-

zen die Angaben von Strasburger als genau konstatiren, weshalb ich einfach auf seine Abbildungen verweisen kann (l. c. p. 450, 452, T. XXVII F. 41—47). Der Bau und die Entwicklung der Körner zeigte sich bei allen völlig übereinstimmend. Ueberall wird das ursprünglich mit nur einem, runden Kern versehene Pollenkorn in zwei Zellen zerlegt, von denen die kleinere fast immer in einer Ecke des Kornes angelegt wird. Die Kerne der beiden Schwesterzellen sind rund und von beinahe derselben Grösse; das Kernkörperchen der kleineren Zelle ist aber konstant kleiner als das der grossen. Von einer Cellulose-Membran zwischen den beiden Schwester-Zellen war weder durch Anwendung von Reagentien noch durch Zerdrücken des Kornes irgend eine Spur sichtbar zu machen. Später wird auch die trennende Plasmaschicht aufgelöst: die beiden Kerne liegen frei neben einander in dem reifen Korn.

Die Bildung der Pollenschläuche nimmt bei den Orchideen eine im Vergleich mit den meisten anderen Pflanzen ziemlich lange Zeit in Anspruch. Verschiedene Arten differiren in dieser Hinsicht ein wenig, die besten Resultate erhielt ich aber im Allgemeinen bei 20—40stündiger Kultur in 5—10 % Zuckerlösung. Es erwies sich, dass, wie Strasburger für diese Pflanzen zuerst gefunden hat, die beiden Kerne in den Schlauch wandern und dass dabei der Kern der grossen Zelle ganz ausnahmslos vorangeht. Beide nehmen eine etwas verlängerte elliptische Gestalt an. In aus älteren Kulturen entnommenen Schläuchen hatte sich der vordere Kern in auffallender Weise gestreckt; das Kernkörperchen war noch deutlich zu sehen. Ich bin geneigt, hierin nur eine durch die Kultur hervorgerufene Veränderung zu sehen, denn in Schläuchen, die man aus dem Fruchtknoten herauspräparirt, findet man immer die beiden Kerne von derselben Gestalt wie in jüngeren Zuständen.

Ich habe mich bemüht, die Kerne bis zum Augenblick der Befruchtung zu verfolgen. Bei *Gymnadenia conopsea*, die sich als günstiges Untersuchungsobject empfiehlt, konnte ich dann feststellen, dass in Schläuchen, die schon in die Mikropyle eingedrungen waren und deren Spitze schon das innere Integument des Eichens berührte, die Kerne in einiger Entfernung von der Spitze noch vorhanden waren. In vielen Fällen hatte sich der eine noch getheilt: es waren also drei Kerne vorhanden. Wie es mir scheint war es immer der hintere Kern, der die Theilung erfahren hatte, was ich bei *Orchis maculata* mit völliger Sicherheit nachweisen konnte.

Sobald aber die Befruchtung vorüber ist, was sich durch die veränderte Beschaffenheit der Gehülffinnen im Embryosacke kundgiebt, sieht man keine Spur von Kernen mehr; das ganze Schlauchende, dessen Spitze am Embryosacke anliegt und oft durch einen Cellulose-Pfropfen nach aussen abgegrenzt ist, ist völlig homogen, stark lichtbrechend.

An dieser Stelle will ich auch kurz erwähnen, dass ich befruchtungsfähige Eichen und in regem Wachsthum begriffene Schläuche in einem Tropfen Zuckerlösung zusammengebracht habe, dass aber in keinem Falle ein Eindringen des Schlauches in die Mikropyle, geschweige denn die Befruchtung selbst zu beobachten war (conf. Van Tieghem l. c. p. 322 und Strasburger l. c. p. 486).

Die Schilderung der Verhältnisse bei den anderen untersuchten Monocotyledonen will ich mit einem möglichst klaren Beispiele beginnen. Ich wähle *Anthericum ramosum*.

Die Pollenkörner von dieser Art sind annähernd halbkugelig; in trockenem Zustande ist die konvexe Seite tief eingefaltet; die Exine ist hier sehr dünn, meist von der stark entwickelten Intine, die später hier zum Schlauch auswächst, durchbrochen.

Wenn man Blütenknospen von circa 5 mm. Höhe untersucht, findet man gewöhnlich Körner, in denen die vegetative Zelle schon abgegrenzt ist (Fig. 1). Die verschiedenen Stadien der Theilung bei dieser Pflanze sind im Detail schwer zu beobachten wegen des reichlichen Zellinhaltes, doch lässt es sich ohne Schwierigkeit, besonders nach kurzer Einwirkung von Osmiumsäure, feststellen, dass der grosse, rundliche Kern sich an die Aequatorial-Ebene des Kornes anlegt und sich da theilt. Als Resultat der Theilung findet man zwei Schwester-Zellen. Die eine, den bei weitem grössten Theil des Kornes einnehmend, besitzt einen grossen Kern, der dem ursprünglichen sehr ähnlich ist und wie dieser ein sehr grosses Kernkörperchen hat. Die andere, viel kleinere, wird immer in einer Ecke des Kornes angelegt und ist durch eine uhrglasförmige Wand, die der Intine ansitzt, von der Schwesterzelle getrennt; sie zeichnet sich durch ihr helles, fast körnerfreies Protoplasma und ihren rundlich-ovalen Kern, dessen Kernkörperchen, obgleich gross, so doch kleiner als das der grossen Zelle ist, aus. Zur Ausscheidung einer Cellulose-Membran kommt es bei dieser Theilung ebenso wenig wie bei den Orchideen. Die beiden Zellen sind vielmehr nur durch eine Schicht von Hautplasma, die von der Zellplatte stammt, von einander getrennt.

Bald löst sich diese vegetative Zelle in toto von der Intine ab und erscheint als kugeliges Gebilde frei im Innern des Kornes (Fig. 2, 3). Später streckt sich diese Zelle bedeutend in die Länge, wird spindelförmig mit spitzen, oft eingebogenen Enden (Fig. 4—6); ihr Kern ist fast unverändert geblieben. Bei vorsichtigem Zerdrücken der Pollenkörner in fünfprocentiger Zuckerlösung findet man leicht in dem ausgepressten Inhalte diese Zelle völlig intakt. Aus jüngeren Körnern ausgepresst, rundet sie sich gewöhnlich ab und nimmt Kugelform an, obgleich sie in dem Korn schon Spindelform hatte. In reifen Körnern ist sie dagegen ziemlich resistent und behält ihre Form. Ihr Kern erscheint heller als das umgebende Protoplasma; Zusatz von Osmiumsäure lässt ihn dagegen als dunkler hervortreten. Wendet man bei dem Zerdrücken Zuckerlösung von stärkerer Concentration, am besten 20procentige, an oder fügt man ein schwach Wasser entziehendes Mittel hinzu, so findet man nicht selten, dass die inneren Plasma-Theile sich kontrahiren und das äussere Hautplasma als eine Membran zurücklassen. Von Chlorzinkjodlösung wird das Ganze braun gefärbt.

Während die vegetative Zelle sich in der angegebenen Weise umgestaltet, bleibt der Kern der grossen Zelle anfangs unverändert. Später wird er aber länglich und krümmt sich dabei oft; dann verschwindet auch sein Kernkörperchen. In dem reifen Pollenkorn lässt er sich schwer ohne Anwendung von färbenden Mitteln nachweisen. Er erscheint dann als ein unregelmässig gestalteter, oft gekrümmter oder membranös zusammengeschrumpfter Körper (Fig. 6).

Anthericum liliago stimmt mit der vorigen Art überein; doch behält der grosse Kern seine rundliche Gestalt. In Körnern, die schon auf der Narbe lagen, aber noch keine Schläuche getrieben hatten, zeigte er sich, durch Osmiumsäure fixirt und mit Karmin gefärbt, eigenthümlich sternförmig (Fig. 8) und machte durchaus den Eindruck, als ob er im Momente der Fixirung amöboide Bewegungen ausgeführt hätte. Direkte Observation an lebenden Körnern war hier unmöglich wegen des dichten Zellinhaltes.

Pollenschläuche waren von diesen beiden Arten durch Kulturen nicht zu bekommen: ich habe dieselben aus bestäubten Pistillen frei präparirt. Bei *A. liliago* findet man dann in den Schläuchen sowohl die ganze vegetative Zelle als den Kern der grossen Zelle, dessen Substanz sehr stark in die Länge gezogen ist und oft nur wie ein ganz feiner Faden aussieht. Gewöhnlich, doch nicht ausnahmslos, ist es dieser Kern, der vorangeht. In Fig. 7

ist ein solcher Schlauch, der zugleich den ziemlich seltenen Fall von Verzweigung zeigt, abgebildet. — Bei *A. ramosum* konnte ich dagegen, nachdem die Schläuche gebildet waren, keine Kerne mehr entdecken.

Aehnlich verhält sich *Globba bracteata*, nur lässt sich hier kein bestimmter Ort angeben, an dem sich die vegetative Zelle bilden sollte, weil das Korn kugelig und mit gleichmässig verdickter Membran versehen ist. Im reifen Zustande ist das Pollenkorn so beschaffen, wie es Fig. 4 für *Anthericum* zeigt. — Kurze Schläuche trieben die Körner in 5 % Zuckerlösung, doch blieben diese zu kurz um Schlüsse über das Verhalten der Kerne zu erlauben.

Mit *Anthericum* stimmt hauptsächlich *Tulipa Gesneriana* überein (Fig. 9—14). Die vegetative Zelle (Fig. 12 zeigt zwei solche ausgepresst) ist kolossal entwickelt, ihr Kern oft mit mehreren Kernkörperchen versehen. In dem reifen Korn fällt sie durch ihre Grösse und halbmondförmige Gestalt sogleich auf. Ausnahmsweise habe ich in jüngeren Körnern eine Verdoppelung der vegetativen Zelle gefunden (Fig. 13). — In den Schläuchen (1—3 %; 18 Stunden) ging der Kern der grossen Zelle voran; ihm folgte die gestreckte vegetative Zelle (Fig. 14).

Auch bei *Ornithogalum pyramidale* wird die vegetative Zelle in einer Ecke des Kornes gebildet, der Spalte in der Exine gegenüber. — In einem Falle, an einem mit Osmiumsäure und Karmin behandelten Präparate (Fig. 15), zeigte sich die Scheidewand zwischen den beiden Zellen deutlich doppelkontourirt und stark lichtbrechend wie die Intine, in welche sie unmittelbar überging. Ich bezweifle nicht, dass in diesem Falle wirklich eine Cellulose-Membran gebildet war.

Die weitere Entwicklung stimmt mit den schon geschilderten überein. Die vegetative Zelle ist schliesslich sehr lang gestreckt mit spitzen, oft eingebogenen Enden; der grösste Theil derselben wird von dem fast cylindrischen Kern, der kein Kernkörperchen besitzt, eingenommen (Fig. 16, 17). Beim Zerdrücken von reifen Pollenkörnern zeigt sich diese vegetative Zelle in der Mitte hyalin, in den Enden von gelblich gefärbten Körnchen erfüllt; sie hat überhaupt grosse Aehnlichkeit mit einem Zellkern, wofür sie auch bei der ähnlichen *Narcissus poeticus* von Strasburger gehalten worden ist. Osmiumsäure löst die gelben Körnchen auf, lässt aber den Kern in der Mitte deutlich hervortreten (Fig. 18, 18, o). — Der Kern der grossen Zelle erleidet beträchtliche Veränderungen,

wobei der grösste Theil seiner Substanz aufgelöst wird, so dass schliesslich davon nur ein geringer, unregelmässig gestalteter, oft peitschenschnurartiger Rest nachzuweisen ist (Fig. 16, 17).

Mit dieser Pflanze stimmt *Ornithogalum Ecklonii* überein. — Die Pollenkörner beider Arten trieben keine Schläuche in den von mir benutzten Lösungen. In Schläuchen von *O. Ecklonii*, die ich aus den Griffeln herauspräparirte und in ihrer ganzen Länge verfolgen konnte, war keine Spur von Kernen zu sehen; die Schlauchenden waren mit feinkörnigem Protoplasma dicht erfüllt und durch die gewöhnlichen Cellulose-Pfropfen von dem leeren, oberen Theil und dem Korn abgesperrt.

Ein sehr günstiges Untersuchungsobject ist *Leucojum aestivum*, wo die ganze Entwicklungsgeschichte fast ohne Anwendung von Reagentien zu verfolgen ist. Die Bildung der vegetativen Zelle geht in ziemlich alten Knospen vor sich. Sie ist durch eine stark nach innen des Kornes gewölbte Wand von körnigem Hautplasma abgegrenzt. Der Inhalt erscheint fast homogen (Fig. 19); Zusatz von Osmiumsäure lässt jedoch sogleich den Kern, der kein Kernkörperchen besitzt, deutlich hervortreten (Fig. 20). Die Frage, ob diese vegetative Zelle an einer bestimmten Stelle des Pollenkorns entsteht, muss ich unbeantwortet lassen, da ich bei der Untersuchung dieser Pflanze meine Aufmerksamkeit auf diesen Punkt noch nicht gerichtet hatte und meine Zeichnungen keinen sicheren Schluss darüber erlauben. — Der Kern der grossen Zelle ist mit deutlichem Kernkörperchen versehen.

Nun löst sich die vegetative Zelle von der Intine ab; zuerst kugelig (Fig. 21), nimmt sie bald die in den Fig. 22 und 23 abgebildete Gestalt an. Der grösste Theil der Zelle wird von dem nunmehr elliptischen Kern eingenommen, der an lebenden Körnern hell erscheint, während das von dunkler-gefärbten Körnchen durchsetzte Protoplasma fast gänzlich in die Spitzen, die gleich Hörnern gebogen sind, verdrängt ist. Fig. 23, o zeigt eine solche vegetative Zelle nach Behandlung mit Osmiumsäure, Fig. 24 die beiden ausgepressten Kerne, mit Osmiumsäure und Karmin behandelt.

Kurz vor der Bestäubung wird die Wand der vegetativen Zelle resorbirt und zu gleicher Zeit verschwindet das Kernkörperchen der grossen Zelle, so dass die beiden Kerne kaum zu unterscheiden sind.

Pollenschläuche bekommt man leicht durch Kultur (3–5 %, 6 St.). Die Kerne wandern hinein, werden dabei in die Länge gezogen und sind einander völlig gleich (Fig. 25).

Für die verwandte *Narcissus poëticus* gilt die gleiche Entwicklung, nur ist die vegetative Zelle mehr spindelförmig gestreckt, fast wie bei *Ornithogalum*.

Von dieser Art bekam ich Pollenschläuche bei vierstündiger Kultur in 3—5 % Zuckerlösung. Ueberhaupt sind die Kerne, sobald sie in den Schläuchen eingetreten sind, nicht zu unterscheiden, da sie sich früh, oft fast schon im Pollenkorne, bedeutend gestreckt haben (Fig. 26). In vielen Fällen aber, wo nämlich das Kernkörperchen desjenigen Kernes, der von der grossen Zelle stammt, noch erhalten war, konnte ich mit völliger Sicherheit feststellen, dass bald der vegetative Kern, bald der der grossen Zelle voranging. Einmal habe ich ausnahmsweise eine Verdoppelung des hinteren Kernes gesehen (Fig. 27).

Convallaria multiflora stimmt hauptsächlich mit den vorigen, besonders mit *Ornithogalum* überein (Fig. 39). Die vegetative Zelle ist spindelförmig gestreckt und fast gänzlich von ihrem länglich-ellipsoiden Kern, der durch Karmin intensiv gefärbt wird, ausgefüllt. Der Kern der grossen Zelle ist von unbestimmter Gestalt, hat keine scharf begrenzten Kontouren und färbt sich mit Karmin viel schwächer als der andere. Beide sind ohne Kernkörperchen.

Pollenschläuche werden in 4—5 Stunden reichlich gebildet in 5—20 % Zuckerlösung. Obgleich nun bei beginnender Schlauchbildung das Plasma der vegetativen Zelle resorbiert wird und obgleich keiner von den also gegen einander befreiten Kernen sich durch das Vorhandensein eines Kernkörperchen kennzeichnet, so ist es doch in den allermeisten Fällen, besonders an jüngeren Schläuchen, möglich die Kerne zu unterscheiden. Die scharfen, lange unveränderten Kontouren, sowie die intensive Färbung des vegetativen Kernes zeichnen ihn deutlich von dem anderen, unregelmässig gestalteten, helleren aus. — Von hundert untersuchten Schläuchen, wobei kein Zweifel über die wahre Abstammung der Kerne möglich war, war in 40 Fällen der Kern der grossen Zelle vorangegangen, in 15 der der vegetativen; in 21 Schläuchen lagen die Kerne neben einander; in 20 anderen Schläuchen war nur ein Kern vorhanden, der völlig mit dem vegetativen im reifen Korne übereinstimmte; in vier Fällen waren beide Kerne verschwunden.

Ein Mal habe ich das, wie es scheint, ganz zufällige Vorkommen von zwei gegen einander isolirten, vegetativen Zellen beobachtet (Fig. 38).

Aehnliche Entwicklung und Beschaffenheit des reifen Pollen-

korns zeigt *Asparagus officinalis*. Die vegetative Zelle wird an der flachen Wand des Kornes angelegt; diametral gegenüber hat die sehr stark verdickte Intine die Exine durchbrochen (Fig. 40).

Mit dieser stimmt *Aloë nigricans* überein. Die relativ grossen Kerne sind in jüngeren Zuständen oft mit mehreren Kernkörperchen versehen.

Bei *Iris sibirica* wird die Untersuchung erschwert durch den reichlichen Zellinhalt sowie durch die dicke Exine, die jedoch von der konvex hervorragenden Intine durchbrochen ist. Die Exine kann man entfernen und so die Verhältnisse leichter sichtbar machen, wenn man die Pollenkörner in einem Tropfen Wasser oder Zuckerlösung bringt und wiederholt mit der Pincette das Deckgläschen aufhebt und niederlegt. Durch diese Manipulation wird immer die Exine von mehreren Körnern abgestreift. Hat man Körner älterer Knospen, in denen sich die Theilung abspielt, in dieser Weise behandelt, so gelingt es nicht selten, bei vorsichtigem Druck auf das Deckgläschen, den ganzen Inhalt der grossen Zelle auszupressen, so dass nur die kleine vegetative Zelle, der Intine ausitzend, zurückbleibt (Fig. 29). Sie muss also von einer ziemlich resistenten (Cellulose-?) Membran umgeben sein und es gelang mir wirklich einmal, durch vorsichtiges Zerquetschen, eine solche direkt aufzuweisen (Fig. 28). Immer wird diese Zelle an der flachen Seite des Kornes gebildet. Ihr Kern hat ein kleines Kernkörperchen; der Kern der grossen Zelle ist etwas grösser und hat auch ein grösseres Kernkörperchen. In dem reifen Korne sind die beiden Kerne ziemlich unverändert; der vegetative ist theils nackt, theils liegt er noch umschlossen von einer hyalinen Protoplasma-Masse von spindelförmiger Gestalt, die die losgelöste vegetative Zelle darstellt.

Pollenschläuche wurden nach sechsständiger Kultur in 30—40 % Zuckerlösung erhalten. Sobald die Schlauchbildung beginnt schwinden alle Merkmale, welche die beiden Kerne von einander unterscheiden; sie wandern ziemlich spät und oft neben einander in die weiten Schläuche hinein und sind dann nur als unbestimmt kontourirte, von Karmin tiefer gefärbte Plasma-Partien nachzuweisen.

Bei *Iris xiphium*, die eine ähnliche Entwicklung wie *I. sibirica* zeigt, habe ich einmal eine vegetative Zelle gefunden, deren Kern sich verdoppelt hatte. — In den Schläuchen (20—30 %, 3 St.) geht bald der Kern der grösseren Zelle, bald derjenige der kleineren voran, oft beide neben einander. Die Substanz des Kernes

der grossen Zelle wird dabei, sich oft krümmend und windend, bedeutend in die Länge gezogen und dadurch der Schlauchspitze genähert. Der vegetative Kern behält auch nach der Auflösung des umgebenden Protoplasma seine Form (Fig. 30).

Die Entwicklung der Pollenkörner von *Camassia esculenta* verläuft bis zur Reife wie bei *Iris*. Kulturversuche blieben ohne Resultat.

Eigenthümlich sind die Kerne, wie es ja schon Hartig bemerkt, bei *Tradescantia virginica* gestaltet (Fig. 37). Der eine ist sehr lang und schmal, gekrümmt, mit eingebogenen, fast eingerollten Enden; er hat in der That oft „Trichinenform“. Der andere ist rund und schliesslich von derselben sternförmigen Gestalt, die wir bei *Anthericum liliago* gefunden haben. Beide sind ohne Kernkörperchen. Die Entwicklungsgeschichte (Fig. 31—37) lehrt, dass dieser Kern auch hier von der grossen Zelle stammt, während jener wurstförmige der beträchtlich modificirte vegetative Kern ist. — Beiläufig will ich bemerken, dass die Theilungsvorgänge mit den von Strasburger für die Integumentzellen von *Nothoscordum fragrans* geschilderten übereinstimmen (Ueber Befruchtung und Zelltheilung p. 517 Taf. XXXIII Fig. 47—54).

Ich untersuchte Pollenschläuche, die aus dem Griffel auspräparirt waren. Diese Schläuche wachsen der einen Spitze des Kornes aus. Noch während die beiden Kerne im Korn liegen streckt sich der runde sehr in die Länge, und nachdem sie in den Schlauch eingewandert sind, sind sie völlig gleich und sehr langgezogen. Einige Fälle konnte ich doch auffinden, wo der vegetative Kern mit seinen charakteristisch eingerollten Spitzen noch im Pollenkorn lag, während der andere schon ausgewandert war.

Die Entwicklung der Pollenkörner geschieht bei *Typha angustifolia* gleichzeitig in der ganzen männlichen Aehre; in einer solchen, die eben aus den Blattscheiden hervorgebrochen war, fand ich die vegetative Zelle bereits gebildet. Die Körner sind kugelig und haben in der Exine ein Loch, durch welches später die verdickte Intine sich zum Schlauch ausstülpt; eine bestimmte Lage der vegetativen Zelle im Verhältniss zu diesem Loch konnte ich nicht ausfinden, doch wird dieselbe niemals unmittelbar unter dem Loch angelegt. Diese Zelle ist sehr klein, hat einen ebenfalls kleinen Kern mit sehr kleinem Kernkörperchen. Der Kern und das Kernkörperchen der grossen Zelle sind stets grösser. Das Pollenkorn wird bald von Stärkekörnern dicht erfüllt, welche die weitere Beobachtung erschweren. In dem ausgepressten Inhalte

findet man doch immer die beiden runden Kerne. Der vegetative ist endlich ohne Kernkörperchen.

Die Pollenschläuche ($1\frac{0}{10}$, 24 St.) sind ungewöhnlich gerade, von Stärke erfüllt und zeigen schon bei geringer Länge die charakteristischen Cellulosepfropfen. Die beiden Kerne, die erst nach längerer Einwirkung von Karmin deutlich hervortreten, liegen dicht an einander, meist in dem Schlauch-Ende, und sind gewöhnlich etwas in die Länge gestreckt, dabei meist nicht zu unterscheiden.

Mit *Typha* stimmt *Acorus gramineus* überein. Kulturen wurden nicht gemacht.

Die gleiche Entwicklung zeigt *Sparganium ramosum*, bei der die Stärkebildung jedoch erst später eintritt, so dass man feststellen kann, dass die vegetative Zelle wie gewöhnlich sich ablöst und Spindelform annimmt (Fig. 41, 42). Bei der weiteren Entwicklung wird erst der vegetative Kern frei (Fig. 43), dann schwindet sein Kernkörperchen (Fig. 44); durch Karmin wird er intensiv gefärbt. Das Kernkörperchen des grossen Kerns, der heller gefärbt wird, findet man in dem reifen Korn meist noch erhalten.

In den Pollenschläuchen ($5-10\frac{0}{10}$, 18 Stunden) geht bald der Kern der grossen Zelle, bald der der vegetativen voran (Fig. 45, 46); es kommt aber auch vor, dass letzterer im Korn zurückbleibt (Fig. 48). Später theilt sich der vegetative Kern im Schlauch und das kann geschehen sowohl wenn er nach- als wenn er vorangeht (Fig. 45, 47). Eine Theilung dieses Kerns schon im Pollenkorn konnte ich nie auffinden.

Bei *Asphodelus albus* (Fig. 49—53) sind die beiden Kerne endlich gar nicht von einander zu unterscheiden. Die Pollenkörner sind in jüngeren Zuständen fast kegelförmig; in der Spitze ist die Exine von der verdickten Intine durchbrochen und dieser Spalte gegenüber wird die vegetative Zelle gebildet, die sich dann in gewöhnlicher Weise von der Intine loslöst und Spindelform annimmt. Durch Resorption der vegetativen Plasma-Wand, Auflösung der Kernkörperchen und Streckung der beiden Kerne, werden dieselbe schliesslich einander gleich.

Ebenso verhalten sich die untersuchten *Allium*-Arten, *A. fistulosum* und *A. moly*. An der Mitte der längsten Seite des im optischen Durchschnitte beinahe dreieckigen Kornes wird die vegetative Zelle gebildet, während später der Schlauch von einer der Ecken auswächst. Die ganze vegetative Zelle, deren Kernkörper-

chen sehr früh resorbiert wird, löst sich von der Innenseite des Kornes ab, wonach ihr elliptischer Kern bedeutend an Volumen zunimmt, so dass von dem umgebenden, vegetativen Protoplasma nur ein sehr feiner, heller Saum zurückbleibt, der bald nach Resorption der umgebenden Hautschicht schwindet. Der Kern der grossen Zelle hat inzwischen auch sein Kernkörperchen verloren und sich in die Länge gestreckt, so dass schliesslich eine Unterscheidung der beiden wurstförmigen Kerne unmöglich ist; oft sind sie beide schwach gekrümmt.

Schläuche bekommt man sehr leicht durch 2—3stündige Kultur in 3—30 % Zuckertlösung oder in $\frac{1}{4}$ % Lösung von NH_4T . Die beiden Kerne gehen hinein, das ganze Lumen des Schlauches erfüllend, sind aber nicht zu unterscheiden.

Auch bei *Pothos Olfersii* sind in den reifen Pollenkörnern die beiden Kerne einander gleich, elliptisch, dicht an einander liegend. In die Pollenschläuche (1—3 %, 30 St.) wandern sie oft neben einander herein und werden dabei in die Länge gezogen.

Uebereinstimmend mit dieser verhalten sich *Anticlea glauca* und *Calla palustris*.

Zwei Kerne ohne Kernkörperchen fand ich weiter in den reifen Pollenkörnern von *Triglochin palustre*, *Ptyctosperma Kuhlii*, *Centrolepis tenuior*, *Cooperia Drummondii* und *Pontederia cordata*. Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass dieselbe durch Metamorphose aus zwei mit Kernkörperchen versehenen hervorgehen.

Auch in den zarten Pollenkörnern von *Maranta bicolor*, den grössten die mir bei dieser Untersuchung vorgekommen sind, finden sich zwei Kerne, beide gewöhnlich mit Kernkörperchen versehen; der kleinere stammte aus der vegetativen Zelle.

Abgesehen von der Theilung des vegetativen Kerns in den Pollenschläuchen der Orchideen und von *Sparganium*, haben wir gefunden, dass in den Pollenkörnern selbst bei *Tulipa Gesneriana* eine Verdoppelung der vegetativen Zelle und bei *Iris xiphium* eine Zweitheilung des vegetativen Kerns stattfinden kann. Bei diesen Arten jedoch nur als Ausnahme.

Bei gewissen Monocotyledonen findet aber eine derartige Bildung von mehreren vegetativen Zellen auch typisch statt.

Am schönsten lässt sich wohl der Vorgang bei *Andropogon caninus* verfolgen. Die Pollenkörner dieser Art sind kugelig mit dünner Exine, die, wie bei sämtlichen Gramineen, von einem kleinen Loch durchbohrt ist, durch welches später die Intine zum

Schlauch auswächst. In dem Entwicklungszustande, in welchem die vegetative Zelle gebildet wird, enthält das Korn nur eine ganz dünne Schicht von wandständigem, feinkörnigem Protoplasma, die eine grosse Vacuole umschliesst. Die völlige Abwesenheit von Stärkekörnern und von anderen sonst die Beobachtung erschwerenden Einschlüssen im Protoplasma macht diese Körner zu einem sehr günstigen Untersuchungsobject; ich habe überhaupt keine andere Pflanze gefunden, welche die Bildung und Entwicklung der vegetativen Zelle auch ohne Anwendung von Reagentien deutlicher wie diese zeigt. Körner in dem angegebenen Zustande findet man in fast jeder Anthere; auch in Blüten, die schon zum Verstäuben fertig sind, kommen solche in ihrer Entwicklung zurückgebliebene Körner vor.

Ursprünglich führt das Korn nur einen einzigen Kern mit Kernkörperchen. Dem Loch in der Exine diametral gegenüber wird dann eine kleine vegetative Zelle von der gewöhnlichen Form gebildet mit hellem Protoplasma und einem kugeligen oder ovalen Kern, der mit kleinem, aber deutlichem Kernkörperchen versehen ist. Der Kern der grossen Zelle ist gewöhnlich scheibenförmig und hat ein grosses, stark lichtbrechendes Körperchen (Fig. 54, 55). Typisch theilt sich dann noch die vegetative Zelle in zwei gleiche Schwester-Zellen (Fig. 56, 57), von denen die eine sich oft nochmals theilt, so dass wir endlich drei vegetative Zellen haben (Fig. 58, 59). Der Kern der grossen Zelle ist unverändert geblieben. Nachdem dies geschehen, nimmt das Protoplasma an Volumen zu, das Korn erfüllt sich mit Stärkekörnern. Bald werden dann die vegetativen Zellen jede für sich von der Intine abgelöst und schwimmen frei umher (Fig. 60). Bevor noch die Körner den Reifezustand erreichen, werden sämtliche Kernkörperchen resorbirt. Die Kerne selbst erleiden Streckungen, wobei der grosse Kern sichtlich an Volumen abnimmt.

Bromus erectus zeigt grosse Uebereinstimmung mit *Andropogon*. Der ursprüngliche Zellkern hat oft bis vier Kernkörperchen, die beiden Tochterzellen haben ebenfalls oft mehrere. Die Theilung erfolgt bei dieser Art — und wie es scheint, bei den meisten Gramineen — ziemlich spät; in diesem Fall bei einer Antherenlänge von circa ein Centimeter. Die vegetative Zelle, die auch hier dem Loch in der Exine diametral gegenüber gebildet wird (Fig. 61—63), theilt sich aber nicht unmittelbar, wie bei der vorigen Pflanze, weiter, sondern löst sich, nachdem das Kernkörperchen resorbirt ist, erst von der Intine ab und erscheint nun

völlig frei in dem umgebenden Plasma, wobei sie früher oder später eine etwas verlängerte Gestalt annimmt (Fig. 64, 65). Dann wird sie von den reichlich auftretenden Stärkekörnern verdeckt. Nur einmal habe ich die Zweitheilung des vegetativen Kernes im unversehrten Pollenkorn gesehen (Fig. 66), dagegen gelingt es sehr leicht, wenn man die Körner in 5 % Zuckerlösung zerdrückt, Zustände wie die in Fig. 67 abgebildeten auszufinden, wo die vegetative Zelle sich in zwei noch zusammenhängende, einen sichelförmigen Körper bildende Zellen getheilt hatte. Die beiden vegetativen Kerne sind einander gleich, oval, ohne Kernkörperchen. Später strecken sie sich bedeutend in die Länge nebst ihren umgebenden Zellen, die man nicht selten im ausgepressten Inhalte mit den Spitzen zusammenhängend findet; oft sind dann auch die Kerne gekrümmt. Der Kern der grossen Zelle mit seinem grossen Kernkörperchen ist noch unverändert (Fig. 68). Zuletzt wird aber auch dies Kernkörperchen aufgelöst, wonach sich der Kern streckt und biegt, so dass er schliesslich gar nicht von den beiden vegetativen, dessen umgebendes Protoplasma inzwischen verschwunden, zu unterscheiden ist (Fig. 69).

Die Entwicklung der Pollenkörner bei *Lolium temulentum*, *Triticum caninum*, *Avena elatior*, *Gaudinia fragilis* und *Koeleria valesiaca* stimmt vollkommen mit der jetzt geschilderten überein.

Alle Versuche, durch Kulturen Schläuche von den genannten und verschiedenen anderen Gramineen zu bekommen, waren erfolglos. Reines Wasser, Zuckerlösungen von 1-procentiger Concentration bis zu Syrups-Dicke, Lösungen von saurem weinsaurem Ammoniak, Gummi arabicum, salpetersaurem Kali, kohlsaurem Natron, theils allein, theils gemischt — alle lieferten nur negative Resultate.

Bestäubt man dagegen Narben, entweder an der Pflanze selbst oder abgeschnittene, die man in feuchten Kammern eine Zeit lang lebendig erhalten kann, so sieht man, dass schon nach einer halben Stunde — also ungewöhnlich schnell — Schläuche gebildet werden. Diese sind nun im Verhältniss zu der Grösse des Kornes und der Kerne sehr eng, womit offenbar die Streckung der Kerne in Zusammenhang steht. Ob aber diese in einer bestimmten Ordnung in die Schläuche eintreten, konnte nicht mit Sicherheit ermittelt werden, da sie äusserlich so geringe Verschiedenheit zeigen.

Bei *Butomus umbellatus* wird, wie bei den Liliaceen, die vegetative Zelle der Spalte der Exine gegenüber gebildet und zwar ziemlich spät, kurz vor der Entfaltung der Knospen (Fig. 75).

In diesem Stadium kann das Korn verweilen bis zur Bildung des Pollenschlauches; für gewöhnlich tritt aber eine Zweitheilung des vegetativen Kernes ein, entweder wenn er noch in der vegetativen Zelle eingeschlossen liegt (Fig. 76) oder nachdem schon die Scheidewand resorbiert ist. Schliesslich sind diese beiden vegetativen Kerne klein, rundlich mit undeutlichem Kernkörperchen; sie färben sich durch Karmin intensiver als der grosse Zellkern, dessen Kernkörperchen lange erhalten wird.

Die Schläuche wurden in 20—30 Stunden in 5% Zuckerlösung, jedoch ziemlich spärlich, gebildet. Sehr oft fand ich solche, die eine bedeutende Länge erreicht und sonst ein ganz normales Aussehen hatten, die in ihrem Innern den Kern der grossen Zelle führten, während die vegetative Zelle, resp. vegetativen Zellen, völlig intakt an der Intine ansassen (Fig. 78, 79). In den Fällen, bei denen die vegetativen Kerne frei waren, ging sie gewöhnlich, doch nicht immer in den Schlauch hinein und zwar später als der grosse Kern (Fig. 77).

Alisma plantago stimmt völlig mit *Bromus* überein, nur dass die Stelle, wo die vegetative Zelle gebildet wird, sich nicht näher an dem kugeligen Korn angeben lässt. — Kulturversuche waren ohne Erfolg.

Auch bei *Arum ternatum* findet eine Zweitheilung des vegetativen Kernes statt, wie man an zerdrückten und sogleich mit Osmiumsäure fixierten Körnern leicht beobachten kann (Fig. 70—72). Die beiden kleinen vegetativen Kerne sind dabei oft noch von ihrem vegetativen Protoplasma umgeben (Fig. 73). Der Kern der grossen Zelle hat in unversehrten Körnern ein zusammengeschrumpftes Aussehen; ausgepresst zeigt er die sonderbarsten, mehr oder wenig sternförmige Gestalten, oft sogar „die Handschuhform“ von Hartig (Fig. 74). — Kulturen waren ohne Resultat.

Ruscus racemosus stimmt mit der vorhergehenden Pflanze überein, nur dass der grosse Kern keine ausgeprägte Sternform zeigt und schliesslich kein Kernkörperchen mehr besitzt.

Ziemlich früh tritt in den Pollentetraden von *Juncus articulatus* die Bildung der vegetativen Zelle ein. Sie wird an der centralen Wand der einzelnen Zellen angelegt, ist sehr klein und zeichnet sich, besonders in Osmiumsäure-Karmin-Präparaten durch die helle Färbung ihres Protoplasma aus (Fig. 80, 81). Nachdem diese vegetative Zelle sich von der Wand des Kornes losgemacht hat, theilt sich ihr Kern in zwei kleine Kerne ohne Kernkörperchen; das umgebende, vegetative Protoplasma bleibt ziemlich lange

erhalten, schliesslich wird es aber aufgelöst. Da auch zuletzt das Kernkörperchen des grösseren Kerns schwindet, so sind alle drei Kerne einander so ziemlich gleich. — Kulturversuche mit verschiedenen Lösungen waren sämmtlich erfolglos. An bestäubten Narben war zu sehen, dass sich die Kerne im Schlauche strecken.

Von übrigen Monocotyledonen, die ich untersuchte, fand ich drei Kerne bei *Potamogeton pectinatus* und *Valisneria spiralis*, welche letztere ich der Güte des Herrn Professor A. W. Eichler in Berlin verdankte.

Die complicirtesten Vorgänge fand ich in den Pollenkörnern der Cyperaceen, von denen ich vornehmlich *Heleocharis palustris* untersuchte.

In recht grossen Aehren kann man fast alle Entwicklungszustände finden. Zu der Zeit wo die niedrigsten Blüthen sich geöffnet haben, sind in den obersten die Pollenkörner noch vereinigt und polygonal; sie haben in diesem Zustande einen sehr grossen Kern, in dem man fast immer mehrere Kernkörperchen sieht (Fig. 82). Später theilt sich der Kern (Fig. 83) und zwar, wie es scheint, gewöhnlich bevor die Trennung der einzelnen Körner eine vollständige ist. Sobald aber die Körner frei geworden sind und ihre definitive, etwa kegelförmige Gestalt angenommen haben, erfolgt eine Theilung desjenigen Kerns, der in der Spitze der Zelle liegt (Fig. 84). Der eine von den so gebildeten beiden Schwesterkernen theilt sich noch einmal, so dass wir also vier Kerne im Pollenkorn haben: drei kleine, ovale, dicht an einander in der Spitze des Kornes liegende und einen grösseren, mehr centralen (Fig. 85, 86); in allen sind meistens Kernkörperchen, oft mehrere, zu sehen; das des centralen Kernes übertrifft die anderen an Grösse. Nur ausnahmsweise findet man in der Spitze vier, im Ganzen also fünf Kerne. Das Protoplasma, welches die Spitze erfüllt und die drei kleinen Kerne umgiebt, erscheint oft heller als in dem anderen Theil des Kornes und bisweilen sieht man Andeutungen von plasmatischen Scheidewänden, die die Kerne von einander abgrenzen; diese schwinden jedoch bald und das Protoplasma erscheint völlig gleichförmig im ganzen Korne.

Nun theilt sich der centrale Kern (Fig. 87—89). Der eine von den Tochterkernen ist grösser und mit deutlichen Kernkörperchen versehen; der andere ist den Kernen in der Spitze ähnlich und führt wie diese gewöhnlich ein kleines Kernkörperchen. Nach dieser Theilung werden die drei kleinen Kerne allmählich

resorbirt; sie färben sich immer schwächer und schwächer durch Karmin und verschwinden schliesslich völlig (Fig. 90—92). — Da die zwei übrig gebliebenen Kerne oft mehrere Kernkörperchen zeigen, könnte man vielleicht vermuthen, dass hier nicht eine Resorption der kleinen, sondern eine Copulation von den grossen und kleinen Kernen stattfindet, wie eine solche ja im Embryosacke nachgewiesen ist. Die Beobachtung lehrt jedoch, dass mehrere Kernkörperchen schon vorhanden sein können, bevor die kleinen Kerne resorbirt sind.

Von den jetzt vorhandenen zwei Kernen theilt sich schliesslich der mit kleinerem Kernkörperchen versehene nochmals (Fig. 93), so dass wir definitiv drei Kerne bekommen: ein grosser mit deutlichen Kernkörperchen und zwei kleine, die gewöhnlich kein oder ein ganz kleines Kernkörperchen führen (Fig. 94).

Während diese Theilungen sich vollzogen haben ist das Pollenkorn gereift. Die Exine hat sich deutlich differentiirt, der Inhalt ist von Stärkekörnern durchsetzt. Manchmal findet man reife Körner die zweizellig scheinen (Fig. 98). Genauere Untersuchung zeigt indessen, dass wir es hier nicht mit einer Zelltheilung im gewöhnlichen Sinne des Wortes zu thun haben, dass vielmehr die Scheidewand entstanden ist durch nachträgliches Verschmelzen von eigenartigen, nach innen vorspringenden Verdickungen der Intine, die auch normaler Weise in der Spitze des Kornes ziemlich stark entwickelt ist (Fig. 95—97). In einem Falle beobachtete ich in dem so gebildeten Kämmerchen einen Kern, der offenbar einer von den drei ursprünglich in der Spitze liegenden Kernen war, dessen Resorption durch frühe Bildung der Scheidewand verhindert wurde.

Die Pollenschläuche (5—10 $\frac{1}{10}$, 5 Stunden) wachsen entweder von der Basis oder von der Seite des Kornes, nie von der Spitze aus. Um diese Zeit schwindet das Kernkörperchen des grossen Korns, so dass dieser nur durch seine Grösse und in den meisten Fällen hellere Färbung von den beiden anderen zu unterscheiden ist. Alle drei erleiden eine Volumenabnahme. In irgend einer bestimmten Ordnung gehen die Kerne nicht in den Schlauch hinein. In den meisten Fällen ist es vielleicht der grosse Kern, der voran geht, oft in die Länge gezogen (Fig. 99, 100). Aber auch andere Kombinationen können vorkommen (Fig. 101, 102).

Von übrigen Cyperaceen untersuchte ich *Carex vulpina* und *Cyperus badius*; die sind zur Untersuchung weniger geeignet als

Heleocharis, doch konnte ich feststellen, dass die Entwicklung in derselben Weise wie bei dieser erfolgt.

Ich habe mit Absicht die Vorgänge bei den untersuchten Monocotyledonen ausführlich erörtert. Diese treten uns nämlich hier im Allgemeinen viel klarer entgegen als bei den Dicotyledonen, wo der reichliche Zellinhalt und die kleinen Dimensionen der Kerne die Untersuchung erschweren. Dabei haben die Dicotyledonen fast nichts Eigenthümliches, nichts, was nicht bei den Monocotyledonen vorkäme, aufzuweisen. Ich kann daher meine Beobachtungen ganz kurz zusammenfassen.

Bei den Pollenkörnern der Dicotyledonen sind, wie bekannt, überhaupt mehrere Austrittsstellen für den Pollenschlauch vorgebildet. Dies im Verein mit der gewöhnlich mehr oder weniger kugeligen Gestalt der Körner macht es unmöglich, die Stelle, wo die vegetative Zelle gebildet wird, so präcis wie bei den Monocotyledonen anzugeben. Bei den ellipsoiden Körnern der untersuchten Papilionaceen und Umbellaten, wo die Austrittsstellen des Schlauches in einem aequatorialen Kreis angeordnet sind, wird die vegetative Zelle polär angelegt. Auch bei den übrigen Dicotyledonen wurde nie eine Anlage der vegetativen Zelle unmittelbar unter einer Austrittsstelle beobachtet; jedenfalls scheint es also die grosse Zelle zu sein, die zum Schlauch auswächst.

Die vegetative Zelle ist durch eine mehr oder weniger konvexe Scheidewand von Hautplasma von der grossen Zelle getrennt. Ihr Kern und dessen Kernkörperchen sind konstant kleiner als dieselben Theile in der grossen Zelle.

Bald löst sich die vegetative Zelle von der Intine ab und erscheint als kugeliges Gebilde frei im Korne.

Aehnlich wie bei verschiedenen Monocotyledonen kann noch eine Theilung des vegetativen Kerns stattfinden, so dass im reifen Korn drei Kerne vorhanden sind. So bei *Sambucus racemosus*, *Fedia cornucopiae*, *Dahlia Merckii*, *Nymphaea alba*, *Biscutella erigerifolia*, *Geranium Hookerianum*, *Arenaria loricifolia*, *Foeniculum officinale*.

Die beiden vegetativen Kerne sind einander gleich, später ohne Kernkörperchen.

Bei *Nymphaea alba* behält der Kern der grossen Zelle sein Kernkörperchen meist in den reifen Pollenkörnern, oft sogar in den Schläuchen (1—5 %, 20 Stunden). Hier konnte ich dann feststellen, dass überhaupt dieser Kern früher in den Schlauch

eingeht als die beiden neben einander liegenden vegetativen; nur in sehr seltenen Fällen fand die umgekehrte Ordnung statt.

Bei den anderen oben genannten Pflanzen sind bei beginnender Schlauchbildung die drei Kerne durchaus nicht mit Sicherheit von einander zu unterscheiden.

Bei der Mehrzahl der Dicotyledonen treten keine weiteren Theilungen im Pollenkorne ein. In den reifen Körnern findet man dann nur zwei Kerne. So bei *Gilia tricolor*, *Nicotiana tabacum*, *Salvia verticillata*, *Digitalis lanata*, *Gloxinia hybrida*, *Torenia asiatica*, *Plantago media*, *Campanula rapunculoides*, *Bryonia alba*, *Lysimachia punctata*, *Erica tetralix*, *Monotropa hypopitys*, *Peperomia claytonioides*, *Cannabis sativa*, *Rhus glabra*, *Ruta angustifolia*, *Ricinus communis*, *Hippuris vulgaris*, *Ranunculus muricatus*, *Delphinium decorum*, *Clematis viticella*, *Papaver dubium*, *Viola tricolor*, *Helianthemum polifolium*, *Ampelopsis hederacea*, *Oxalis lasyandra*, *Malva caroliniana*, *Polygonum rubrum*, *Begoniae* sp., *Sedum hybridum*, *Clarkia pulchella*, *Spiraea villosa*, *Mimosa brachybotrya*, *Lathyrus silvestris*.

Für sämtliche lässt sich die Entwicklungsgeschichte sehr kurz zusammenfassen. Die frei gewordene vegetative Zelle bleibt entweder kugelig oder sie nimmt, und das ist der gewöhnliche Fall, Spindelform an. Die Wandschicht von Hautplasma schwindet früher oder später; die beiden Kerne werden gegen einander befreit. Diese sind in jüngeren Zuständen sehr leicht zu unterscheiden, das Kernkörperchen desjenigen Kerns, der aus der grossen Zelle stammt, bleibt nämlich viel länger erhalten als das der vegetativen. Dies Merkmal schwindet indessen und bei der Schlauchbildung oder schon früher sind durch successive Metamorphosen in Bezug auf Form und Grösse die beiden Kerne einander so gleich geworden, dass eine objective Unterscheidung unmöglich ist. Nur bei *Cannabis sativa* bleibt das Kernkörperchen des Kerns der grossen Zelle in den Schläuchen (10 %, 12 St.) oft erhalten. In diesem Falle geht bald der eine, bald der andere Kern voran. Bei *Monotropa* behalten beide Kerne ihr Kernkörperchen sehr lange (5—30 %, 20 St.). Eine sichere Unterscheidung war mir trotzdem unmöglich.

In Bezug auf die Form der Kerne kommen alle möglichen Unterschiede vor, von den runden (*Rhus*) bis zu den langgestreckten, fast fadenförmigen (*Sedum*) Kernen; gewöhnlich sind dieselben annähernd elliptisch. —

In Fig. 103—110 habe ich die Entwicklung bei *Lathyrus silvestris* abgebildet.

Obgleich nun in Folge dieser Aehnlichkeit der beiden Kerne es nicht zu hoffen war, dieselben in den Pollenschläuchen unterscheiden zu können, habe ich doch Kulturen von verschiedenen Arten gemacht, deren Resultat ich hier erwähnen will.

In den Schläuchen von *Plantago media* (3—30 %) und zwar in solchen, die eine beträchtliche Länge erreicht hatten (nach etwa 12 Stunden), theilt sich der hintere Kern in zwei kleine, ovale Tochterkerne, während der vordere bedeutend in die Länge gezogen erscheint (Fig. 111—113). Nur einmal beobachtete ich, dass der Kern, der sich theilte, voranging.

Auch bei *Cynanchum fuscum* fand ich eine Verdoppelung des einen Kerns in einigen frei präparirten Schläuchen.

Digitalis lanata (Fig. 118) zeigt uns die beiden, in den Schläuchen langgezogenen Kerne fast konstant neben einander in der Schlauchspitze liegend (20 %, 2 St.).

Auch bei *Papaver dubium* (1 %, 4 St.), *Sedum spurium* (1—20 %, 3 St.), *Torenia asiatica* (10 %, 2 St.) und *Gloxinia hybrida* (3—10 %, 5 St.) erleiden die Kerne eine Streckung in der Richtung des Schlauches; dabei liegen sie oft neben einander.

Ebenso bei *Clematis viticella* (30—40 %, 10 St.) und *Campanula rapunculoides* (aus präparirten Schläuchen), doch trifft diese Metamorphose vorzugsweise den vorderen Kern.

Bei *Rhus glabra* (20—30 %, 18 St.), *Lysimachia punctata* (40 %, 24 St.), *Spiraea villosa* (20—30 %, 20 St.) und *Lathyrus silvestris* (1—30 %, 4 St.) waren die Kerne nur wenig modificirt.

Bei *Bryonia alba* ($\frac{1}{4}$ % NH_4T , 3 St.), *Viola tricolor* (30 %, 4 St.) und *Ampelopsis hederacea* (20—30 %, 4 St.) lassen sich die Kerne nur sehr undeutlich nachweisen, meist als wenig scharf kontourirte, langgezogene, von Karmin dunkler gefärbte Plasma-Partien.

Ein wenig abweichend von den übrigen untersuchten Dicotyledonen zeigte sich *Hypericum calycinum* (Fig. 114—117). Die spindelförmige, vegetative Zelle, die sich nicht weiter theilt, ist hier sehr resistent und wird als solche noch in dem Pollenschlauch (30—40 %, 20 St.) erhalten, während dagegen der Kern der grossen Zelle in den allermeisten Schläuchen aufgelöst ist. Ich bin sogar geneigt anzunehmen, dass diese Auflösung in vielen Fällen schon im Pollenkorne vor der Schlauchbildung vor sich geht, wenigstens war dieser Kern sehr oft nicht mit Sicherheit nachzuweisen

Um auch an einigen Dicotyledonen das Verhalten der Kerne in möglichst vorgerückten Schläuchen zu ermitteln, untersuchte ich *Torenia asiatica* und *Monotropa hypopitys*, wo ja die Möglichkeit gegeben war, dieselbe bis zum Augenblick der Befruchtung zu verfolgen (conf. Strasburger l. c. p. 484 u. f.).

Auf gewöhnliche Weise in 10 % Zuckerlösung kultivirt treiben, wie schon angegeben, die Pollenkörner von *Torenia* Schläuche in zwei Stunden; die Kerne erscheinen als schmale langgezogene Gebilde. Untersucht man den Fruchtknoten etwa 36 Stunden nach der Bestäubung, so findet man, dass die Schläuche durch den Griffel gewachsen sind und zwischen den Eichen eingedrungen. Manche haben sich mit ihrer Spitze an den frei aus dem Eichen hervorragenden Embryosack angelegt und in vielen Fällen ist schon die Befruchtung vollzogen. In allen diesen Schläuchen, sowohl vor als nach der Befruchtung, waren keine Spuren von Kernen sichtbar zu machen; die unteren Theile der Schläuche waren mit feinkörnigem Plasma dicht erfüllt, die oberen Theile entleert.

Ebenso werden bei *Monotropa* die Kerne vor der Befruchtung aufgelöst.

Das Hauptresultat meiner Untersuchung möchte ich folgendermaassen zusammenfassen.

In einem gewissen Entwicklungszustande, vor der Bestäubung, wird das Pollenkorn der Angiospermen durch Theilung in zwei Zellen zerlegt, eine grössere und eine kleinere, „vegetative“, welche letztere durch weitere Theilungen noch einen 2—3zelligen Gewebekörper bilden kann.

Diese vegetative Zelle, resp. vegetativen Zellen, sind von der grossen Zelle unter einander nur durch eine Wand von Hautplasma getrennt; in vereinzelter Fällen kann es zur Bildung einer resistenteren (Cellulose?) Membran kommen.

Der Pollenschlauch wird von der grossen Zelle gebildet. Es kann hierbei eintreten, dass die vegetative Zelle, resp. Zellen, sich gar nicht an dem Vorgang betheiligen, so dass nur der Kern und der Inhalt der grossen Zelle in den Schlauch einwandert. Gewöhnlich wird doch die trennende Wand resorbirt. Sie kann schwinden fast unmittelbar nach der Theilung; in den meisten Fällen bleibt sie aber eine Zeit lang erhalten; die ganze vegetative Zelle, resp. Zellen, löst sich von der Innenwand des Kornes ab und wird so von der grossen Zelle umgeben, wobei sie eigenthümlich spindel- oder halbmondförmig erscheint. In diesem Sta-

dium kann die vegetative Zelle kürzere oder längere Zeit verweilen oder ihr Kern theilt sich: es entstehen so freischwimmende, vegetative Zellen. In dem einen oder anderen Falle wird endlich das Wandplasma aufgelöst, entweder schon im Pollenkorn oder nachdem die vegetative Zelle in den Schlauch eingewandert ist. Nach erfolgtem Schwinden der Wandschicht kann noch eine Theilung des nackten vegetativen Kerns stattfinden, auch diese im Pollenkorne selbst oder im Schlauch.

Die Kerne sind oft eigenthümlich gestaltet.

Mit Ausnahme der Cyperaceen habe ich eine Theilung des Kerns der grossen Zelle nicht beobachtet.

Eine bestimmte Ordnung wird bei dem Einwandern in den Schlauch meist nicht eingehalten. Die Kerne werden früher oder später, doch vor der Befruchtung aufgelöst. — Die grosse Zelle des Korns und ihr Kern scheinen von grösserer Bedeutung für die Befruchtung als die vegetative zu sein. Ich schliesse dies aus dem Auswachsen der grossen Zelle zum Pollenschlauch, aus dem Umstande, dass es Fälle giebt, wo der Kern der grossen Zelle konstant vorangeht, während ich den entgegengesetzten Fall nie beobachtete, und daraus, dass auch bei den Pflanzen, bei denen eine solche Konstanz nicht vorkommt, der Kern der grossen Zelle doch häufiger vorangeht als der andere; endlich aus einigen Fällen, in denen die vegetative Zelle sogar in ihrer ursprünglichen Stellung innerhalb des Pollenkorns zurückgeblieben war ohne in den Schlauch einzutreten.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1—7. *Anthericum ramosum*.

- Fig. 1. Junges Pollenkorn nach der Theilung. Vergr. 300.
Fig. 2—4. Entwicklung der vegetativen Zelle. Vergr. 300.
Fig. 5. Metamorphose des Kerns der grossen Zelle. Vergr. 300.
Fig. 6. Reifes Pollenkorn. Vergr. 300.
Fig. 7. Verästelter Schlauch. Vergr. 230.

Fig. 8. *Anthericum liliiago*.

- Fig. 8. Reifes Pollenkorn; der eine Kern ist sternförmig. Vergr. 300.

Fig. 9—14. *Tulipa Gesneriana*.

Vergr. 320 Mal.

- Fig. 9—11. Entwicklung des Pollenkorns von der Bildung der vegetativen Zelle an bis zur Reife.
Fig. 12. Ausgepresste vegetative Zellen.
Fig. 13. Verdoppelung der vegetativen Zelle.
Fig. 14. Spitze eines Pollenschlauches.

Fig. 15—18. *Ornithogalum pyramidale*.

Vergr. 450 Mal.

- Fig. 15. Vegetative Zelle mit dicker Scheidewand.
Fig. 16, 17. Reife Pollenkörner.
Fig. 18. Ausgepresste vegetative Zellen, in o mit Osmiumsäure behandelt.

Fig. 19—25. *Leucojum aestivum*.

Vergr. 400 Mal.

- Fig. 19. Junges Pollenkorn nach der Theilung.
Fig. 20. Ein gleiches nach Behandlung mit Osmiumsäure.
Fig. 21. Die vegetative Zelle hat sich losgelöst; o, nach Behandlung mit Osmiumsäure.
Fig. 22, 23. Reife Pollenkörner; o, eine vegetative Zelle nach Behandlung mit Osmiumsäure.

Fig. 24. Ausgepresster Kern und vegetative Zelle; Osmiumsäure-Präparat.

Fig. 25. Pollenschlauch; die Kerne sind einander gleich.

Fig. 26 — 27. *Narcissus poëticus*.

Vergr. 400 Mal.

Fig. 26. Streckung der beiden Kerne in dem Schlauch.

Fig. 27. Der hintere Kern hat sich getheilt.

Fig. 28 — 29. *Iris sibirica*.

Vergr. 350 Mal.

Fig. 28, 29. Zerdrückte Pollenkörner; in Fig. 28 ist die Scheidewand, in Fig. 29 die ganze vegetative Zelle erhalten.

Fig. 30. *Iris xiphium*.

Fig. 30. Schlauchende; der Kern der grossen Zelle erscheint bedeutend in die Länge gezogen. Vergr. 300.

Tafel II.

Fig. 31 — 37. *Tradescantia virginica*.

Vergr. 300 Mal.

Fig. 31. Junges Pollenkorn nach der Theilung.

Fig. 32 — 37. Entwicklung der Körner bis zur Reife.

Fig. 38 — 39. *Convallaria multiflora*.

Fig. 38. Bildung von zwei vegetativen Zellen. Vergr. 350.

Fig. 39. Reifes Pollenkorn. Vergr. 400.

Fig. 40. *Asparagus officinalis*.

Fig. 40. Anlage der vegetativen Zelle. Vergr. 600.

Fig. 41 — 48. *Sparganium ramosum*.

Vergr. 450 Mal.

Fig. 41, 42. Anlage und erste Entwicklung der vegetativen Zelle.

Fig. 43, 44. Zerdrückte Pollenkörner, die Metamorphosen des vegetativen Kerns zeigend.

Fig. 45 — 48. Pollenschläuche. Fig. 45. Der vegetative Kern theilt sich eben.

Fig. 46, 47. Der vegetative Kern ist vorangegangen und hat sich in Fig. 47 getheilt.

Fig. 48. Die vegetative Zelle ist unverändert geblieben.

Fig. 49—53. *Asphodelus albus*.

Vergr. 350 Mal.

Fig. 49—53. Entwicklung der Pollenkörner von erster Anlage der vegetativen Zelle bis zur Reife.

Fig. 54—60. *Andropogon canus*.

Vergr. 400 Mal.

Fig. 54. Pollenkorn nach der Theilung.

Fig. 55. Dasselbe, um 90° gedreht.

Fig. 56. Die vegetative Zelle hat sich getheilt.

Fig. 57. Dasselbe Korn, von der Seite gesehen.

Fig. 58. Pollenkorn mit drei vegetativen Zellen.

Fig. 59. Dasselbe, um 90° gedreht.

Fig. 60. Die beiden vegetativen Zellen sind frei geworden.

Fig. 61—69. *Bromus erectus*.

Vergr. 350 Mal.

Fig. 61, 62. Pollenkörner vor der Theilung.

Fig. 63—65. Bildung und erste Entwicklung der vegetativen Zelle.

Fig. 66. Theilung der vegetativen Zelle.

Fig. 67—69. Metamorphosen der vegetativen Zelle und des grossen Kerns bis zur Reife des Pollenkorns.

Tafel III.

Fig. 70—74. *Arum ternatum*.

Vergr. 600 Mal.

Fig. 70, 71. Erste Entwicklung der Pollenkörner nach der Theilung.

Fig. 72. Zerdrücktes Korn, die Theilung des vegetativen Kernes zeigend.

Fig. 73. Reifes Korn; die brillenförmig zusammenhängenden vegetativen Zellen sind noch erhalten.

Fig. 74. Aus reifen Körnern ausgepresste Kerne.

Fig. 75—79. *Butomus umbellatus*.

Vergr. 300 Mal.

Fig. 75. Erste Theilung des Pollenkornes.

Fig. 76. Der vegetative Kern hat sich noch getheilt.

Fig. 77—79. Pollenschläuche; in Fig. 78 und 79 ist die Scheidewand noch erhalten.

Fig. 80, 81. *Juncus articulatus*.

Vergr. 300 Mal.

Fig. 80. Pollenkorn nach der Theilung.

Fig. 81. Aelteres Korn.

Fig. 82—102. *Heleocharis palustris*.

Vergr. 350 Mal.

Fig. 82—94. Entwicklung der Pollenkörner bis zur Reife. Fig. 90 und 91 zeigen die allmähliche Resorption der in der Spitze liegenden drei Kerne.

Fig. 95. Normale Verdickung der Intine eines reifen Kornes.

Fig. 96—98. Eigenartige Membran-Verdickungen, die die Bildung einer falschen Scheidewand veranlassen.

Fig. 99—102. Pollenschläuche.

Fig. 103—110. *Lathyrus silvestris*.

Vergr. 400 Mal.

Fig. 103. Junges Pollenkorn vor der Theilung.

Fig. 104—106. Stadien der Theilung.

Fig. 107—109. Entwicklung der Körner bis zur Reife.

Fig. 110. Pollenschlauch.

Fig. 111—113. *Plantago media*.

Vergr. 400 Mal.

Fig. 111. Zerdrücktes Korn, die beiden Kerne zeigend.

Fig. 112. Junger Pollenschlauch.

Fig. 113. Aelterer Schlauch; der hintere Kern hat sich getheilt.

Fig. 114—117. *Hypericum calycinum*.

Vergr. 400 Mal.

Fig. 114. Erste Anlage der vegetativen Zelle.

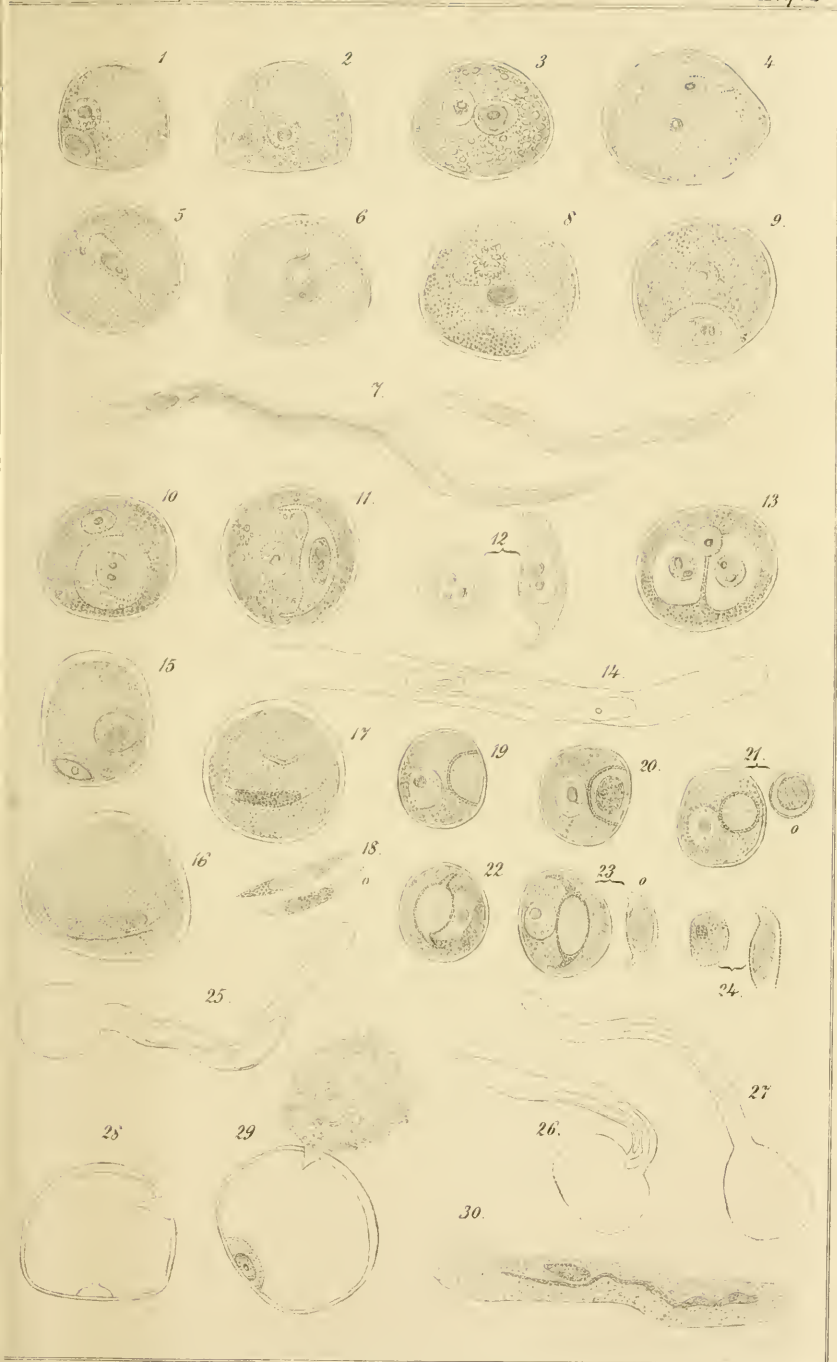
Fig. 115. Dieselbe ist frei geworden.

Fig. 116. Zerdrücktes Korn, kurz vor der Reife.

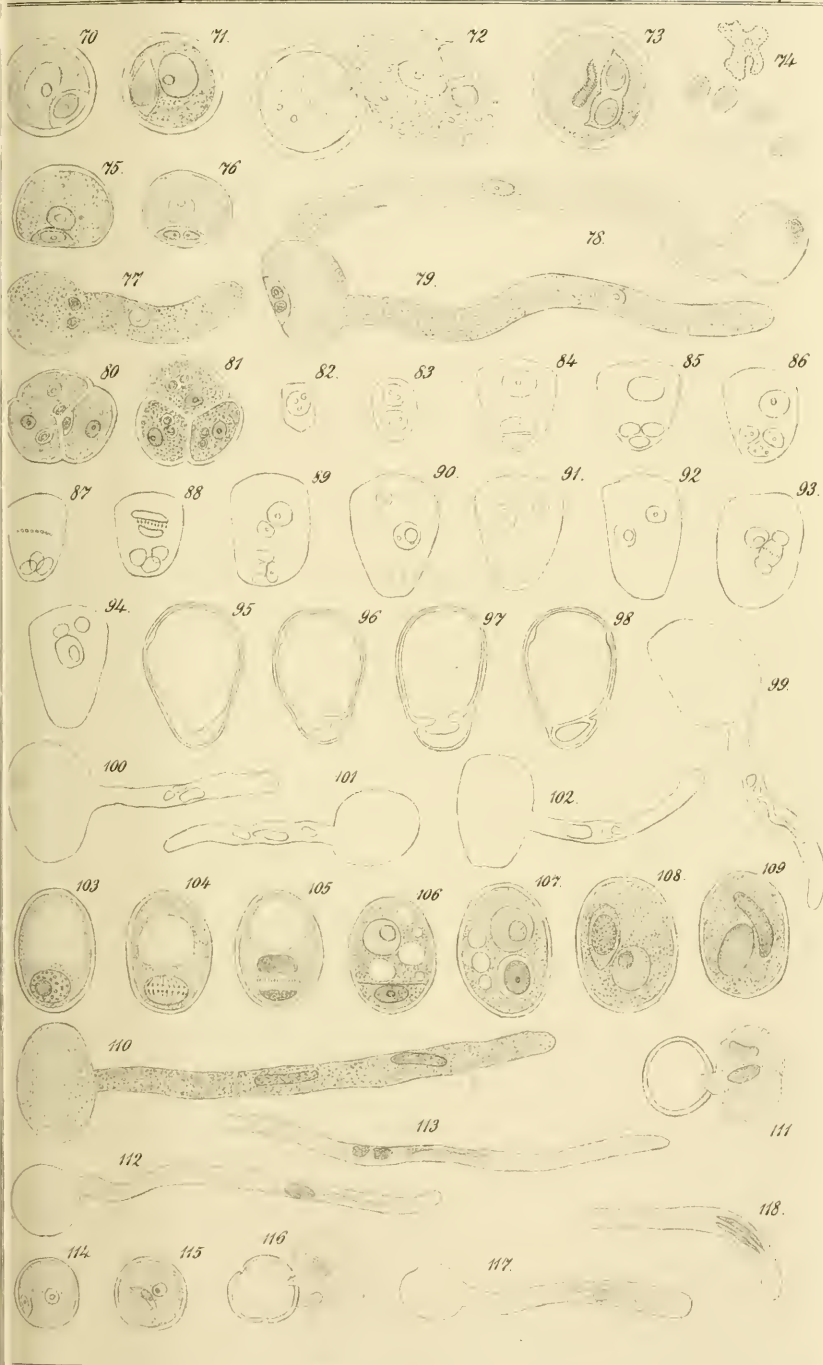
Fig. 117. Pollenschlauch, der Kern der grossen Zelle ist aufgelöst.

Fig. 118. *Digitalis lanata*.

Fig. 118. Pollenschlauch. Vergr. 400.







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1879

Band/Volume: [NF_6](#)

Autor(en)/Author(s): Elfving Fredrik

Artikel/Article: [Studien über die Pollenkörner der Angiospermen.
1-28](#)